



Hans H. Hattemer
Martin Ziehe

Erhaltung forstgenetischer Ressourcen

Grundlagen und Beispiele



Universitätsverlag Göttingen

Erratum

Auf Seite 467 (unten) hat sich leider ein Fehler eingeschlichen. In dem hier verfügbaren Text wurde die dort genannte Empfehlung ins Gegenteil verkehrt: In der zitierten Veröffentlichung von Reif et al. (2010) heißt es ausdrücklich, bestimmte Programme sollten „weitergeführt werden“ – nicht etwa „nicht weitergeführt werden.“

Richtig muss es heißen:

Die Schutz- und Nachzuchtprogramme für seltene Baum- und Straucharten, wie sie in manchen Bundesländern betrieben werden, sollten weitergeführt werden.

Hans H. Hattemer und Martin Ziehe
Erhaltung forstgenetischer Ressourcen

Dieses Werk ist lizenziert unter einer
[Creative Commons
Namensnennung - Weitergabe unter gleichen Bedingungen
4.0 International Lizenz.](https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/)



erschienen im Universitätsverlag Göttingen 2018

Hans H. Hattemer und
Martin Ziehe

Erhaltung forstgenetischer Ressourcen

Grundlagen und Beispiele



Universitätsverlag Göttingen
2018

Bibliographische Information der Deutschen Nationalbibliothek

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliographie; detaillierte bibliographische Daten sind im Internet über <http://dnb.dnb.de> abrufbar.

Autorenkontakt

Prof. Dr. Hans H. Hattemer

Prof. Dr. Martin Ziehe

Abteilung Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung

Büsgen-Institut

Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie

Georg-August-Universität Göttingen

E-Mail: forstgen@gwdg.de

<https://www.uni-goettingen.de/de/67064.html>

Dieses Buch ist auch als freie Onlineversion über die Homepage des Verlags sowie über den Göttinger Universitätskatalog (GUK) bei der Niedersächsischen Staats- und Universitätsbibliothek Göttingen (<http://www.sub.uni-goettingen.de>) erreichbar. Es gelten die Lizenzbestimmungen der Onlineversion.

Satz und Layout: Martin Ziehe

Umschlaggestaltung: Jutta Pabst

Titelabbildung: Fotos: Martin Ziehe

© 2018 Universitätsverlag Göttingen

<https://univerlag.uni-goettingen.de>

ISBN: 978-3-86395-362-1

DOI: <https://doi.org/10.17875/gup2018-1094>

*Dem Andenken an
Gene Namkoong und F. Thomas Ledig
gewidmet*

Vorwort

Bei flüchtiger Betrachtung ist die Erhaltung genetischer Ressourcen – etwa im Vergleich zur Züchtung – ein rückwärtsgewandtes Anwendungsgebiet der Genetik: Es entsteht nichts Neues in Form der unmittelbaren Steigerung des forstlichen Ertrags; vielmehr wird der Versuch unternommen, biologische Populationen als Ergebnisse der Evolution vor abträglicher menschlicher Einwirkung zu schützen und eingetretene Verluste nach Möglichkeit auszugleichen. Diesem Ziel dienen aber Maßnahmen, die – besonders im Falle von Waldbäumen und anderen Holzpflanzen – in die fernere Zukunft hineinwirken. Genetische Information ist ein unersetzliches Gut, das es aus verschiedenen Gründen zu bewahren gilt. Wir müssen nicht nur künftige Einbußen von ihm abwenden, sondern ihm im Zeitalter des Klimawandels auch die evolutionäre Entwicklung ermöglichen.

Die genetische Analyse kleiner Populationen oder seltener Arten, welche dem Einfluss des Menschen in besonderer Weise ausgesetzt waren, sind und zunehmend sein werden, hat in den beiden letzten Jahrzehnten wichtige Anstöße für die Forschung über die genetischen Besonderheiten von Populationen gegeben, welche in eine Extremsituation geraten sind. Ebenso bedeutsam sind genetische Prozesse, welche unter menschlichem Einfluss auch in größeren Populationen eine abträgliche Entwicklung nehmen. Angesichts des immer wieder beschwore-

nen ökologischen und ökonomischen Werts genetischer Information sind Kenntnisse über die Dynamik ihrer Strukturen von grundlegender Bedeutung.

Daher ist die Erhaltung genetischer Ressourcen nicht etwa ein wenig populäres, eigenbrötlerisches Teilgebiet des Naturschutzes. Hauptanliegen dieses Wissensgebiets ist – wie seine Bezeichnung unschwer erkennen lässt – der Schutz genetischer Information und ihrer Variation. Dieses Gebiet dient somit in hervorragender Weise der Langfristigkeit des Erfolgs naturschützerischer Bemühungen, soweit diese mit belebter Natur befasst sind.

Der Erfolg unserer Bemühungen um die Erhaltung genetischer Ressourcen wird von der Wirksamkeit der von uns eingesetzten Methoden abhängen. Erwartungen im Zusammenhang mit dem Klimawandel und einschlägige genetische Forschung mittels Modellierung und Experiment sind keine Zukunftsmusik mehr; große Hoffnungen werden heute mit der Entwicklung der Genomik verbunden. Vorerst ist allerdings darzustellen, was bereits mit herkömmlichen Methoden unternommen werden kann, um den auf uns zukommenden Problemen zu begegnen.

Die Entwicklung wirksamer Maßnahmen zum Schutz forstgenetischer Ressourcen ist das Anliegen einer im Modul Genetische Ressourcen und Physiologie der Gehölze des Schwerpunkts Waldnaturschutz im Master-Studiengang Forstwissenschaften angebotenen deutschsprachigen Lehrveranstaltung ‚Forstgenetische Ressourcen‘. Aus dem Begleittext zu der von Absolventen ganz verschiedener, auch nichtforstlicher, Bachelor-Studiengänge besuchten Lehrveranstaltung ist die vorliegende Schrift entstanden. Ihr Schwergewicht liegt auf der Darstellung genetisch begründeter Notwendigkeiten, ohne dass mit Rezepten aufgewartet wird. Das Anliegen dieser Schrift ist vielmehr die Orientierung konkreter Maßnahmen an genetischen Erkenntnissen. Die Behandlung einiger Grundlagen wurde nach Möglichkeit dem übrigen Text vorangestellt; Anwendungsbeispiele werden danach präsentiert. Über die genetische Situation einiger Baum- und Gehölzarten wird etwas ausführlicher berichtet und Maßnahmen zu ihrer Generhaltung werden diskutiert. In erster Linie sind mitteleuropäische, insbesondere deutsche, Verhältnisse berücksichtigt. Zahlreiche im Text zitierte Beiträge entstammen diesem Bereich.

Die Schrift ist anwendungsorientiert und unterscheidet sich daher von Buchliteratur auf dem Gebiet von Conservation Genetics. Das diesem Charakter der Schrift entsprechende Literaturverzeichnis mutet ungewöhnlich umfangreich an; doch sollten auch Autoren zu Wort kommen, deren Arbeiten heutzutage als ‚grau‘ eingestuft werden.

Dr. MONIKA KONNERT, Teisendorf, stellte uns Daten über genetische Strukturänderungen in gelagertem Saatgut zur Verfügung. Prof. KLAUS RASCHKE, Göttingen, machte uns auf die Veröffentlichung von Arrhenius, Prof. HOLGER WILDHAGEN, Göttingen, auf Veränderungen an Böden aufmerksam. Mr. JAMES M. PAGE, Göttingen, machte uns den Artikel über *Sequoia sempervirens* zugänglich, der

für Beispiel 8-1 verwendet wurde. Prof. TORE SKRØPPA, Ås, überließ uns zwei Vortragsmanuskripte über den Svalbard Global Seed Vault (vergl. Beispiel 5-4) und über Klimaanpassung der Fichte durch epigenetische Vorgänge. Vff. danken ihm auch für die Durchsicht entsprechender Ausführungen in Kapitel 1.3.

Einen orientierenden Beitrag über die Rolle des genetischen Ressourcenschutzes im Rahmen des Naturschutzes verdanken wir Prof. SVEN HERZOG, Tharandt. Ihm und Prof. DORIS KRABEL, ebenfalls Tharandt, verdanken wir ferner die Durchsicht einer früheren Version des Manuskripts. Dr. HEIDE GLOCK, Göttingen, hat das damalige Manuskript auf fachliche und sprachliche Mängel durchgesehen und zahlreiche Vorschläge zur Verbesserung des Textes gemacht. Teile der endgültigen Textversion hat Prof. OLIVER GAILING durchgesehen und Korrekturen vorgeschlagen. Nach dieser sorgfältigen Hilfe verbliebene Mängel gehen zu Lasten der Autoren.

Frau MAGDALENA GAWOL und die Herren CHRISTIAN VON SCHNEHEN-AHRENS und PETER SPANG, Bereichsbibliothek Forstwissenschaften, waren bei der Beschaffung von Literatur stets sehr hilfsbereit. Herr GEROLD DINKEL, Abteilung Forstgenetik, half uns wiederholt aus Rechnerpannen. Frau BARGHEER und Frau PABST vom Universitätsverlag waren mit ihrer kompetenten Beratung und Betreuung eine große Stütze und Motivation. Frau PABST hat sich zudem mit der formalen Überarbeitung des gesamten Buchentwurfs ganz besondere Verdienste erworben.

Ihnen allen sei herzlich gedankt.

HANS H. HATTEMER und MARTIN ZIEHE
Göttingen, im Frühjahr 2018

Inhalt

Vorwort.....	7
Inhalt	11
1. Biodiversität	17
1.1 Biodiversität und genetische Variation.....	17
1.2 Evolutionäre Faktoren.....	19
1.3 Genetische Systeme von Baumpopulationen.....	25
1.3.1 Populationen und ihr genetisches System	25
1.3.2 Reproduktionssystem	27
1.3.3 Systeme der Inkompatibilität.....	34
1.3.4 Systeme der Pollenverbreitung.....	38
1.3.5 Systeme der Samenverbreitung	42
1.3.6 Räumliche genetische Strukturen.....	43
1.3.7 Systeme der Anpassung.....	44
1.3.8 Metapopulationen.....	44

2. Genetische Variation von Baumpopulationen	47
2.1 Genmarker und Markergene	48
2.2 Genetische Variation in einer Population	53
2.3 Genetische Inventuren.....	60
2.3.1 Verfahren	60
2.3.2 Stichprobenumfang	73
2.4 Genetische Differenzierung von Populationen.....	78
2.5 Variation phänotypischer Merkmale in Populationen.....	98
2.6 Differenzierung von Populationen in phänotypischen Merkmalen	104
2.7 Bedeutung der genetischen Variation und der Heterozygotie für Baumpopulationen.....	108
2.8 Ertragsbestimmende und anpassungsrelevante Teile des Genoms	117
3. Anthropogene Veränderungen der Biodiversität.....	121
3.1 Natur der Veränderungen von Biodiversität.....	121
3.2 Direkte menschliche Einwirkungen auf Populationen.....	124
3.2.1 Beseitigung von Wald.....	124
3.2.2 Übernutzung von Wald.....	126
3.2.3 Verschleppung und Verfrachtung von Populationen und Arten.....	126
3.2.4 Zerstückelung und Degradierung.....	132
3.2.5 Kunstwälder und Kunstpopulationen	132
3.2.6 Hybridisierung und Introgression	135
3.2.7 Unsachgemäße Methoden der Züchtung.....	140
3.2.8 Entwicklungen bei Kulturpflanzen und Haustieren.....	140
3.3 Indirekte menschliche Einwirkungen	141
3.4 Genetische Konsequenzen großräumiger Umweltänderung für Baumpopulationen.....	144
3.4.1 Wanderung.....	145
3.4.2 Anpassung.....	145
3.4.3 Aussterben	147
3.5 Artenverlust	148

4. Schutz der Biodiversität.....	151
4.1 Motive	151
4.2 Aufgabengebiet des Biodiversitätsschutzes	152
4.2.1 Aufgabe (1): Die Bewahrung der globalen Biodiversität	152
4.2.2 Aufgabe (2): Pfléglicher Umgang mit genetischer Variation	153
4.2.3 Aufgabe (3): Generhaltung bestimmter Zielarten	154
4.2.4 Vergleich der Aufgaben	155
5. Konzeption des Schutzes pflanzlicher Biodiversität bzw. der Erhaltung forstgenetischer Ressourcen.....	157
5.1 Maßnahmen zur Erhaltung der globalen Biodiversität	159
5.2 Objekte des Schutzes der Biodiversität.....	162
5.3 Maßnahmen zur Erhaltung forstlicher Genressourcen	164
5.3.1 Entscheidung über Notwendigkeit und Dringlichkeit.....	165
5.3.2 Entscheidung über die Intensität	167
5.4 Entscheidung über das Ziel der Erhaltung forstlicher Genressourcen	169
5.4.1 Ziel (a): Erhaltung genetischen Ertragspotentials.....	169
5.4.2 Ziel (b): Erhaltung möglichst vieler genetischer Varianten.....	173
5.4.3 Ziel (c): Erhaltung von Anpassungsfähigkeit	174
5.4.4 Vergleich der Ziele.....	175
5.5 Übersicht über den Ablauf von Erhaltungsmaßnahmen.....	177
6. Auswahl forstlicher Genressourcen	179
6.1 Auswahleinheiten.....	180
6.2 Evaluierung von Auswahleinheiten	181
6.3 Populationsgröße.....	195
6.4 Auswahl auf regionaler Ebene.....	197
6.5 Provenienzversuche	213
7. Erhaltung forstlicher Genressourcen <i>in situ</i>	217
7.1 Eigenschaften.....	217
7.2 Äußere Voraussetzungen.....	218

7.3 Umfang forstlicher Genressourcen <i>in situ</i>	219
7.3.1 Verlustrisiko genetischer Varianten	219
7.3.2 Inzuchtkoeffizient.....	224
7.3.3 Reproduktionseffektive Größe.....	225
7.4 Verfahren	229
7.4.1 Isolation.....	229
7.4.2 Waldbauliche Behandlung und Verjüngung.....	235
7.4.3 Genetisches Monitoring.....	237
8. Erhaltung forstlicher Genressourcen <i>ex situ</i>	239
8.1 Eigenschaften	239
8.2 Aufbewahrung von Samen in Genbanken.....	240
8.3 Künstliche Erhaltungsbestände	243
8.4 Klonarchive und Erhaltungssamenplantagen	247
8.5 Erhaltung des Genotyps bestimmter Individuen.....	249
8.6 Bedeutung der Erhaltung <i>ex situ</i>	250
9. Regeneration forstlicher Genressourcen.....	255
9.1 Übersicht.....	255
9.2 Populationen <i>in situ</i>	256
9.3 Künstliche Erhaltungsbestände	257
9.4 Regeneration aus Samen	257
9.5 Erhaltungssamenplantagen.....	265
9.6 Regeneration von Einzelbäumen.....	270
9.7 Parzellen von Provenienzversuchen	271
10. Forstgenetische Ressourcen und Domestikation sowie Züchtung von Waldbäumen.....	273
10.1 Domestikation.....	273
10.2 Allgemeines Prinzip der Züchtung.....	274
10.3 Verfahren der Züchtung von Baumpopulationen	277
10.3.1 Auslese von Populationen: Provenienzversuche	278

10.3.2	Massenauslese.....	286
10.3.3	Auslese von Elternbäumen	287
10.3.4	Auslese unter den Nachkommen	288
10.3.5	Auslese von Klonen	289
10.3.6	Multiple population breeding.....	289
10.4	Vermehrung von Züchtungsprodukten	290
10.4.1	Geprüfte Provenienzen.....	290
10.4.2	Geprüfte Saatguterntebestände	291
10.4.3	Klonsamenplantagen.....	291
10.4.4	Sämlingssamenplantagen	294
10.4.5	Geprüfte Klone.....	296
10.5	Genetische Variation in Plantagensaatgut	298
10.6	Züchtung und forstgenetische Ressourcen	302
11.	Forstwirtschaft und forstgenetische Ressourcen	307
11.1	Nachweis genetischer Implikationen geregelter Forstwirtschaft	308
11.2	Naturverjüngung.....	312
11.3	Künstliche Bestandsverjüngung.....	319
11.3.1	Samenernte.....	322
11.3.2	Samenlagerung, Pflanzenanzucht und Pflanzung.....	336
11.4	Läuterung und Durchforstung	338
11.5	Nutzungseingriffe.....	339
11.6	Betriebsarten	345
11.7	Genetische Nachhaltigkeit	347
12.	Nutzen und Nutzung forstgenetischer Ressourcen.....	353
12.1	Allgemeines	353
12.2	Artreine Baumpopulationen	355
12.3	Erzeugung von Vermehrungsgut für Produktionsbestände der Massenbaumarten.....	358
12.4	Wiederansiedlung/Wiederausbreitung seltener Baumarten	359
12.5	Seltene Produkte.....	385

12.6 Waldumbau.....	387
12.7 Gehölze in der freien Landschaft.....	394
13. Forstgenetische Ressourcen in den niederen Breite.....	407
13.1 Folgen starker menschlicher Einflussnahme.....	407
13.2 Methodische Ansätze für Maßnahmen.....	409
14. Forstgenetische Ressourcen in Rechtstexten.....	413
14.1 Gesetz zum Übereinkommen über die biologische Vielfalt.....	413
14.2 Richtlinie des Rates der Europäischen Union über den Verkehr mit Forstvermehrungsgut.....	421
14.3 Forstvermehrungsgutgesetz.....	425
14.3.1 Herkunftsgebiete.....	426
14.3.2 Ausgewähltes Vermehrungsgut.....	444
14.3.3 Saatguternte.....	451
14.3.4 Kontrolle der Einhaltung; Zertifizierung.....	453
14.3.5 Bezug zur Erhaltung forstgenetischer Ressourcen.....	458
14.4 Forest Seed and Plant Scheme der OECD.....	460
14.5 Beschlüsse der Ministerkonferenz zum Schutz der Wälder Europas.....	462
15. Ausblick.....	465
15.1 Forstgenetische Ressourcen und Naturschutz.....	465
15.2 Situation der Erhaltung forstgenetischer Ressourcen.....	471
Literatur.....	477
Register.....	540
Verzeichnis der Beispiele.....	551

1. Biodiversität

1.1 Biodiversität und genetische Variation

Eine sehr gut brauchbare, intuitiv ansprechende und häufig zitierte, Definition des von EDWARD WILSON vor etwas mehr als 20 Jahren geprägten Begriffs der Biodiversität gab das U.S. Government Office of Technology Assessment im Jahre 1987, die hier in der Originalsprache angeführt wird (Gaston 1996b, *loc. cit.* Kapitel 1): *“Biological diversity refers to the variety and variability among living organisms and the ecological complexes in which they occur. Diversity can be defined as the number of different items and their relative frequency. For biological diversity, these items are organized at many levels, ranging from complete ecosystems to the chemical structures that are the molecular basis of heredity. Thus, the term encompasses different ecosystems, species, genes and their relative abundance.”*

Gaston (1996a) diskutierte weitere Definitionen. In der obigen kommt die Hierarchie der Biodiversität zum Ausdruck, welche in Abb. 1-1 etwas veranschaulicht wird. Wie es verschiedene Biozönosen und Arten gibt, existieren verschiedene und variable Populationen dieser Arten. Diese wiederum umfassen verschiedene Familien mit verschiedenen Individuen, welche wiederum die Träger unterschiedlicher Gene sind.

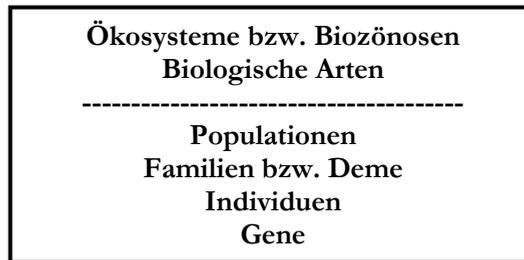


Abb. 1-1. Organisationsebenen der Biodiversität.

Auch die in Artikel 2 des Übereinkommens über die Biologische Vielfalt (Anonymus 1993a; vgl. Kapitel 14.1) gegebene Definition spielt auf diese Hierarchie an: „*Biologische Vielfalt bedeutet die Variabilität unter lebenden Organismen jeglicher Herkunft, darunter unter anderem Land-, Meeres- und sonstige aquatische Ökosysteme und die ökologischen Komplexe, zu denen sie gehören; dies umfasst die Vielfalt innerhalb der Arten und zwischen den Arten und die Vielfalt der Ökosysteme.*“

Der hier benutzte Begriff der Vielfalt unterscheidet sich etwas von dem in Kapitel 2.2 näher zu erläuternden Begriff der Diversität, was zunächst aber nur erwähnt sei. In einem ganz allgemeinen Zusammenhang sind die Begriffe Variation, Diversität, Vielfalt und Variabilität ebenso dienlich wie der – sehr allgemeine – Ausdruck biologischer Reichtum. Zur genaueren Darstellung biologischer Sachverhalte empfiehlt es sich natürlich, diese Begriffe sorgfältig auseinanderzuhalten und sich bewährter Terminologie zu bedienen.

Neben den verschiedenen Ebenen wie in Abb. 1-1 lässt sich pflanzliche Biodiversität an verschiedenen Skalen definieren, etwa auf begrenzten Flächen bzw. in ganzen Landschaften oder Regionen oder nach verschiedenen Organismengruppen wie annualen Pflanzen, Stauden, Sträuchern oder Bäumen. Gegenstand der vorliegenden Schrift sind indessen ausschließlich Holzgewächse mit ihrer besonderen Problematik.

Die Existenz verschiedener genetischer Varianten innerhalb von Arten, insbesondere die innerhalb von Populationen, bezeichnen wir als genetische Variation. Sie ist Grundbestandteil der Biodiversität; denn die Verschiedenheit von Populationen ein und derselben Art und natürlich auch die Unterschiede zwischen den Individuen dieser Populationen haben eine im engeren Sinne genetische Grundlage. Es ist unmittelbar abzuleiten, dass das Studium und der Schutz der Biodiversität an den drei Ebenen des Ökosystems, der Art und der Population ansetzen müssen.

Namentlich in der Vergangenheit galt das Forschungsinteresse der Ökologie vornehmlich dem Zustand und der Dynamik von Ökosystemen und deren Arten-

spektren, also den beiden Ebenen oberhalb der in Abb. 1-1 eingetragenen Linie, während die Diversität innerhalb der Arten etwas zurücktrat bzw. hiervon getrennt genetischer Forschung überlassen blieb. Die weltweite genetische Forschung hat indessen ergeben, dass so gut wie alle biologischen Arten genetisch variabel sind, und dass dieser Umstand mit Vorteil in die ökologische Forschung integriert wird.

Nicht die gesamte heute anzutreffende Biodiversität ist das Ergebnis natürlicher Evolution. Es gibt in stark vom Menschen geprägten Umwelten auch künstliche Biodiversität (vgl. Kapitel 3).

1.2 Evolutionäre Faktoren

Evolution einer Population (deren genetische Definition folgt in Kapitel 1.3.1) beruht auf der Veränderung ihrer genetischen Struktur, d. h. den Häufigkeitsverteilungen ihrer genetischen Varianten. Dieser Prozess wird angetrieben durch evolutionäre Faktoren, und zwar stellt Dynamik der genetischen Struktur den Regelfall dar. Die genetische Information von Populationen wird meist nicht ganz vollständig oder gar unverändert an deren Folgegeneration weitergegeben und ebenso wenig bleibt ihre genetische Struktur während der Ontogenese unverändert; Konstanz der genetischen Struktur oder genetisches Gleichgewicht dürfte in biologischen Populationen also eher die seltene Ausnahme denn die Regel darstellen. Durch die gemeinsame Wirkung der evolutionären Faktoren (1) Mutation, (2) genetische Drift, (3) Selektion bzw. Anpassung und (4) Genfluss tritt im Lauf der Evolution unter den Populationen einer Art ein gewisser Grad genetischer Differenzierung ein.

ad (1) Die Existenz verschiedener Varianten eines Gens geht auf *Mutation* zurück. Das seltene Ereignis der Neuentstehung einer Variante erhöht die genetische Variation der Population und trägt zur Differenzierung der Populationen einer Art bei. Mutationen wirken sich auf die Fitness ihrer Trägerindividuen zunächst überwiegend abträglich aus und vergrößern so zunächst einmal die genetische Last der Population.

ad (2) In endlichen Populationen treten als *genetische Drift* bezeichnete zufällige Änderungen der genetischen Struktur ein. Im Extremfall gehen (vor allem seltene) allelische Varianten auch verloren, wodurch genetische Drift zum evolutionären Gegenspieler der Mutation wird. Ist eine endliche Population so groß, dass sie sich wie eine unendlich große Population verhält, sprechen wir von einer effektiv unendlichen Population; genetische Drift ist hier kaum wirksam. Von endlichen Populationen erwartet man dagegen, dass sich im Laufe von Generationen ihre genetische Variation verringert, während sich deren Differenzierung dadurch verstärken kann. Zwischen dem Umfang einer Population und der Anzahl der Allele, welche sie enthalten kann, besteht ein stochastischer Zusammenhang.

ad (3) Die Konsequenz genotypisch unterschiedlichen Überlebens- bzw. Reproduktionserfolgs innerhalb der Population ist *Selektion*. Dadurch nehmen Gene je nach dem von der Umwelt ausgehenden Selektionsdruck in ihrer Häufigkeit ab oder zu. Die gegen bestimmte genetische Varianten gerichtete Selektion kann die Variation an den betreffenden Genloci verringern. Erfolgreiche Gene werden in mehr Nachkommen platziert und führen dadurch unter Umständen zu *Anpassung* der Population. Je nach der Beschaffenheit des Selektionsdrucks erstreckt sich dieser Anpassungsprozess über kürzere oder längere Zeiträume.

Unter einer besonderen Art des Selektionsdrucks, welcher sich gegen homozygote Genotypen richtet, strebt an bestimmten Genloci die genetische Struktur einem Selektionsgleichgewicht zu (vgl. Kapitel 2.7). In diesem Zustand bleibt die genetische Struktur über die Generationen hinweg konstant; folglich ändert sich auch der Anpassungszustand der Population, d. i. der Grad ihrer Angepasstheit, nicht mehr.

Je nach Art, Stärke und Verteilung des Selektionsdrucks ihrer Umwelt kann sich die Differenzierung von Populationen erhöhen. Da selektive Kräfte in erster Linie von der unmittelbaren Umgebung der Individuen ausgehen, kann genetische Differenzierung innerhalb der Populationen entstehen bzw. sich vergrößern. Es erhebt sich also stets die Frage danach, wie lokal die Umwelt auf eine Population einwirkt. Zu Konsequenzen einer großräumigen, eine ganze Population umfassenden, Umweltänderung vgl. Kapitel 3.4.

Den Ort, an welchem eine Baumpopulation natürlich vorkommt, und an welchem sie – in Mitteleuropa seit der nacheiszeitlichen Rückwanderung – einen evolutionären Prozess durchlaufen hat und in ununterbrochener Folge natürlich verjüngt oder doch naturverjüngt wurde, bezeichnet man als ihren Ursprungsort. Man erwartet, dass die Evolution der Population zu Anpassung an die Umweltbedingungen des Ursprungsorts geführt hat; insofern ist der Ursprungsort als ein Charakteristikum der Population anzusehen.

Populationen der Fichte mit ihrem großen, vom Mittelmeerraum bis an die nördliche Baumgrenze reichenden natürlichen Verbreitungsgebiet sind hinsichtlich ihrer Klimaanpassung genetisch deutlich differenziert. Die Winterfrosthärte nimmt von südlichen zu nördlichen Populationen, gleichzeitig auch von solchen aus geringerer zu solchen aus größerer Seehöhe zu; man fand also Kline auf Breitengrad und Seehöhe. Daneben besteht innerhalb dieser Populationen viel Variation. Populationen mit späterem Wachstumsbeginn im Frühjahr erleiden deutlich weniger Frostschäden und zeigen ebenso deutlich rascheres Wachstum.

Neben der als evolutionär zu bezeichnenden Anpassung beschrieben Skrøppa und seine norwegische Forschergruppe (u. a. Fossdal, Johnsen, Kvaalen, Stefferem und Yakovlev) an norwegischer und mitteleuropäischer Fichte Anpassungsprozesse grundsätzlich anderer Art, welche nicht genetischer Natur sind, gleich-

wohl eine evolutionäre Bedeutung haben.¹ In Mittelnorwegen aufgewachsene Fichten mit Ursprung im Harz bilden dort Knospen Ende August. Sie reproduzieren trotz erlittener Frostschäden. Ihre Nachkommen schlossen zu jenem Termin ihre Knospenbildung ab und glichen darin ganz den Fichten mittelnorwegischen Ursprungs und deren Nachkommen. Auch hatten Pflöpfunglinge norwegischer Fichten mit Ursprung zwischen dem 63. bis 66. Breitengrad nach Verfrachtung in eine Samenplantage auf dem 58. Breitengrad Nachkommen mit ‚südlicherem‘ Verhalten.

Diese Beobachtungen gaben den Anstoß zu aufwendigen langjährigen Untersuchungen. Es stellte sich heraus, dass die Temperatur, welcher die Sameneatern während ihrer Reproduktion ausgesetzt waren, die Anpasstheit der Nachkommen verändert. Dazu gehören der Austriebstermin im Frühjahr, der Zeitpunkt des Wachstumsabschlusses und der Knospenbildung im Sommer sowie der Abhärtung im Herbst; und zwar ist die Entwicklung nach wärmeren Bedingungen der Reproduktion gegenüber der nach kälteren Bedingungen verzögert. Die Umweltverhältnisse während der Mikrosporogenese hatten keinerlei Einfluss.

Nach Herstellung von Klonen durch Stecklingsvermehrung blieben die wärme-induzierten epigenetischen Veränderungen erhalten (Johnsen 1989a, b). Auch nach einer Passage durch die Kultur *in vitro* zeigten zu ein und derselben Vollgeschwisterfamilie gehörende Klone Veränderungen des Termins der Knospenbildung, welcher der phänotypischen Differenzierung natürlicher Populationen vom 58. und dem 64. Breitengrad entspricht. Sogar nach Herstellung von Klonen durch somatische Embryogenese (Kvaalen und Johnsen 2008) erwies sich der vorher festgestellte Effekt als stabil. Dieser starke, offenbar vom Abschluss der Embryogenese an fixierte, Effekt hält nunmehr seit mehr als 25 Jahren seit der Keimung an.

An den skizzierten Befunden ist eine späte Wirkung der Umweltbedingungen – hier erhöhte Temperaturen – zu erkennen, welchen Sameneatern und damit deren Nachkommen während ihrer Embryoentwicklung ausgesetzt waren. Diese Wirkung beruht auf einem molekularen Gedächtnis, sie äußert sich in veränderter Expression von Genen – hier der in Entwicklung befindlichen Embryonen – und damit in der dauerhaft veränderten Ausprägung phänotypischer Merkmale wie des adaptiv entscheidenden Zeitpunkts der Knospenbildung und des Wachstumsrhythmus bei unverändertem Genotyp. Man bezeichnet diese Ausprägungen als Epityp bzw. Epiallele. Verändert wird also nicht die Häufigkeit von Genen, sondern deren Expression. Warum die Expression bestimmter Gene betroffen ist und die anderer nicht, bleibt zunächst offen. Auch von anderen Pflanzen liegen zahlreiche Berichte über epigenetische Phänomene vor (Iwasaki und Paszkowski 2014, Carneros *et al.* 2017).

¹ Vff. verdanken diesen Autoren eine (2014) unveröffentlichte, kurzgefasste und anschauliche Übersicht und die Abb. 1-2; für eine ausführlichere Bibliographie s. <skoglandskap.n>

Beruhend die skizzierten epigenetischen Gedächtniseffekte auch nicht auf Veränderungen der genetischen Information, so waren sie doch je nach Genotyp unterschiedlich stark ausgeprägt (Johnsen und Skråppa 2000). Yakovlev *et al.* (2011) berichteten von Unterschieden zwischen dem Verlauf der Knospenbildung in mehreren Sämlingsfamilien; unter diesen waren die Folgen erhöhter Temperatur während der Reproduktion verschieden deutlich. Wie in Abb. 1-2 gezeigt wird, war die beträchtlich verzögerte Knospenbildung jedoch allen unter höheren Temperaturen entstandenen Familien gemeinsam. Die Abbildung zeigt links die Prozentanteile der Pflanzen, die zu Zeitpunkten Ende August eine Knospe gebildet hatten. In der Darstellung rechts sind die Differenzen zwischen den beiden Epiallelen gezeigt; sie wurden am 18. bzw. 22. August beobachtet.

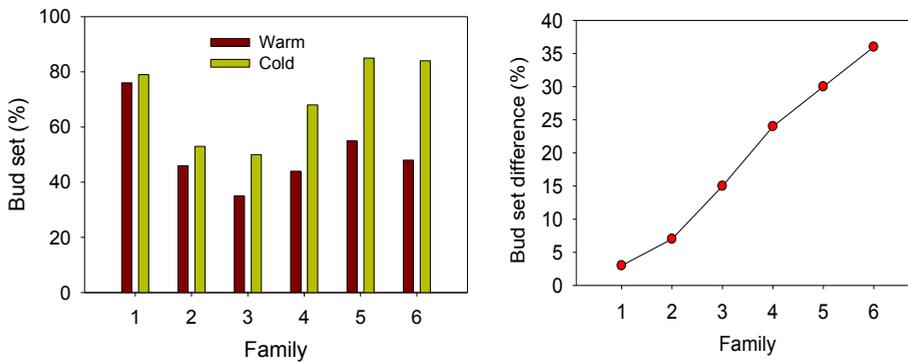


Abb. 1-2. Links: Knospenbildung der Nachkommen in sechs Kreuzungsfamilien der Fichte, die unter höheren (Warm) bzw. geringeren (Cold) Temperaturen entstanden waren. Rechts: Gedächtniseffekte der sechs Familien, der Größe nach geordnet (Skråppa unveröff., nach Yakovlev *et al.* 2011).

Die hier beobachteten Prozesse im Gefolge von Änderungen der Funktion von Genen im regulatorischen Bereich des Genoms (Vornam *et al.* 2004) verlaufen während der nur wenige Monate in Anspruch nehmenden Embryobildung, also rasch, und können selbst in diesem kurzen Zeitraum zu weitgehender bis vollständiger Anpasstheit an einen Umweltfaktor wie die Temperatur führen (Johnsen *et al.* 2005). Baumann und Müller-Starck (2004) haben als Ursache dieses epigenetischen Effekts Methylierung von Bereichen des Genoms gefunden. Über gleichsinnige Ergebnisse zur Methylierung von DNA, insbesondere des Cytosins, wurde aus Nordamerika auch von anderen Baumarten berichtet. Weitere Entstehungswege von Epiallelen wie Änderungen in Histonproteinen wurden beschrieben (Iwasaki und Paszkowski 2014). Carneros *et al.* (2017) haben über die Gene berichtet, welche die Synthese der an der Steuerung der Phänologie beteiligten

Proteine kontrollieren; für ihre Untersuchungen benutzten sie zwei temperatur-induzierte Epiallele, welche durch somatische Embryogenese hergestellt waren, genotypisch also vollkommen übereinstimmten; ferner untersuchten sie das Verhalten achtjähriger Epitypen, die sich im Austriebstermin um zwei Wochen unterschieden.

Die stabile Methylierung von DNA, welche in diesen Versuchen bei der Fichte nunmehr seit Jahren anhält, muss auf dem Weg vieler Mitosen weitergegeben worden sein. Ob diese Weitergabe auch für Meiosen gilt und wie die so erworbene Eigenschaft über Generationen hinweg vererbt wird, kann sich erst dann herausstellen, wenn Kreuzungsnachkommen der temperatur-induzierten Epiallele beobachtet werden konnten. Erst dann wird sich auch beurteilen lassen, ob und wie die in einer bestimmten Generation eingetretene epigenetische Veränderung dem langfristigen evolutionären Anpassungsprozess der Population förderlich ist oder ihn behindert; dieser Prozess hatte bei der Fichte evolutionär klinale Variation der Phänologie hervorgebracht. Man fragt sich, ob nach der Eiszeit, als die Fichte auf dem Weg nach Norden Regionen mit wärmeren Klimaten durchwandert hat, durch epigenetische Prozesse Gene mit geringerem Anpassungswert maskiert wurden. Stabilität des epigenetischen Effekts käme dann einer Behinderung der Anpassung gleich. Nach Überlegungen von Yakovlev *et al.* (2012) ist dies jedoch nicht sehr wahrscheinlich. Carneros *et al.* (2017) setzten die von ihnen erzeugten erheblich unterschiedlichen Epitypen mit Ökotypen gleich und betonten die auf epigenetischer Anpassung beruhende Plastizität, durch welche in einem bestimmten Stadium des evolutionären Prozesses der Austriebstermin gewissermaßen justiert wird. Wie Abb. 1-2 zeigt, muss am Zustandekommen des Unterschieds zwischen den Epiallelen auch allelische Variation beteiligt gewesen sein. An der Bildung des Epityps wirken also sowohl der Genotyp wie die Umwelt während der Embryogenese mit (Yakovlev *et al.* 2012). Diese Autoren diskutierten auch den evolutionären Vorteil der Mitwirkung eines Gedächtniseffektes bei der Anpassung. Nach Chan *et al.* (2005) hält ein solcher Effekt zumindest bei annuellen Pflanzen über Generationen hinweg an. Diese Art der Anpassung ist besonders bedeutungsvoll für langlebige Pflanzen mit langsamer Generationenfolge. Bei Arten mit geringer genetischer Variation wie der Pinie (*Pinus pinea*) können epigenetische Anpassungsprozesse besonders bedeutungsvoll sein (Sáez-Laguna *et al.* 2014).

Es ist zu vermuten, dass bei Änderung der Umweltbedingungen wie nach Verfrachtung von Populationen diese Prozesse mit veränderter Richtung erneut einsetzen. Angesichts der in Norwegen geleisteten Vorarbeit und des dort vorhandenen Versuchsmaterials ist zu gegebener Zeit eine Klärung zu erwarten. Inwieweit bisherige experimentelle Befunde an Bäumen – auch an weiteren Merkmalen – verallgemeinert werden dürfen, ist noch nicht sicher. Jedenfalls stellen die Auswirkungen erhöhter Temperatur während der Reproduktionsperiode auf den Epityp der Nachkommen eine Anpassung an ganz bestimmte Faktoren in der Umwelt

der Sameneltern während der Reproduktion dar. Sollten sie sich in größerem Umfange und in ganz anderen Situationen bestätigen, hieße das, dass genetische Anpassungsprozesse von epigenetischen Effekten überlagert werden. Dies gilt auch im Hinblick auf die Wahl von Vermehrungsgut und das Vorgehen bei der Generhaltung; vgl. Skrøppa und Johnsen (2000), Johnsen *et al.* (2009) und Yakovlev *et al.* (2012).

Mag Winterfrosthärte der Fichte in geringeren Seehöhen Mitteleuropas auch weniger bedeutsam sein – die Frühjahrsphänologie ist es in hohem Maße. In 17jährigen Feldversuchen trieben im Gewächshaus entstandene Versuchsglieder vier Tage später aus; der Wachstumsbeginn war gegenüber Populationen aus dem Ursprungsgebiet um fünf Tage verzögert (Skrøppa *et al.* 2007). Diese Änderung ist nicht nur für die im skandinavischen Verbreitungsgebiet der Fichte auftretenden Klimate von Bedeutung.

Je nach jahrweisen Unterschieden der Temperatursumme treten auch phänotypische Änderungen der Angepasstheit der im betreffenden Jahr entstandenen Nachkommen ein (Skrøppa *et al.* 2007). Auch diese phänotypischen Änderungen dürften in Populationen zu den durch das Reproduktionssystem verursachten, genetischen Strukturänderungen hinzutreten (vgl. Beispiel 11-7).

Die Bearbeitung der mit Anpassung und Epigenetik zusammenhängenden Phänomene wird sicher lange Zeit in Anspruch nehmen. Iwasaki und Paszkowski (2014) brachten ihre Überraschung zum Ausdruck, dass so wenig über epigenetische Vorgänge bekannt ist, welche im Zuge der Domestikation von Kulturpflanzen abgelaufen sein dürften.

ad (4) Durch *Genfluss* werden einer Population genetische Varianten aus anderen Populationen vor allem durch effektiven Externpollen, aber auch durch Samen, zugeführt. Sind die Spenderpopulationen von der Empfängerpopulation differenziert, ändern sich deren genetische Struktur und Variation. Besitzen die Spenderpopulationen sogar private Allele, welche nur dort vorkommen, wirkt Genfluss dem Verlust genetischer Varianten entgegen und die Variation der Empfängerpopulationen erhöht sich deutlicher. Besiedeln Spender- und Empfängerpopulation ökologisch sehr unterschiedliche Habitate und sind sie genetisch stark differenziert, kann Genfluss die Geschwindigkeit und den Umfang von Anpassungsprozessen in der Empfängerpopulation verringern. Sind Populationen dagegen isoliert, können sie sich an ihre jeweilige Umwelt genauer anpassen. Genfluss verringert die Differenzierung von Spender- und Empfängerpopulationen – Grund für die bei vielen Baumarten experimentell erwiesene Tatsache, dass sich der weitaus größte Teil ihrer genetischen Variation innerhalb relativ schwach differenzierter Populationen vorfindet.

Nimmt der Genfluss eine vorherrschende Richtung, etwa durch den Pollentransport anemophiler Populationen in der Hauptwindrichtung, kann ein Gradient genetischer Strukturen entstehen (Gillet und Ziehe 2012); Gleiches gilt für die

Pollenverbreitung innerhalb der Populationen einer Landschaft (vgl. Kapitel 1.3.4 und Beispiel 2-2).

Da sich die Auswirkungen der evolutionären Faktoren auf genetische Strukturen überlagern, sind sie nicht immer leicht auf einzelne Faktoren zurückzuführen. Die Interpretation genetischer Strukturen ist ein wichtiges Teilgebiet der Populationsgenetik.

1.3 Genetische Systeme von Baumpopulationen

1.3.1 Populationen und ihr genetisches System

Ein Kollektiv von Individuen, das sich von anderen Kollektiven gleicher Artzugehörigkeit irgendwie unterscheidet, bezeichnet man vielfach als eine Population. In der Genetik steht die über Generationen hinweg weitergegebene genetische Information im Vordergrund und man bezeichnet als (Mendel-)Population ein Kollektiv zu generativer Reproduktion befähigter Individuen, in welchem jedes Paar möglicherweise einen gemeinsamen Nachfahren hat (Ziehe *et al.* 1979).² In dieser Definition wird ein Unterschied zwischen Nachfahren und (unmittelbaren) Nachkommen gemacht (vgl. Kap. 1.3.2). Wenn im Text auch einfach der Begriff ‚Population‘ verwendet wird, so ist hierunter doch stets die Mendel-Population zu verstehen. Die Möglichkeit der Paarung zwischen Bäumen hat natürlich eine gewisse geographische Nähe zur Voraussetzung (Eriksson 2005a).

Zwei Populationen repräsentieren dieselbe biologische Art, wenn sich ein aus beiden gebildetes Kollektiv unter gewissen Umweltverhältnissen wie eine einzige Population verhält (Ziehe *et al.* 1979). Damit ist die biologische Art grundsätzlich eine genetisch abgegrenzte Reproduktionseinheit. Daran mag der im Zusammenhang mit Pflanzen erforderliche Zusatz ‚grundsätzlich‘ verwundern; vgl. den in Kapitel 1.3.8 erwähnten Begriff der Metapopulation. Nicht alle Pflanzenpopulationen stellen reproduktiv vollständig abgeschlossene Einheiten dar; d.h. diese Pflanzenpopulationen sind nur ‚im Wesentlichen‘ reproduktiv isoliert. Auch auf manche Pflanzenarten trifft dies zu (s. Kapitel 3.2.6); deren Grenzen sind in manchen Fällen durchlässig.

Genetische Relevanz besitzt nur solcher Pollen, der in Befruchtungsvorgänge eingeht und damit effektiv wird. Der Eintrag effektiven Pollens aus einer anderen Population³ steht grundsätzlich im Widerspruch zur Definition der Mendel-Population; vgl. hierzu aber die Ausführungen zum System der Pollenverbreitung in Kapitel 1.3.4. Je nach Art der informationstragenden Diasporen spricht man

² In §7 Abs. 2 Ziff. 6 BNatSchG wird die Population – sehr anders als in der Genetik – als ‚eine biologisch oder geografisch abgegrenzte Zahl von Individuen einer Art‘ definiert.

³ Diesen Pollen bezeichnet man als Externpollen. Dagegen fasst man unter Fremdpollen all den Pollen zusammen, welcher bei anderen Individuen der gleichen Population zur Befruchtung gelangt. Den Gegensatz zu Fremdpollen stellt Eigenpollen dar.

von Migration (Samen, Pflanzenteile) oder von Genfluss i.e.S. (Pollen). Im Hinblick auf Samen betrachtet man Migranten als Mitglieder der Empfängerpopulation. In ganz anderem Zusammenhang betrachtet man unter Migration auch die Verschiebung des Verbreitungsgebiets einer Art in Reaktion auf eine großräumige Änderung der Umweltverhältnisse wie nach der Eiszeit oder unter dem Einfluss des derzeitigen Klimawandels (vgl. Kapitel 3.4).

Wie die Definition einer Pflanzenpopulation richtet sich auch ihre Abgrenzung im Gelände nach bestimmten Gegebenheiten der Reproduktion, und zwar der Konnektivität (Kleinschmit *et al.* 2004). Die Population ist als Kollektiv reproduktiv kohärent, wenn (1) Paarung zwischen Mitgliedern der Population häufiger ist als die mit Individuen außerhalb, und (2) die Nachkommen aus Paarung zwischen Mitgliedern der Population mit größerer Wahrscheinlichkeit bis zum reproduktiven Alter überleben als solche mit einem Elter außerhalb der Population. In einer Übersicht weisen Waples und Gaggiotti (2006) darauf hin, dass auch der hier verwendete evolutionäre Populationsbegriff insofern nicht operational ist, als Konnektivität zeitlichem Wandel unterliegt – bei Waldbäumen schon während ein und derselben Generation. Ökologische Konnektivität ist vielleicht weniger schwierig festzustellen. Die Begriffe Population und Art sind in genetischer Denkweise jedenfalls eng verbunden.

Eine durch vermutete genetische Eigenschaften charakterisierte Gruppe von Populationen einer Baumart bezeichnet man häufig als Rasse. Besiedeln diese Populationen einen bestimmten Teil des natürlichen Verbreitungsgebiets einer Art, spricht man von einer geographischen Rasse. Der Begriff der Rasse findet – anders – auch bei Haustieren Verwendung. Bei Kulturpflanzen ist der Begriff Sorte gebräuchlich.

Die genetische Zusammensetzung von Populationen wird beschrieben durch die als Strukturen bezeichneten Häufigkeitsverteilungen genetischer Elemente wie Allele oder Genotypen. Man betrachtet also allelische, genische, genotypische oder gametische Strukturen. Deren Oberbegriff ist die genetische Struktur.

Nicht alle heute existierenden biologischen Arten gelten als bekannt. Auch sind sowohl ihr Aussterben als auch ihre Neuentstehung feste Bestandteile der Evolution. Da in erster Linie die Population zur Evolution befähigt ist, spielen im Rahmen der Erhaltung genetischer Ressourcen Populationen eine tragende Rolle.

Die Art und Weise, wie die genetische Information einer Population an die Folgegeneration weitergegeben und dabei verändert wird, hat Darlington (1939) als ihr genetisches System bezeichnet. In der Populationsgenetik spricht man heute vom genetischen System in einem umfassenderen Sinne, d.h. in diesem Begriff sind alle die Prozesse eingeschlossen, in welchen Allele bei der Zygotenbildung in den (diploiden) Genotypen zusammengefügt werden, und in welchen Häufigkeiten sie an die Folgegeneration weitergegeben werden. Das genetische System ist grundsätzlich populationsspezifisch und unterliegt dem Wandel in Raum (vgl. Beispiel 2-11) und Zeit. Wir betrachten hier nur einige Teilsysteme.

1.3.2 Reproduktionssystem

Das Reproduktionssystem umfasst alle die Elemente des genetischen Systems, die mit der Weitergabe genetischer Information an die Folgegeneration in Zusammenhang stehen (Abb. 1-3). Es umfasst damit mehrere andere Teilsysteme und vermittelt eine komplexe Betrachtung des genetischen Systems insgesamt.

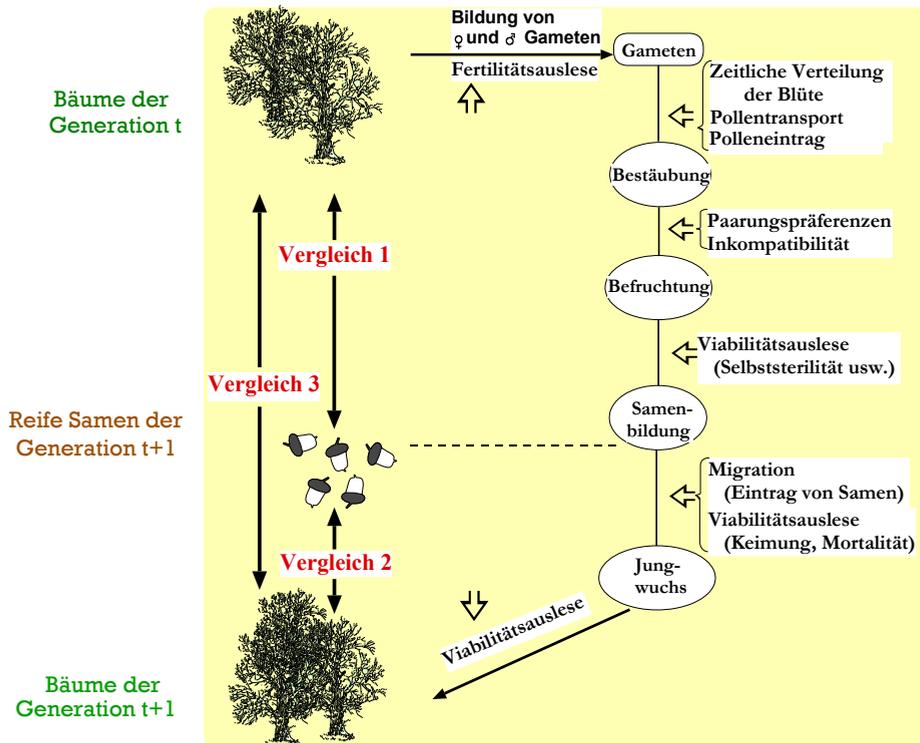


Abb. 1-3. Schema des Reproduktionssystems beim Übergang einer Baumpopulation in die nächste Generation. Viabilitätsauslese spielt sich in den Samen vor ihrer Verbreitung ab und gehört somit zum Reproduktionssystem; sie setzt sich im Lauf der späteren Ontogenese fort. Unter den Vergleichen zwischen den genetischen Strukturen aufeinanderfolgender Generationen wird gewöhnlich nur der mit der Nummer 1 angestellt. Der Vergleich 2 zwischen dem Samenstadium und dem der daraus entstandenen Bäume erstreckt sich aus Zeitgründen oft nur bis zum Sämlingsstadium. Über den Vergleich 3, der sich über die volle Dauer einer Generation erstreckt, liegen bisher keine Erfahrungen vor. In der Abbildung nicht berücksichtigt sind die asexuelle, insbesondere die vegetative, Reproduktion (nach Ziehe 1982, verändert).

Paarung zwischen zwei Pflanzen tritt ein, wenn aus der Fusion eines vom einen Individuum erzeugten Gameten mit einem vom anderen Individuum erzeugten Gameten eine Zygote entsteht. Sind die beiden Individuen identisch, liegt Selbstbefruchtung vor. Als ein Teil des Reproduktionssystems umfasst das Paarungssystem

tem alle Vorgänge, die mit der Entstehung von Zygoten in Zusammenhang stehen.

Die Analyse des Reproduktionssystems erfolgt mit Vorteil anhand eines Modells, von welchem verbreitet Gebrauch gemacht wird. Das Modell panmiktischer Reproduktion konzipierte Weinberg (1908) für einen autosomalen Genlocus in der menschlichen Population. Auf eine Population kosexueller Pflanzen kann das Modell in einem strengen Sinne nicht zutreffen, da hier Selbstbefruchtung möglich ist und unter gewissen Umständen zu einem Überhang von Homozygoten führt. Der von Weinberg geprägte Begriff der Panmixie bezieht sich auf einen Genlocus und ist an ganz bestimmte Modellannahmen gebunden (Hattemer *et al.* 1993, *loc. cit.* Kapitel 10.3):

(1) Die Individuen der Population paaren hinsichtlich des betrachteten Genlocus zufallsmäßig, d.h. die Wahrscheinlichkeit für die Paarung bestimmter Genotypen wird ausschließlich durch das Produkt ihrer relativen Häufigkeiten bestimmt. Die effektiven Pollenwolken aller Sameneltern besitzen die gleiche allelische Struktur wie die von der Population insgesamt erzeugten Gameten. Selbstbefruchtung ist damit ebenso häufig wie alle anderen Paarungstypen.

(2) Die Population ist effektiv unendlich groß, d.h. zufallsmäßige Abweichungen der Häufigkeit bestimmter Paarungen sind vernachlässigbar gering und die – stets abzählbare – Population verhält sich wie eine unendlich große.

(3) Träger aller Genotypen steuern ♀ und ♂ effektive Gameten zu den Zygoten der Folgegeneration in einem konstanten Verhältnis bei. Die Häufigkeiten aller Allele in den effektiven Eizellen stimmen mit denen in den effektiven Pollen überein (sexuelle Symmetrie).

(4) Die Anzahl der bei einer Paarung gebildeten Zygoten ist vom Genotyp der Paarungspartner unabhängig und gleich; m.a.W. besteht keine Fertilitätsselektion. Damit besitzen die Allele unter den effektiven Gameten die gleiche Häufigkeit, die sie unter den reproduzierenden Individuen hatten.

(5) Die im Zygotenstadium entstehende genotypische Struktur bleibt während der gesamten Ontogenese unverändert, d.h. Viabilitätsselektion ist abwesend.

(6) Mutation tritt nicht ein.

(7) Die Population reproduziert in getrennten Generationen, d.h. die Individuen reproduzieren höchstens einmal. Diese Voraussetzung ist bei Bäumen offensichtlich nicht erfüllt, sie ist aber nicht gravierend; auch die menschliche Population reproduziert iteropar in überlappenden Generationen.

Unter diesen Umständen betragen nach bereits einer Generation an einem Genlocus mit n Allelen der Häufigkeiten p_1, p_2, \dots, p_n die Häufigkeiten homozygoter Genotypen $P_{ii} = p_i^2$ bzw. (ungeordneter) heterozygoter Genotypen $P_{ij} = 2p_i p_j$.

Diese Häufigkeiten bleiben unter der Voraussetzung panmiktischer Reproduktion über die Generationen hinweg konstant und damit verharren die Popu-

lation in panmiktischen Proportionen der Genotypen; man bezeichnet diesen Zustand als panmiktische oder HARDY-WEINBERG-Struktur⁴. Die Konstanz der genetischen Struktur einer Population über die Generationen hinweg bezeichnet man als genetisches Gleichgewicht; im Falle dieses durch panmiktische Reproduktion bedingten Gleichgewichts spricht man von panmiktischem oder HARDY-WEINBERG-Gleichgewicht. Ob HW-Struktur bzw. HW-Gleichgewicht denn auch wirklich vorliegen, lässt sich exemplarisch durch Inventuren genetischer Marker empirisch überprüfen. Allerdings ist zu beachten, dass sich Abweichungen von den oben genannten Annahmen untereinander teilweise kompensieren, so dass ein falscher Eindruck entstehen kann. Daher führt erst die empirische Prüfung kritischer Elemente des Reproduktionssystems zu gesicherten Aussagen über das Gleichgewicht.

Aus der Liste der oben aufgezählten sieben teilweise gravierenden Annahmen geht hervor, dass Panmixie einen idealisierten Zustand eines Reproduktionssystems darstellt und panmiktische Strukturen in biologischen Populationen nur angenähert vorliegen dürften. Auch dürfte panmiktisches Gleichgewicht nur in Ausnahmefällen realisiert sein; demzufolge sind biologische Populationen wohl ständigem evolutionären Wandel unterworfen. Zumindest bleiben die Häufigkeiten von Mehrlocus-Genotypen auch bei panmiktischer Reproduktion erst nach mehreren Generationen näherungsweise konstant; deren Anzahl richtet sich nach dem Grad struktureller Kopplung der Genloci (vgl. Hattemer *et al.* 1993, *loc. cit.* Kapitel 10.4).

Das Reproduktionssystem einer Baumpopulation ist vielfältigen Einflüssen ausgesetzt, welche Abweichungen vom obigen Idealmodell bewirken und damit ausschließen, dass genetisches Gleichgewicht mit großer Genauigkeit zutrifft. Aus den beim Generationenübergang gewöhnlich eintretenden genetischen Strukturänderungen (Vergleich 1 in Abb. 1-2) lassen sich Rückschlüsse auf die Beschaffenheit des Reproduktionssystems ziehen. Selbst wenn die Reproduktion panmiktisch gewesen sollte, können danach genetische Strukturänderungen eintreten (Vergleich 2 in Abb. 1-2); besonders die bei Holzpflanzen lange Dauer der Ontogenese bietet hierfür Ansatzpunkte. Damit wird das Ergebnis des Vergleichs 2 und erst recht das von Vergleich 3 in Abb. 1-2 vom Stadium der genetischen Inventur abhängig. Beim Versuch des Nachweises panmixie-ähnlicher Reproduktion bleiben unsere Einblicke auf einzelne Genloci beschränkt.

Es ist die Rückwirkung panmiktischer Reproduktion auf die genetische Struktur der Folgegeneration, welche die besondere Bedeutung der Nähe zur Panmixie

⁴ WILHELM WEINBERG (1908) veröffentlichte in einem nicht sehr weit verbreiteten Organ, so dass seine grundlegende Arbeit international erst im Jahre 1966 bekannt wurde. Wenige Monate, nachdem WEINBERG seine Ergebnisse präsentiert hatte, veröffentlichte HARDY (1908) in knapper Form seine diesbezügliche Analyse in einer viel weiter verbreiteten Zeitschrift, so dass in der internationalen Literatur die Priorität ihm eingeräumt wurde; die Kurzbezeichnungen HW-Struktur bzw. HW-Gleichgewicht entstanden erst später.

für die Auswahl von Genressourcen bedingt: Genetisches Gleichgewicht bedeutet die vollständige Weitergabe aller genetischen Varianten in unveränderter Häufigkeit. Das Vorliegen von HW-Struktur ist aber nur *ein* Indiz für HW-Gleichgewicht. Dieses läge erst dann vor, wenn in der obigen Gleichung die genotypischen Häufigkeiten die P_{ij} sich aus den Häufigkeiten p_i bzw. p_j der Allele in der Vorgeneration ergäben. Dies wiederum ist nur durch genetische Inventuren an aufeinanderfolgenden Generationen, also Bäumen und ihren Nachkommen, zu untersuchen.

Treten Selbstbefruchtung oder andere Formen der Verwandtenpaarung häufiger ein als nach dem Zufall zu erwarten, entsteht an allen Genloci ein einheitlicher Homozygotenüberschuss; dieser gibt Aufschluss über den Grad der Abweichungen der genotypischen Struktur von der panmiktischen. Ein in nur einer Generation beobachteter Homozygotenüberschuss relativ zu HW-Struktur gibt zwar einen Anhaltspunkt für den Zustand des Paarungssystems, nicht aber für den des gesamten Reproduktionssystems. Auswahlkriterium für *in situ* zu erhaltende Genressourcen (vgl. Kapitel 6.2) könnte ein Reproduktionssystem sein, welches – wenn es nicht unbedingt panmiktisch ist – wenigstens die gesamte genetische Information erhält (Boyle 2000a, b).

Im Rahmen des Paarungssystems erfolgt in engem Zusammenhang mit der Gametenbildung und dem Transport der ♂ zu den ♀ Gameten die Kombination zu Zygoten. Auch dieser Vorgang wird oft pauschal als zufallsmäßig angesehen, doch trifft dies in dieser Ausschließlichkeit kaum einmal zu. Bei der Paarung können positive Präferenzen für Verwandte vorliegen, die zu Inzucht und in der Folgegeneration zu einem Homozygotenüberschuss im gesamten Genom führen; dieser Überschuss ist relativ zu einer HW-Struktur zu verstehen. Ebenso können durch Inkompatibilität (Kapitel 1.3.3) negative Paarungspräferenzen bedingt sein, welche die Paarung zwischen bestimmten Individuen erschweren oder unter Umständen sogar verhindern, so dass diese keine unmittelbaren Nachkommen, sondern nur gemeinsame Nachfahren haben können.

Das Reproduktionssystem bestimmt auf der Grundlage der genischen Struktur ganz wesentlich die genotypische Struktur. In anderer Hinsicht hat es gravierende Bedeutung, weil es die (in Kapitel 7.3.3 beschriebene) effektive Populationsgröße beeinflusst, wie im Beispiel 9-5 an Daten einer Samenplantage erläutert wird. Geringe effektive Populationsgröße bedingt einen Trend zu Variationsverlusten (Eriksson *et al.* 1993).

Die Reproduktionssysteme vieler Pflanzenarten umfassen Anteile von sowohl Fremd- als auch Selbstbefruchtung; wiederum andere, vornehmlich annuelle, Arten sind im Lauf der Evolution sogar zu ausschließlicher Selbstbefruchtung übergegangen, sie sind autogam. Bei vielen dieser Arten öffnen sich die Blüten erst nach erfolgter Befruchtung, so dass Fremdpollen nicht effektiv werden kann. Zu den seltenen Ausnahmen unter Holzpflanzen gehört etwa der tetraploide Kaffeebaum *Coffea arabica* – ganz im Unterschied zu anderen Arten der gleichen Gattung.

Bei den Koniferen als Gymnospermen könnte Fremdbefruchtung nicht ganz ausgeschlossen werden. Doch kann bei vollständiger Selbstfertilität ein Überhang von Selbstbefruchtung eintreten und zu Inzucht führen. Durch bevorzugte Verwandtenpaarung entsteht auch in effektiv unendlich großen Populationen Inzucht, zwangsläufig aber in endlichen Populationen durch die Paarung von Individuen mit abstammungsidentischen Allelen. Die Folge ist die das gesamte Genom erfassende Zunahme der Homozygotie; Begleiterscheinung ist die in endlichen Populationen zu erwartende Verminderung der genetischen Variation. Eine Reduktion der effektiven Populationsgröße – auch als Flaschenhals bezeichnet – hinterlässt Spuren an der genetischen Vielfalt insofern, als besonders der Anteil seltener Allele abnimmt. Bei homozygoten Trägern rezessiver abträglicher Allele an den Genloci, die an der genetischen Kontrolle phänotypischer Merkmale wie Wachstum, Fertilität und Viabilität beteiligt sind, sind diese Merkmale abträglich ausgeprägt; man bezeichnet diesen Zustand als Inzuchtdepression. Ist die Population über viele Generationen endlich groß, kann sie sich – in evolutionären Zeiträumen und unter Selektionsdruck – von diesen Allelen bereinigen (engl. purging). Überschreitet die Inzuchtdepression von Anfang an nicht einen bestimmten Betrag, kann sie sich vermindern, bis sich schließlich ein Vorteil von Selbstbefruchtung einstellt. Diese Entwicklung kann jedoch nur in einem bestimmten Bereich von Inzuchtdepression eintreten und erfordert evolutionäre Zeiträume. Viele Pflanzenpopulationen sind im Lauf der Evolution zu ausschließlicher Selbstbefruchtung übergegangen; eine Ausnahme behandelt Beispiel 6-1. Im Übrigen hat Heterozygotie bei den überwiegend fremdbefruchteten Baumarten die in Kapitel 2.7 beschriebenen Vorteile. Zu Methoden des Nachweises und der Messung des Umfangs von Inzucht in freilebenden Populationen, den Begriff der Inzuchtdepression und deren Messung vgl. Keller und Waller (2002).

White *et al.* (2007, *loc. cit.* p. 82 ff. analysierten Paarungs-, insbesondere Inzuchtsysteme in Baumpopulationen und präsentierten Beispiele für Schätzwerte von Inzuchteffekten und deren Ursachen u. a. bei *Pinus sylvestris*.

Autogame Pflanzen zeigen sehr andere Eigenschaften der Anpassung an ihr Habitat; viele zählen zu den erfolgreich ‚kolonisierenden‘ Arten. Im Allgemeinen sind bei Holzpflanzen aber Selbstbefruchtung und andere Formen der Verwandtenpaarung mit Inzuchtschäden verbunden.

Nicht alle Reproduktion erfolgt generativ. Einige Baumarten reproduzieren zu erheblichen Anteilen vegetativ durch Wurzelbrut (eine andere Form der Reproduktion erfolgt ebenfalls asexuell, aber durch Samen; vgl. eine Notiz am Ende dieses Kapitels). Zur Messung des Umfangs generativer bzw. vegetativer Reproduktion wurden verschiedene Maße verwendet. Bezeichnet N den Umfang eines auch zu vegetativer Reproduktion befähigten Kollektivs und G die Anzahl der darin beobachteten verschiedenen (Multilocus-)Genotypen, wird G/N als der Anteil aus generativer und dementsprechend $1-G/N$ als der aus vegetativer Reproduktion stammender Individuen betrachtet. In der Literatur findet sich dane-

ben ein mit ‚genotypic richness‘ bezeichnetes Maß $R = (G-1)/(N-1)$ nach Dorken und Eckert (2001) für die genotypische Diversität (‚genotypic diversity‘) eines teilweise vegetativ reproduzierenden Kollektivs (vgl. Beispiel 12-14). Weisen alle Individuen des Kollektivs den gleichen Genotyp auf, wird R eins. Jolivet *et al.* (2011) verwendeten eine als klonale Diversität (‚clonal diversity‘) bezeichnete Größe G/N als Maß für den Anteil generativer Reproduktion. In beiden Fällen signalisiert ‚Diversität‘ hier nicht die Verbindung mit einer Häufigkeitsstruktur (vgl. Kapitel 2.2). Ungeachtet des für diese Schätzungen verwendeten Maßes wird der wahre Wert von G umso leichter unterschätzt, je weniger Genloci inventiert wurden, und je weniger Variation sie aufweisen. In dieser Situation besteht eine gewisse positive Wahrscheinlichkeit dafür, dass auch genotypisch gleiche Individuen aus generativer Reproduktion stammen. Ist also geringe Effizienz der inventierten Genmarker zu befürchten, schätzt man die Wahrscheinlichkeit für die Entstehung von Individuen gleichen Genotyps aus vegetativer Reproduktion etwa nach dem Verfahren von Parks und Werth (1993).

Bei vegetativer Reproduktion einer aus einer Zygote entstandenen Ausgangspflanze entstehen untereinander genetisch gleiche ‚ramets‘. Sie stellen zusammen mit der Ausgangspflanze einen Klon dar. Im Gelände sind Ausgangspflanze und ramets allenfalls an ihrem Alter, ggfs. auch an ihren Dimensionen, unterscheidbar; man findet daher sowohl die Ausgangspflanze oder aber die ganze Gruppe der Klonteile oder ramets als ‚genet‘ bezeichnet (Harper 1977, *loc. cit.* p. 26).

Bei der Vogelkirsche (*Prunus avium* L.) fand Kownatzki (2002) in einem Bestand einen Anteil vegetativ entstandener (in genetischen Kopien vorhandener) Bäume von 0,874; in drei weiteren Beständen ermittelte Höltken (2005) Anteile von 0,196; 0,769 bzw. 0,538. Im gewogenen Mittel der vier deutschen Bestände stellten sich zwei Drittel der Bäume als vegetativ entstanden heraus. In zehn schweizerischen Beständen der Elsbeere (*Sorbus torminalis* L. Crantz), einer Art mit ähnlichem genetischen System, fanden Hoebee *et al.* (2006) einen etwas geringeren mittleren Anteil von 0,42. Wie die letztgenannten Autoren feststellten, hatte die asexuelle Reproduktion räumliche genetische Strukturen entstehen lassen; über dieses Phänomen wird in Kapitel 1.3.6 ausführlicher berichtet. An der räumlichen Anordnung ausschließlich generativ entstandener Bäume war diese Besonderheit bei der Elsbeere nicht zu erkennen, während Höltken (2005) in zwei von drei Beständen der Vogelkirsche auch bei den generativ entstandenen Bäumen räumliche Strukturen feststellte; demnach bewirkte hier die nicht voll effiziente Pollenverbreitung die Tendenz zur Klumpung. Die Samen beider (entomophiler) Rosaceen werden zoochor sehr effizient verbreitet. Einen Einfluss auf die sexuelle Reproduktion hatte die Anwesenheit eines bemerkenswert großen Anteils genetisch gleicher Bäume der selbstinkompatiblen Elsbeere hier offenbar nicht (s. Kapitel 1.3.3); bei einer selbstfertilen Art hätte man vielleicht einen erhöhten Anteil von Selbstbefruchtung erwarten können. Von einem negativen Effekt der teilweise vegetativen Reproduktion konnte hier also keine Rede sein.

Vegetative Reproduktion hat einen über die Zeit hinweg stabilisierenden Einfluss auf die genetische Struktur, insbesondere die Heterozygotie, der Population. Besitzt die generative Reproduktion wohl stets eine genetische Dynamik, so geht diese der vegetativen Reproduktion weitgehend ab. Bei hohem Anteil vegetativer Reproduktion und starker Klumpung der ramets, aber geringer Anzahl entstehender genets, ist wegen der Unmöglichkeit der Selbstbefruchtung durch genetische Inkompatibilität (s. Kapitel 1.3.3) ein Mangel an effektivem Pollen zu erwarten (Hobee *et al.* 2008). Sind einzelne Klone auch unterschiedlich umfangreich und hängt dies wohl mit Selektion zusammen, so ist diese Quelle genetischer Strukturänderungen vermutlich doch weniger bedeutsam. Am Beispiel der Vogelkirsche (vgl. Beispiel 12-5), welche teilweise in erheblichem Umfang vegetativ reproduziert, verglichen Stoeckel *et al.* (2006) die an Mikrosatelliten beobachteten Genotyphäufigkeiten mit den korrespondierenden HW-Häufigkeiten. Sie stellten, wie bereits aus früheren Arbeiten über diese Baumart bekannt, insgesamt einen Heterozygotenüberschuss fest und diskutierten dessen Ursache anhand mehrerer Hypothesen. Die von den Autoren favorisierte Erklärung durch unterschiedliche allelische Strukturen in den weiblichen und männlichen effektiven Gameten ist durchaus stichhaltig und plausibel, wie am Beispiel der Nachkommenschaft eines einzelnen Baums leicht einzusehen ist: Der Samenelter steuert an einem bestimmten Genlocus entweder ausschließlich *ein* Allel oder – wenn er an diesem Genlocus heterozygot ist und die Gameten regulär segregiert werden – zwei Allele in gleicher Häufigkeit bei. Unter den effektiven Pollen dürften solche Verteilungen aber kaum vorliegen. Gibt es nur einige wenige Sameneltern, gleichen sich die sexuellen Asymmetrien kaum aus, woraus Heterozygotenüberschuss resultiert. Durch das System der Inkompatibilität (s. Kapitel 1.3.3) wird dieser Effekt noch verstärkt, da dieses System den Anteil von Verwandtenpaarung reduziert. Andere von Stoeckel *et al.* (2006) geprüfte Hypothesen erwiesen sich in den vorliegenden Beobachtungen bei jeweils einzelner Betrachtung zumeist als nicht realisiert. Einzig die Kombination eines beträchtlichen Anteils asexueller Reproduktion aus Wurzelbrut, auch über die Generationen hinweg, mit der derzeitigen generativen Reproduktion erbrachte letztlich eine Erklärung für das beobachtete Phänomen Heterozygotenüberschuss. Dies erachteten auch Rasmussen und Kollmann (2008) als am ehesten auf den von ihnen beobachteten Heterozygotenüberschuss in fast ausschließlich asexuell reproduzierenden Populationen der Elsbeere (Beispiel 12-8) zutreffend. Allerdings bleiben in diesem Zusammenhang weitere Fragen wie etwa die nach der Rolle von Mutation oder der eines Heterozygotenvorteils bei der vegetativen Reproduktion offen.

Bei zwei Ulmenarten fanden Gehle und Krabel (2002) ebenfalls hohe Anteile (30 bzw. 50 %) vegetativer Reproduktion (vgl. Kapitel 11.2). Es ist vielleicht kein Zufall, dass in der heimischen Flora Baumarten mit reichlicher Wurzelbrutbildung unter den Rosaceen und Ulmaceen auch über ein System genetischer Inkompatibilität, *Populus tremula* sogar über Diözie verfügen – Einrichtungen, welche der Be-

fruchtung durch klongleiche Bäume gegensteuern (vgl. Kapitel 11.2). Hipler *et al.* (2011) haben gezeigt, wie in Beständen von Vogelkirsche und Elsbeere die generative bzw. vegetative Entstehung von Bäumen mit einfachen Mitteln rekonstruiert werden kann.

In einigen Arten der Gattung *Sorbus* wurde asexuelle Reproduktion durch Samen aus Apomixis embryologisch nachgewiesen (Liesebach 2014); diese kann sogar häufiger werden als sexuelle Samenbildung. Unter den Samen von Arthybriden dieser Gattung fanden Leinemann *et al.* (2010b) einen sehr geringen Anteil von Apomikten, obwohl nach älteren Autoren Apomixis gerade unter den zu dieser Gattung gehörigen Arthybriden verbreitet vorkommen soll. Worauf im Zusammenhang mit diploiden Arten wie *Sorbus torminalis* (Beispiel 12-8) hingewiesen wird: ein nennenswerter Anteil apomiktischer Reproduktion wäre im Zuge der mittlerweile zahlreichen genetischen Inventuren von Sameneltern und ihren Nachkommen längst aufgefallen (Liesebach 2014).

1.3.3 Systeme der Inkompatibilität

Die Funktion dieses Systems ist der Ausschluss oder doch die Verringerung von Selbstbefruchtung und anderen Formen der Verwandtenpaarung. Seine Existenz und seine Wirkungsweise sind in Baumpopulationen noch weniger bekannt, für die Generhaltung aber von Bedeutung.

Bei Angiospermen kann auf einer Narbe geladeter Pollen insofern inkompatibel sein, als das Wachstum des Pollenschlauchs durch den Griffel oder aber bereits die Keimung auf der Narbe verhindert werden. Im ersteren Falle erkennt die bestäubte Pflanze inkompatiblen Pollen an Allelen, die im Pollenschlauch als dem ♂ Gametophyten exprimiert sind (gametophytisches System). Im letzteren Falle erkennt die bestäubte Pflanze inkompatiblen Pollen am Genotyp des Sporophyten der bestäubenden Pflanze, welcher in der Pollenhülle exprimiert ist (sporophytisches System). Die Erkennungsreaktion wird durch einen oder mehrere Genloci, die sog. S-Genloci, gesteuert. S-Genloci besitzen im allgemeinen zahlreiche Allele.

In Abb. 1-4 ist die Wirkungsweise veranschaulicht. Bei gametophytischer Kontrolle (Darstellungen a bis c) werden nach Bestäubung zwischen Pflanzen mit dem gleichen S-Genotyp S_1S_2 (Darstellung a) sowohl Pollenschläuche mit dem Allel S_1 als auch solche mit S_2 durch die in der bestäubten Pflanze kodominant ausgeprägten Allele S_1 und S_2 erkannt und die Befruchtung wird durch die Hemmung des Pollenschlauchwachstums verhindert. Aus dem auf einer Narbe abgelegten Pollen wird also der von Pflanzen mit gleichem S-Genotyp stammende herausgefiltert. Dadurch wird insbesondere Selbstbefruchtung ausgeschlossen – wenn nicht rezessive Allele auftreten; von der dadurch bewirkten (teilweisen) Wirkungslosigkeit dieses Inkompatibilitätssystems wird gelegentlich berichtet.

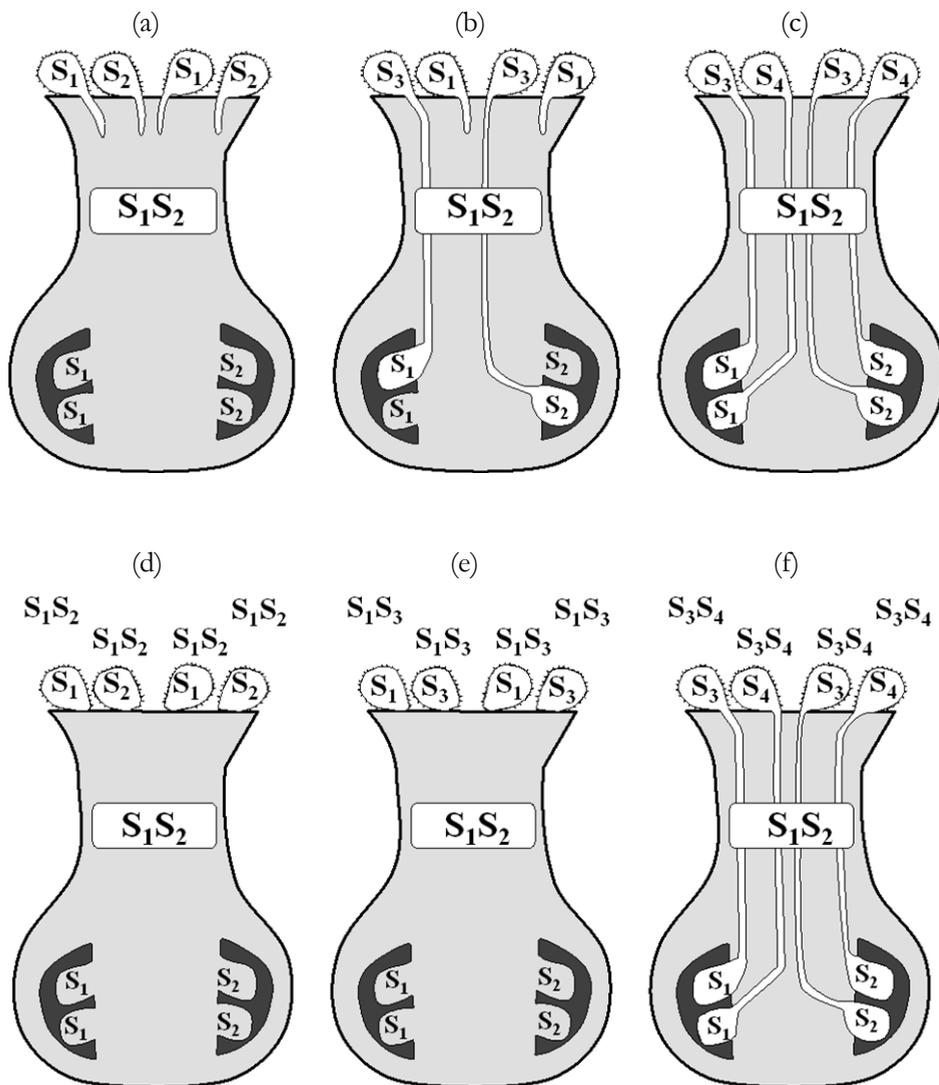


Abb. 1-4. Durch einen Genlocus gesteuerte Inkompatibilität. Oben: Gametophytisches System. Unten: Homomorphes sporophytisches System (nach Geburek 2005a).

Nach Bestäubung einer Pflanze mit Genotyp S_1S_2 durch eine Pflanze mit Genotyp S_1S_3 (Darstellung b) wird beim Durchwachsen des Griffels nur derjenige Pollen herausgefiltert, welcher das Allel S_1 trägt; Pollen mit S_3 ist dagegen kompatibel und gelangt ungehindert zur Befruchtung. Die beiden Pflanzen haben also nur ein

S-Allel gemeinsam. Man bezeichnet sie als semikompatibel; denn in dieser Situation, die unter verwandten Individuen häufig auftritt, sind die Chancen für Paarung auf die Hälfte reduziert. Die Inzuchtvermeidung durch Inkompatibilität verursacht insofern Kosten, als die Fertilität nach Paarung auch zwischen nicht-verwandten Pflanzen mit einem gemeinsamen S-Allel auf die Hälfte reduziert wird. Landet schließlich nur solcher Pollen auf der Narbe, welcher mit der bestäubten Pflanze kein Allel gemeinsam hat (Darstellung c), ist er insgesamt kompatibel. Die Aufspaltung der Genotypen am S-Genlocus unter den Nachkommen ist also verschieden, wenn die Eltern ein Allel oder keines gemeinsam hatten. Homozygotie am S-Genlocus ist grundsätzlich ausgeschlossen.

Die Wirkungsweise des sporophytischen Systems ist im Allgemeinen etwas komplexer (s. Abb. 1-4, Darstellungen d bis f). Hier wirkt die Aktivität des diploiden S-Genotyps des pollenerzeugenden Individuums in der Pollenhülle nach und bestimmt die Inkompatibilität. Haben sowohl die bestäubende wie die bestäubte Pflanze den Genotyp S_1S_2 und sind diese Allele kodominant, sind sowohl S_1 als auch S_2 in der Hülle des auf die Narbe gelangten Pollens exprimiert (Darstellung d); die Keimung all dieses Pollens wird gehemmt. Wird etwa eine Pflanze mit Genotyp S_1S_2 durch den Pollen einer Pflanze mit Genotyp S_1S_3 bestäubt (Darstellung e), ist ebenfalls der gesamte Pollen inkompatibel, sofern das beiden Pflanzen gemeinsame Allel S_1 kodominant oder sowohl im Sporophyten als auch in der Pollenhülle dominant ausgeprägt ist. Besitzen die beiden prospektiven Paarungspartner kein gemeinsames S-Allel (Darstellung f), ist natürlich der gesamte Pollen kompatibel.

Sporophytisch ausgeprägte S-Allele weisen oft eine ganze Hierarchie von Dominanzrelationen auf, die zwischen Sporophyt und Pollenhülle auch noch verschieden sein können. Dadurch sind reziproke Befruchtungen bestimmter Genotypen in möglicherweise unterschiedlichem Grade inkompatibel. Dieser Umstand erschwert die genetische Analyse dieses Systems und seiner Auswirkungen. Als besonders einfach stellte sich die Analyse bei dem durch nur zwei genetische Varianten kontrollierten heteromorphen System heraus, die Darwin (1877) am Beispiel des Primulaceen gelang.

Bei beiden Systemen wird nicht-kompatibler Pollen nur gehemmt. Und zwar wird bei gametophytischer Kontrolle der Pollenschlauch beim Durchwachsen des Griffels gehemmt; bei sporophytischer Kontrolle wird bereits die Keimung gehemmt. In einer variablen Population landet auf einer Narbe meist sowohl nicht-kompatibler als auch kompatibler Pollen; bei letzterem verlaufen Keimung bzw. Pollenschlauchwachstum ungleich rascher. Entfällt indessen diese Pollenkonkurrenz, kommt spät auch ein Teil nicht-kompatiblen Pollens zum Zuge. Bei gänzlichem Mangel an kompatibelem Pollen kann in geringem Umfang Selbstbefruchtung eintreten. Ein solcher Mangel tritt bei kühl/feuchter Witterung während der Blühperiode ein – die Flugaktivität der Bestäuber lässt nach und in alten, lange unbestäubt gebliebenen, Blüten wird das Inkompatibilitätssystem unwirksam.

Infolgedessen kommt dann bei einzelnen Bäumen auch Selbstbefruchtung vor. Eine solche Situation beschrieben Hoebee *et al.* (2007) bei der Elsbeere (s. Beispiel 12-8). In Bestäubungsversuchen an dieser Baumart beobachteten Wojciechowski und Bednorz (2000), dass bei einem von drei Bäumen Eigenpollen zwar keimte, den Griffel jedoch auch nach 48^h nicht durchdrang (gametophytisches System!).

Bemerkenswert ist die Einheitlichkeit der Pflanzenfamilien, bei welchen ein präzygotales System entweder ganz fehlt oder aber entweder in gametophytisch oder in sporophytisch kontrollierter Form vorliegt. Dieser Umstand spricht für das hohe evolutionäre Alter dieser Systeme der Inzuchtvermeidung. Etwa die Hälfte der Angiospermen-Familien verfügt über ein solches System. Unter den einheimischen Gehölzpflanzen liegt das gametophytische System (mit einem einzigen S-Genlocus) bei den Rosaceen und den Cornaceen (Hummel *et al.* 1982) vor. Bei den (allo-)tetraploiden Rosaceenarten ist zu beachten, dass der S-Genlocus beim Übergang zu Polyploidie seine Wirkung verloren hat, was bei polyploiden Kultursorten der Obstgehölze (Lewis 1979) nachgewiesen wurde, was aber auch bei der tetraploiden Schlehe (*Prunus spinosa*) der Fall sein dürfte. Über planmäßige Untersuchungen zur Selbstfertilität der Schlehe unter Einsatz von künstlicher Selbstbestäubung ist nichts bekannt. Im Zuge genetischer Inventuren der in Beispiel 12-14 genannten Art sind indessen Eltern-Nachkommen-Beziehungen zwischen Sträuchern kaum zu entdecken. Dass aber die autotetraploide Schlehe nicht auch selbstfertil sein sollte, ist kaum vorstellbar. Die tetraploide Rutacee *Coffea arabica* ist ebenfalls selbstfertil. Das durch einen Genlocus kontrollierte sporophytische System ist unter den einheimischen Holzpflanzen den diploiden Betulaceenarten (Sandbirke: Hagman 1971, 1975; Stern 1963; Hasel: Thompson 1979) und den Ulmaceen (Ager und Guries 1982; Bob *et al.* 1986) eigen.

Die Bezeichnung ‚Selbstinkompatibilität‘, welcher man immer wieder begegnet, ist nicht ganz zutreffend bzw. erschöpfend; denn durch dieses System kann auch Fremdpollen eliminiert werden. Dies geschieht allgemein dann vollständig, wenn die bestäubende und die bestäubte Pflanze zufällig den gleichen S-Genotyp tragen oder – in teilweise vegetativ reproduzierenden Populationen – gar ramets desselben Klons darstellen. Auch Pollen nicht-verwandter Pflanzen wird zur Hälfte eliminiert, wenn sie gerade rein zufällig ein S-Allel gemeinsam haben (Semikompatibilität).

Genetische Inkompatibilität ist vor allem wegen dieser Pollenelimination für die Genkonservierung belangvoll. Gegenüber der Verhinderung von Selbstbefruchtung wird von vielen Autoren der Effekt der Semikompatibilität als geringer beurteilt (Stoeckel *et al.* 2006). Unter bestimmten Umständen kann er indessen überwiegen. Unter der Voraussetzung rein zufälliger Bestäubung und gleicher Häufigkeit der $n > 2$ Allele (Isoplethie) eines gametophytisch exprimierten S-Genlocus lässt sich angeben, welcher Anteil des in einer Population insgesamt erzeugten Pollens durch Inkompatibilität für die Reproduktion verlorenght. Für isoplethe Populationen beträgt der Anteil eliminierten Pollens (unter der starken

Annahme rein zufallsmäßiger Bestäubung) gerade $2/n$. Zwar nähert sich unter zufallsmäßiger Bestäubung die genetische Struktur über die Generationen hinweg der Isoplethie an (Steiner und Gregorius 1994), doch dürften besonders in kleineren realen Populationen erhebliche Abweichungen von diesem Idealzustand auftreten. Am Beispiel einer australischen Proteacee, welche in acht sehr kleinen Populationen vorkommt, haben Hoebee *et al.* (2008) über die gravierenden Folgen gametophytischer Inkompatibilität für die Viabilität derartiger Populationen berichtet.

Für den allgemeinen Fall von n S-Allelen mit den Häufigkeiten p_i gaben Ziehe *et al.* (eingereicht) den von gametophytisch kontrollierter Inkompatibilität zu erwartenden Anteil verlorenen Pollens mit $2\sum p_i^2$ an. Mit abnehmender Diversität am S-Genlocus nimmt dieser Anteil zu. Für ein sporophytisches System ist wegen der Vielfalt der Dominanzrelationen die erwartete Pollenelimination leider nicht so einfach zu quantifizieren.

Genetische Inkompatibilität kann nicht nur nach Bestäubung mit arteigenem Pollen, sondern auch nach interspezifischer Bestäubung wirksam werden. Häufiger wirken zwischen Pflanzenarten jedoch postzygotal wirksame Systeme, wodurch zunächst allenfalls gebildete Embryonen verfrüht absterben. Postzygotal wirksam sind auch Systeme gradueller Selbststerilität.

1.3.4 Systeme der Pollenverbreitung

Ebenfalls in engem Zusammenhang mit dem Reproduktionssystem stehen die Systeme der Pollen- und Samenverbreitung innerhalb der Population. Der Transport effektiven Pollens (durch Wind oder Insekten; in den niederen Breiten auch durch Wirbeltiere) über kürzere bzw. weitere Entfernungen wird durch die Häufigkeitsverteilung der Transportdistanzen beschrieben. Beispiele solcher Verteilungen in drei Fichtenbeständen sind in Abb. 1-5 gezeigt (Nascimento de Sousa *et al.* 2010). In einem Reinbestand (I) geringer Dichte wachsen 40 Bäume je ha, in einem Bestand hoher Dichte (II) mit 167 Bäumen je ha ungleich mehr. In einem Mischbestand mit Buche (III) war die Dichte mit 54 Fichten je ha dem Bestand (I) ganz ähnlich, doch haben die zur Blütezeit der Fichte in vollem Laub stehenden Buchen den Pollentransport offensichtlich behindert.

Im Verbund mit der atmosphärischen Turbulenz innerhalb des Bestandes variieren die Transportdistanzen effektiver Pollen anemophiler Baumarten aufgrund der Sinkgeschwindigkeit der Pollenkörner, aufgrund der Dichte der Population und aufgrund der physischen Bestandesstruktur, insbesondere der Präsenz anderer Baumarten und deren Bestandesdichte. Für die Verbreitung effektiven Buchenpollens in drei norddeutschen Beständen hat Wang (2001, 2004) mittlere Transportdistanzen von etwa 37 m geschätzt. Bei zoophilen Baumarten ist vor allem das Verhalten der Pollinatoren bei der Nahrungssuche bestimmend.

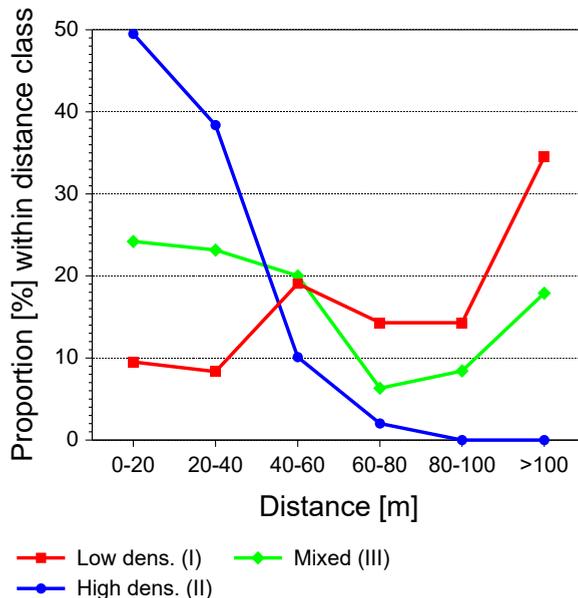


Abb. 1-5. Verteilung der Transportentfernungen effektiven Pollens in drei 80- bzw. 90jährigen Fichtenbeständen des Harçes (aus Nascimento de Sousa et al. 2010).

Wegen der begrenzten Transportweiten der effektiven Pollen sind an der Befruchtung eines Baums in der Nähe stehende Bäume im Allgemeinen stärker beteiligt als weiter entfernt stehende. Die Menge des zwischen zwei bestimmten Bäumen A und B übertragenen Pollens wird mit deren zunehmender Entfernung zusätzlich durch den entfernungsabhängigen Verdünnungseffekt insofern erschwert, als der Pollen anderer Bäume wie C, D usw. den durch B erzeugten Pollen von der Befruchtung eines Teils der Eizellen von A verdrängt.

In Abb. 1-6 sind die Einflussgrößen zusammengestellt, die auf die Differenzierung der ‚Pollenwolken‘ einwirken, welche bei verschiedenen Sameneltern effektiv werden. Die von wesentlichen Anteilen der Pollen zurückgelegten Entfernungen sind dort als effektiv bezeichnet; einzelne sehr weit transportierte Pollen bzw. Höchstwerte sind nur über viele Generationen, d. h. über lange Zeiträume hinweg, von Bedeutung. Die Gruppe der überproportional an der Befruchtung beteiligten Nachbarbäume, die wir auch als die effektive Nachbarschaft bezeichnen, entspricht aber in ihrer genetischen Zusammensetzung kaum der der gesamten Population; infolgedessen entsteht folgerichtig genetische Differenzierung der bei einzelnen Samenbäumen effektiven individuellen Pollenwolken. Man vergleiche dies mit Zufallspaarung, d. h. mit der Annahme (1) im Panmixiemodell (Kapitel 1.3.2; vgl. auch Abb. 2-12)!

Vor allem bei größeren Abständen zwischen den Paarungspartnern sind effektive Pollenwolken – und infolgedessen auch die Samen – genetisch stärker differenziert zu erwarten. So war in dichten Fichtenpflanzbeständen des Sauerlandes diese Differenzierung gering, was für eine effiziente Pollenverbreitung spricht (Finkeldey 1995). Dagegen war diese Differenzierung in thüringischen bzw. hessischen Eibenbeständen deutlich zu erkennen (Rajewski *et al.* 2000, Leinemann und Hattemer 2006). Letzteres ist deshalb bemerkenswert, weil die Eibe besonders leichten, weit flugfähigen Pollen bildet. Auch in einer Population der entomophilen Winterlinde im Mischbestand mit anderen Laubbäumen (Fromm 2001), in Populationen des Feldahorns (Bendixen 2001) und anderer Baumarten war diese Differenzierung festzustellen (vgl. die Beispiele 11-3, 11-4, 12-5 und 12-16). Infolge geringer Bestandesdichte oder spärlicher Aktivität von Pollinatoren ist im Mangel an Fremdpollen bei selbstfertilen monözischen Baumarten ein erhöhter Anteil von Eigenpollen an der Befruchtung zu erwarten, der sich natürlich stark auf die Differenzierung der effektiven Pollenwolken auswirkt (Bendixen 2001, Fromm 2001). Bei Baumarten mit einem System der Inkompatibilität modifiziert auch der Genotyp am steuernden S-Genlocus (vgl. Kapitel 1.3.3) die Zusammensetzung effektiver Pollenwolken. Nicht zuletzt kann nur der Pollen derjenigen Paarungspartner effektiv werden, welcher dann entlassen wird, wenn die Blühorgane des Samenelters befruchtet werden können; damit wird auch die Variation der Blühphänologie zu einem Faktor, welcher zur Differenzierung effektiver Pollenwolken beiträgt (Bendixen 2001).

Schließlich tragen Quantität und genetische Struktur effektiven Externpollens zur Differenzierung von Pollenwolken bei. In den oben erwähnten Fichtenbeständen des Harzes war diese Differenzierung trotz gleichmäßig über die Fläche verteilter Mengen effektiven Externpollens deutlicher ausgeprägt; durch dessen Eintrag aus einer gewissen Entfernung wurde dort die genetische Differenzierung der individuellen Pollenwolken zwar verändert, aber keinesfalls vermindert oder gar nivelliert (Nascimento de Sousa *et al.* 2010).

Sinkt bei geringer Populationsdichte die Anzahl effektiver Nachbarbäume ab, entstehen korrelierte Paarungen; die von einem Baum erzeugten Samen bilden dann nicht mehr eine ideale Familie von Halbgeschwistern, sondern eine Gruppe von Vollgeschwisterfamilien mit jeweils anderen Polleneltern. Der Grad der Korrelation von Paarungen wird in der Populationsgenetik zur Schätzung der Anzahl effektiver Paarungspartner verwendet.

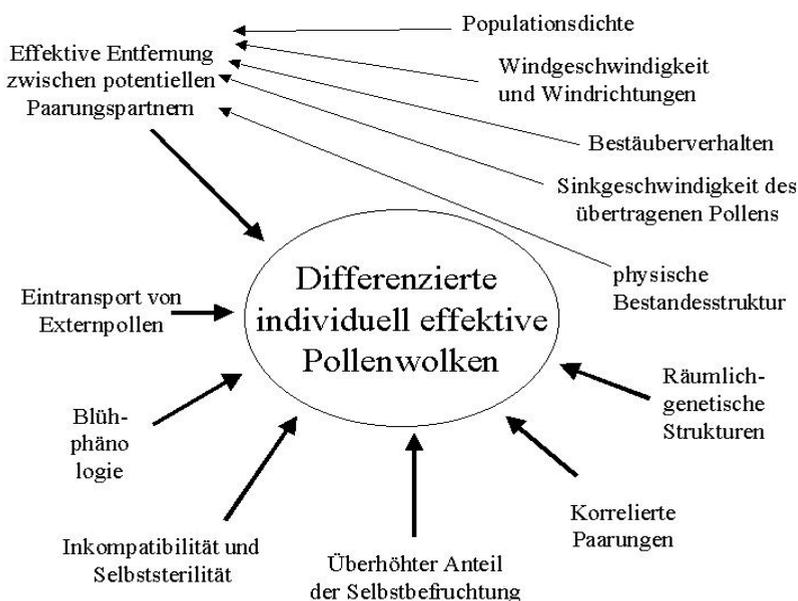


Abb. 1-6. Einflüsse auf die genetische Differenzierung des bei einzelnen Bäumen effektiv gewordenen Pollens (aus Hattemer und Ziehe 2004b).

Alle diese Besonderheiten der Zusammensetzung effektiver Pollenwolken stellen Abweichungen vom Modell der Zufallspaarung dar; denn hierunter erwartete man, dass alle Bäume von ein und derselben genetisch homogenen Pollenwolke befruchtet werden. Indessen steuern die Genotypen der Sameneltern und die herangetragene genetische Information der Polleneltern die genetische Struktur der von einzelnen Bäumen erzeugten Samen: Nicht nur die Sameneltern, sondern auch deren effektive Pollenwolken sind nach Abb. 1-6 genetisch differenziert und es ist zu erwarten, dass diese Umstände zusammen genetische Differenzierung der Nachkommenschaften bewirken. Die Differenzierung der individuellen Pollenwolken bewirkt also eine Tendenz zu genetischer Differenzierung auch der von einzelnen Bäumen gebildeten Samen, zu deren Differenzierung natürlich die ohnehin zwischen den Sameneltern bestehenden genetischen Unterschiede beitragen.

Schon die Verbreitung des effektiven Pollens in einem Bestand folgt also kaum dem Zufall. Neben Gewicht und Flugvermögen des Pollens anemophiler Baumarten sind Windgeschwindigkeiten für dessen Transportentfernungen wesentlich; darüber hinaus bestimmen im Zusammenhang mit der räumlichen Ver-

teilung der Genotypen der Bäume die Windrichtungen während der Blühperiode (vgl. Abb. 1-6 rechts oben) das Verteilungsmuster der Genotypen ihrer Samen (Gillet und Ziehe 2016). Dieses Muster ist schließlich auch durch die von einzelnen Polleneltern erzeugten Pollenmengen geprägt. Die Windrichtungen können innerhalb eines Bestandes mehr oder weniger radialsymmetrisch verteilt sein oder aber der Wind kann vorwiegend aus einer Richtung kommen. In ersterem Falle ist die genetische Diversität in der Mitte des Bestandes am größten zu erwarten. Stark gerichtete Pollenverbreitung führt andererseits in den dem Winde abgekehrten Bestandesteilen zu größerer Diversität der Samen (vgl. Abb. 2-12), während an dem Wind zugekehrten Bestandsrand lediglich die örtlich vorhandenen genetischen Varianten in den Samen überwiegen. Wie Gillet und Ziehe (2016) gezeigt haben, prägt der Wind so das genetische Verteilungsmuster der Samen. Dieses wirkt sich nicht nur bei der Reproduktion aus, sondern ist auch bei Probenahmen im Rahmen genetischer Inventuren (vgl. Kapitel 2,3) und bei der Samenernte (vgl. Kapitel 11.3.1) zu berücksichtigen. Der Transport effektiven Pollens spielt insofern eine wichtige Rolle, als seine Reichweite zur Abgrenzung von Populationen dient. Zwei Populationen sind voneinander abgegrenzt, wenn kein Paarungskontakt zwischen einem Individuum der einen und einem Individuum der anderen Population besteht; nur dann sind die Populationen genetisch isoliert. Bestände aber ein solcher Paarungskontakt, wären die Paarungspartner *per definitionem* derselben Population zugehörig. Stellt ein solcher Paarungskontakt ein seltenes Ereignis dar, spricht man unter einem pragmatischen Aspekt eben doch von zwei Populationen (vgl. Kapitel 1.3.1). Die genetische Analyse von Populationen in einer gewissen ökologischen oder geographischen Entfernung voneinander gehört nach wie vor zu den Grundlagen der Auswahl und der Erhaltung forstlicher Genressourcen.

Wie die Pollenverbreitung ist auch die Samenverbreitung in einer Population nach Endler (1977) sorgfältig zu trennen von dem Begriff Genfluss; dieser zählt zu den evolutionären Faktoren und bezieht sich auf den Transport genetischer Information zwischen Populationen (s. unter (4) in Kapitel 1.2). Bewirkt örtlich unterschiedlicher Selektionsdruck eine Tendenz zu genetischer Differenzierung, so bewirkt Genfluss als nivellierende Kraft eine entgegengerichtete Tendenz, die über den Grad der Differenzierung von Populationen mitentscheidet.

1.3.5 Systeme der Samenverbreitung

Analog zum System der Pollenverbreitung könnte man das der Samenverbreitung (Wind oder Wirbeltiere) durch die Verteilung der Transportdistanzen der Samen beschreiben, welche je nach Verbreitungsvektor und physischer Bestandesstruktur ebenfalls eine ganz bestimmte Form annehmen dürfte. Die Analyse hätte allerdings zur Voraussetzung, größere Mengen von Samen nach einem zweckentsprechenden Plan im Gelände aufzufangen.

Zur Variation der Transportdistanzen effektiven Pollens tritt also die Variation der Transportdistanzen der Samen hinzu. Je nachdem Samen barochor mehr oder weniger nur im engen Umkreis des Samenelters verbreitet oder anemochor bzw. zoochor sehr weit transportiert werden, gibt es große Unterschiede zwischen den Baumarten. Da in der näheren Umgebung eines Samenelters wohl mehr Samen landen als an weiter entfernten Stellen, verstärkt sich die Tendenz zum häufigeren Auftreten seiner Allele in seiner Umgebung, seinem Samenschatten. Bei reduzierter Populationsdichte überlappen die Samenschatten der einzelnen Bäume weniger; dies ist besonders offensichtlich bei barochorer Samenverbreitung.

1.3.6 Räumliche genetische Strukturen

Die enge Verknüpfung der Systeme der Paarung sowie der Pollen- und Samenverbreitung zeigt sich an einer Besonderheit. In einer Baumpopulation sind Allele und Genotypen nicht etwa zufallsmäßig über das Habitat verteilt, sondern genetische Varianten treten geklumpt auf. Man spricht von räumlichen genetischen Strukturen (spatial genetic structures, SGS). Liegt eine räumliche genetische Struktur mit Klumpungen vor, sind auch die in verschiedenen Partien der Population erzeugten Samen differenziert.

Die bevorzugt in der Umgebung des Samenelters zu Boden fallenden Samen weisen nicht nur ähnliche Allelhäufigkeiten auf, sie sind auch in gewissem Grade verwandt; man spricht daher von Familienstrukturen. Wird infolge reduzierter Populationsdichte die Anzahl der effektiven Nachbarn geringer, wird – bei begrenzter Reichweite der Samenverbreitung – die Entstehung von Familienstrukturen grundsätzlich begünstigt. Auch die Besiedlung von Öffnungen im Bestand durch die Nachkommen einzelner dominanter Sameneltern führt zu Familienstrukturen. Es sind also genetische und demographische Prozesse, die solche Strukturen entstehen lassen bzw. verändern. Im Zuge der mit zunehmendem Alter abnehmenden Populationsdichte sind räumliche genetische Strukturen wieder weniger stark ausgeprägt – ein Phänomen, welches infolge der Durchforstungen noch verstärkt wird (vgl. Beispiel 6-1). In Pflanzbeständen verdanken räumliche genetische Strukturen ihre Entstehung allenfalls plätzeweiser Nachpflanzung mit genetisch differenziertem Pflanzgut; Familienstrukturen sind dort natürlich nicht denkbar.

Wie Ziehe und Hattemer (2004) in naturverjüngten Buchenbeständen feststellten, erstreckten sich in einigen Fällen die Klumpungen von Allelen über Entfernungen, welche die Reichweite des Transports von effektivem Pollen und von Samen beträchtlich überschreiten (vgl. Tab. 6-3). Unter diesen Umständen konnten bei natürlicher Verjüngung räumliche genetische Strukturen evolutionär nur dadurch entstehen, dass in etwas weiter voneinander entfernten Bereichen von Populationen andere Bedingungen der Selektion herrschen.

Auf der Grundlage mit abnehmender Entfernung zunehmend größerer genetischer Ähnlichkeit von Bäumen werden räumliche genetische Strukturen durch

Autokorrelationen (in Analogie zu den Arbeiten von Moran 1950) quantifiziert und durch Korrelogramme (nach dem Verfahren von Streiff *et al.* 1998) veranschaulicht. Eine in mehrfacher Hinsicht vorteilhafte alternative und direkt interpretierbare Methode besteht in der Analyse mit der Entfernung zunehmender genetischer Abstände zwischen Bäumen bzw. in deren Veranschaulichung durch Distogramme (Degen 2000). Korrelogramme und Distogramme basieren auf räumlichen Distanzklassen, die je nach Datenmaterial und Fragestellung gewählt werden müssen. Dabei werden Paare von Bäumen in ihrer genetischen Ausstattung verglichen, die in unterschiedliche räumliche Distanzklassen fallen. Im Gegensatz hierzu untersucht man mit dem klassischen Test nach Mantel (1967) die Korrelation räumlicher und genetischer Distanzen, ohne separate Distanzklassen zu betrachten.

Jolivet *et al.* (2011) diskutierten Einflussfaktoren auf die Stärke und die räumliche Erstreckung der Klumpung, Methoden ihrer Analyse und Aussagen über das genetische System sowie die Geschichte von Populationen der Vogelkirsche. Unter einigen einheimischen Baumarten, die Objekt von Maßnahmen der Generalthaltung sind, spielt bei der Entstehung räumlicher genetischer Strukturen auch vegetative Reproduktion (vgl. Kapitel 1.3.2) eine besondere Rolle; die in Beispiel 12-5 skizzierten Untersuchungen zu räumlichen genetischen Strukturen wurden daher an ‚genets‘ angestellt.

1.3.7 Systeme der Anpassung

Als eine evolutionäre Kraft bewirkt der Umweltdruck, dass die Träger unterschiedlicher Genotypen unterschiedlich viele Nachkommen haben. Dies kann über die Generationen hinweg zur Anreicherung der Population mit Genotypen größeren reproduktiven Erfolgs führen. Dieses Teilsystem der Anpassung ist eng verquickt mit den anderen hier erwähnten Teilen genetischer Systeme.

Die im Zeitalter großräumiger Umweltänderungen von biologischen Populationen geforderten Fähigkeiten werden in Kapitel 3.4 angesprochen. Die Gesamtheit der Elemente des Anpassungssystems bewirkt die laufende Korrektur der genetischen Struktur der Population zur Sicherung ihres Fortbestandes sowie zur effizienteren Nutzung ihres derzeitigen und – ungewissen – künftigen Habitats. Bereits in Kapitel 1.2 wurde neben der genetischen die epigenetische Anpassung skizziert; beide Formen laufen offensichtlich nebeneinander ab. Einen Überblick über die Gesamtheit der zu Anpassung einer Population führenden Faktoren erlaubte erst die Betrachtung ihres gesamten Anpassungssystems.

1.3.8 Metapopulationen

Dieses von Levins (1969, *loc. cit.* Pref. to 2nd printing) entworfene Konzept der biologischen Art ist in seiner Kurzfassung ökologisch-demographisch, jedoch in die Genetik der Evolution eingebunden: '*A species is a population of local populations*

which are established by colonists, and eventually disappear. The persistence of the species in a region depends on the rate of colonization successfully balancing the local extinction rate. Populationen vieler Arten kommen aggregiert in räumlich begrenzten Habitaten vor und sind dabei durch Migration verknüpft. Die Befähigung zur Migration ist wesentlich für Ereignisse örtlichen Aussterbens und der Neuentstehung aus benachbarten Populationen. Wie Hanski und Gaggiotti (2004) bemerkten, erweitert die Betrachtung von Metapopulationen das Studium von Populationen um deren räumlichen Bezug. Infolge der Tätigkeit des Menschen kommen viele seltener gewordene Arten in mehr oder weniger großen und mehr oder weniger weit in der Landschaft voneinander entfernten Populationen vor. Generhaltung von Baumpopulationen in verstreuten Habitatresten bzw. in zerstückelten Habitaten (s. Kapitel 3 und 6.1) verlangt nach der Berücksichtigung des Metapopulationsaspekts.

Aussterben und Neuentstehung von Baumpopulationen kommen im mitteleuropäischen Wald ganz überwiegend durch menschliche Eingriffe in Gang. Wie die von Gaggiotti und Hanski (2004) angestellten Überlegungen zeigen, besitzt das Studium der Dynamik von Metapopulationen Vorteile für die Analyse der Auswirkungen von Habitatzerstückelung und Habitatverlusten.

2. Genetische Variation von Baumpopulationen

Der in Kapitel 1.1 eingeführte Begriff der genetischen Variation bezeichnet ganz allgemein die Existenz verschiedener genetischer Varianten. Demgegenüber bezeichnet genetische Variabilität mehr die Befähigung zur Bildung verschiedener Genotypen aufgrund eines gegebenen Vorrats allelischer Varianten. So kann eine Population mit einem bestimmten Besitz polymorpher Genorte und deren Allelvorrat je nach ihrem Paarungssystem viele oder nur mäßig viele verschiedene Genotypen bilden und damit hohe oder geringe Variabilität aufweisen. Gelegentlich wird Variabilität auch als Synonym für Variation verwendet. In der in Kapitel 1.1 wiedergegebenen Definition von Gaston (1996b) wird zwischen ‚variety‘ und ‚variability‘ jedoch klar getrennt.

Exakte Messung von Biodiversität ist Voraussetzung für die Befassung mit Ökologie und damit Naturschutz (Gaston 1996a). Dieses Kapitel gilt daher der Messung genetischer Variation – im Rahmen unserer Bemühungen um die Erhaltung genetischer Variation kaum überraschend. Dabei ist auf die Vielzahl von Wegen zur Messung genetischer Variation hinzuweisen, wenn auch nicht alle im Zusammenhang mit ihrer Anwendung präsentiert werden können.

2.1 Genmarker und Markergene

Ist die Anwesenheit einer bestimmten genetischen Variante an einem bestimmten Genlocus an der Ausprägung eines – diskret variierenden – phänotypischen Merkmals von Individuen eindeutig erkennbar, so bezeichnen wir dieses Merkmal als einen Genmarker. Eine kodominant ausgeprägte genetische Variante mit dieser Eigenschaft wird als Markergen bezeichnet; strenggenommen handelt es sich dabei um ein Markerallel. Der betreffende Genlocus ist dann ein Markergenlocus. Nachfolgend werden Verfahren der Identifikation von Markergenloci sowie einige ihrer elementaren Anwendungsgebiete skizziert.

Die Analyse genetischer Variation ist an gewisse methodische Voraussetzungen gebunden (Hattemer 1991). Für den Großteil der experimentellen populationsgenetischen Forschung bedarf es der formalen Identifikation polymorpher Genloci als den Einheiten der Vererbung, deren sämtliche genetische Varianten sich in Vererbungsanalysen als kodominant ausgeprägt und damit als eindeutig erkennbar erwiesen haben. Das klassische Verfahren zur Identifikation polymorpher Genloci ist nach Mendel (1866) die Vererbungsanalyse anhand des von ihm konzipierten Kreuzungsversuchs. Bei der Kreuzung zweier Pflanzen wird der Pollen der einen künstlich auf isolierte Narben der anderen übertragen. Von der Ausprägung phänotypischer Merkmale von Elternpaaren und ihren Nachkommen ist der Schluss auf die Genotypen an den kontrollierenden Genloci möglich; anders als in den Versuchen MENDELS gelingt dieser Schluss wesentlich leichter in Abwesenheit von Dominanz. Die von MENDEL qualitativ und quantitativ charakterisierten Aufspaltungen erlauben den Schluss auf die Art der genetischen Kontrolle des Merkmals.

Mithilfe von Markergenloci lassen sich Einblicke in den Genotyp von Individuen gewinnen; ferner lässt sich Individuen an bestimmten Genloci ein Genotyp zuordnen. Damit lassen sich genetische Strukturen von Populationen erheben. Gängige Methoden der Beobachtung von Genmarkern an Bäumen waren von 1961 bis in die 80er Jahre des vorigen Jahrhunderts so gut wie ausschließlich die gelelektrophoretische Untersuchung von Isoenzymen und der sie kontrollierenden Enzymgenloci. Diese besitzen den Vorteil verbreiteter Kodominanz, sie erlauben die Erkennung Heterozygoter und ermöglichen so die vollständige Erhebung aller Genotypen. Nach Herstellung der Korrespondenz zwischen Isoenzymen und den Allelen der im Zellkern enthaltenen Enzymgenloci in Vererbungsanalysen werden diese als Alloenzyme bezeichnet. Viele der in dieser Schrift zitierten Forschungsergebnisse wurden noch mit ihrer Hilfe gewonnen. In den 70er und 80er Jahren des vorigen Jahrhunderts spielten – bei Koniferen – auch die Genloci eine Rolle als Markergene, welche die Gehalte an bestimmten Terpenen im Nadelharz kontrollieren. Sie werden heute in diesem Umfang nicht mehr benutzt – sie weisen wenig Variation auf und zeigen übereinstimmend das Phänomen der Dominanz. Isoenzyme bzw. Alloenzyme und Terpengehalte wurden unter der Bezeichnung

biochemisch-genetische Marker zusammengefasst. Die Ausprägung metrischer Merkmale mit stetiger Variation liefert kaum jemals Informationen über die Präsenz bestimmter genetischer Varianten.

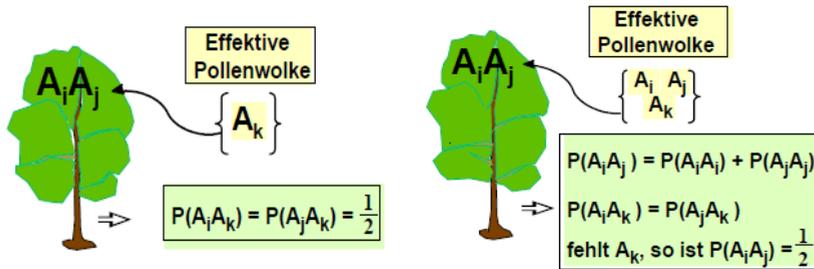


Abb. 2-1. Aufspaltung an einem Genlocus A unter den Nachkommen eines als heterozygot mit Genotyp $A_i A_j$ angenommenen Samenerlers. Links: Enthält der befruchtende Pollen nur ein Fremtypallel A_k (welches im Samenerler nicht vorkommt), so erwartet man bei ausgewogener Segregation der weiblichen Gameten und zufälliger Befruchtung eine ebenso ausgewogene Aufspaltung zweier Heterozygoten. Rechts: Enthält der befruchtende Pollen dagegen auch die (im Samenerler enthaltenen Eigentyp-) Allele A_i und A_j oder ein weiteres Allel A_k zu beliebigen Anteilen, so sind mehrere Arten von Aufspaltung zu erwarten.

Genetische Marker werden in vielfältiger Weise angewandt. Etwa ist in der Abb. 2-1 gezeigt, wie die Aufspaltung in der Nachkommenschaft eines als heterozygot angenommenen Samenerlers nach freier Abblüte beschaffen sein kann. Die in der Darstellung rechts angegebenen Eigenschaften erlauben nach Gregorius (1988 unveröff., Gillet und Hattmer 1989) die Prüfung einer Vererbungshypothese ohne Anstellung eines Kreuzungsversuchs.⁵ Gleichzeitig wird die Abstammung der Nachkommen von diesem Samenerler belegt (Hattmer und Ziehe 2004a): Nachkommen, die mindestens ein oder gar beide Allele mit einem Samenerler gemeinsam haben, können von diesem abstammen, solche mit Genotyp $A_k A_k$ jedoch nicht.

Steht Gewebe erwachsener Bäume nicht zur Verfügung, so lässt sich auf ihren Genotyp aus der genotypischen Verteilung unter ihren Nachkommen (Samen) schließen (Abb. 2-2). Haben (a) alle Samen eines von zwei Allelen A_i bzw. A_j gemeinsam, so muss der Samenerler für diese Allele heterozygot sein. Dieser Schluss wird bekräftigt durch die Existenz homozygoter Samen $A_i A_i$ und $A_j A_j$, deren Ent-

⁵ Bei dem von MENDEL vorgenommenen Kreuzungsversuch mit Heterozygoten gleichen Genotyps $A_i A_j$ enthält der effektive Pollen deren beide Allele mit gleicher Häufigkeit; infolgedessen ist in diesem Fall auch $P(A_i A_i) = P(A_j A_j) = 1/4$. Dagegen sind nach freier Bestäubung wie in Abb. 2-1 die beiden und eventuell weitere Allele mit beliebigen anderen Häufigkeiten ausgestattet. Das MENDELSche Spaltungsgesetz beschreibt gewissermaßen nur einen Sonderfall.

stehung auf Fremd- oder Selbstbestäubung zurückgehen kann. Haben (b) alle Samen gerade ein Allel gemeinsam, so kann der Samenelter für dieses nur homozygot sein.

Bei Koniferen und ihren Samen gestaltet sich wie bei allen Gymnospermen die Vererbungsanalyse zunächst einfacher. Nach Müller[-Starck] (1976) zeigen die in den Samen enthaltenen Makrogametophyten eines heterozygoten Samenelters das Phänomen der ♀ Gametensegregation (Abb. 2-3). Ferner ist die Ordnung des Embryogenotyps möglich, was die Analyse des Paarungssystems in einer Population erleichtert: Ein im Embryo, nicht aber im Makrogametophyten, eines Samens enthaltenes Allel muss vom Polleneltern stammen. Ein unter den Makrogametophyten des Samenelters nicht auftretendes Allel im Embryo eines Samens ist zudem Indiz für dessen Entstehung aus Fremdbefruchtung.

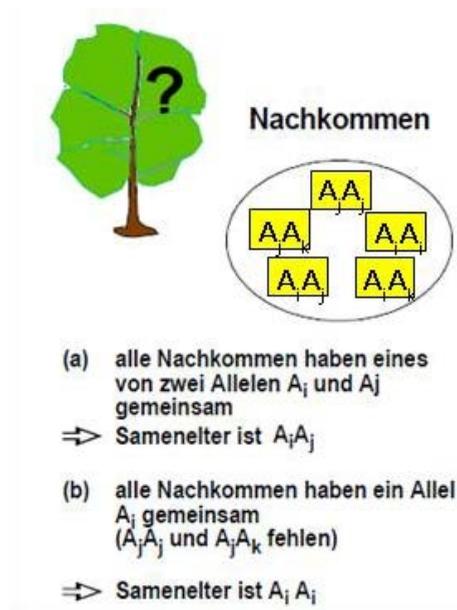


Abb. 2-2. Schluss aus den Allelen in den Samen auf den Genotyp ihres Samenelterns.

Liegt die Nachkommenschaft von Bäumen, etwa Samen, vor, so kann die Zusammensetzung der in Kapitel 1.3.4 erwähnten effektiven Pollenwolke individueller Sameneltern geschätzt werden (Gillet 1997); diese Kenntnis findet bei der Analyse des Paarungssystems Verwendung. Hat der Samenelter den homozygoten Genotyp $A_i A_i$, so entstehen aus Befruchtung durch Pollen mit den Allelen A_i , A_j , A_k , ... unter den Nachkommen die Genotypen $A_i A_i$, $A_i A_j$, $A_i A_k$, ... und die Häufigkeiten der Allele im befruchtenden Pollen sind ganz einfach die Anzahlen N_{ii} , N_{ij} , N_{ik} , ... dieser Genotypen; N ist der Stichprobenumfang.

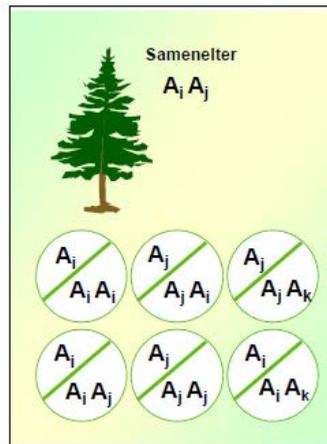


Abb. 2-3. Ordnung des Genotyps im Koniferensamen. Die sechs schematisch dargestellten Samen tragen im Makrogametophyten (oberhalb des Schrägstrichs) eines der beiden Allele des heterozygoten Samenelterns. Das gleiche Allel findet sich auch im Embryo (unterhalb des Schrägstrichs) wieder, doch tritt hier ein mit dem befruchtenden Pollen übertragenes Allel hinzu; es ist jeweils an zweiter Stelle eingetragen.

Ist der Samenelter dagegen heterozygot mit Genotyp $A_i A_j$, so schätzt man die Zusammensetzung der effektiven Pollenwolke durch die relativen Häufigkeiten seiner beiden Allele p_i und p_j

$$p_i = \frac{N_{ii}}{N_{ii} + N_{jj}} \cdot \frac{N_{ii} + N_{jj} + N_{ij}}{N}$$

bzw.

$$p_j = \frac{N_{jj}}{N_{ii} + N_{jj}} \cdot \frac{N_{ii} + N_{jj} + N_{ij}}{N}$$

sowie – in Anwesenheit von Fremdtypallelen k (in diesem Falle ist auch $N_{ii}+N_{jj}+N_{kk}<N$) – durch deren Häufigkeit

$$p_k = \frac{N_{ik} + N_{jk}}{N}.$$

Voraussetzung für die Zulässigkeit dieser Schätzung ist wiederum die ausgewogene Segregation der ♀ Gameten.

Neben den erwähnten Beispielen aus der Analyse des Paarungssystems besteht ein sehr umfangreiches Anwendungsgebiet genetischer Marker in der Messung genetischer Variation und Differenzierung. In Kapitel 2.5 werden sie bei Paarvergleichen zur Untersuchung der genetischen Kontrolliertheit phänotypischer Merkmale verwendet. Schließlich werden sie für forensische Untersuchungen eingesetzt (vgl. Kapitel 14.3.4).

An die Stelle der Analyse von Isoenzymen und Terpenen sind heute zunehmend molekulargenetische Methoden getreten, mit welchen sich größere Teile des gesamten Genoms (einschließlich extranuklearer genetischer Information) direkt untersuchen lassen. Molekulargenetische Marker sind nicht unbedingt als Einheiten der Vererbung definiert, sondern sie stellen DNA-Abschnitte dar, welche die Information für die Synthese eines bestimmten Polypeptids enthalten. Diese Abschnitte können auf den Chromosomen dem Sitz der ein phänotypisches Merkmal kontrollierenden genetischen Information (einem funktionalen Gen) eng benachbart oder Teil des funktionalen Gens selbst sein. Ihre Verbindung zu einem solchen Gen und zu dem phänotypischen Merkmal ist dann besonders eng (Sehr und Fluch 2016). Vendramin und Hansen (2005) gaben einen Überblick über heute verwendete Typen von DNA-Markern; je nach der Art sich stellender Fragen fällt die Entscheidung über die Wahl der genetischen Marker anders aus. Die Anzahl bekannter Marker nimmt rasch zu. Finkeldey *et al.* (2004) haben die vielfältigen Vorteile molekularer Genmarker vorgestellt.

Die wegen ihrer großen Variation bedeutsamen Kernmikrosatelliten sind im Regelfall unterscheidbar kodominant ausgeprägt wie die meisten Alloenzyme und werden für ihre Verwendbarkeit als Genmarker mit den gleichen Methoden getestet. Sie stellen zumeist Bereiche des Genoms dar, welche nicht exprimiert werden und am äußeren Erscheinungsbild nicht erkennbar sind. Eine Ausnahme stellen etwa EST-SSRs dar, die in exprimierten Bereichen des Genoms auftreten können. Andere molekulargenetische Marker zeigen Dominanz und finden daher in anderem Zusammenhang Verwendung. Das Anwendungspotential molekulargenetischer Marker ist ungleich größer als das der früher so gut wie ausschließlich verfügbaren Alloenzyme. In Kapitel 2.8 wird in aller Kürze beschrieben, wie mittels molekulargenetischer Marker nach genetischen Varianten gesucht wird, welche für Anpassungsprozesse oder für die Bildung forstlichen Ertrags relevant sind.

Genetische Marker erlauben zunächst Feststellungen über die in diesem Unterkapitel behandelten Fragen der direkten Abstammung; sie erlauben ferner die

im übrigen Teil des Kapitels 2 behandelte genetische Variation. Das Gebiet ihrer Anwendungen ist indessen weit größer und umfasst die verschiedensten für die Generhaltung wichtigen Aspekte des genetischen Systems von Populationen, deren einige im Kapitel 1 skizziert wurden (Milligan *et al.* 1994).

2.2 Genetische Variation in einer Population

In der sehr eingehenden Behandlung dieses Themas durch Gillet *et al.* (2005) wird hervorgehoben, dass nicht die gesamte genetische Variation im Genom, sondern nur die allelischen Varianten bestimmter Genloci beobachtet, gemessen und für Vergleichszwecke herangezogen werden können.

Der in der Ökologie oft als Synonym für Variation verwendete Terminus Vielfalt bezieht sich in der Genetik lediglich auf die Anzahl von Varianten und lässt deren relative Häufigkeit unberücksichtigt. Dies macht genetische Vielfalt zum einfachsten Maß für genetische Variation. Vielfalt bedeutet hier also ausschließlich die absolute Anzahl verschiedener genetischer Varianten. Für diese genetischen Varianten gibt es allerdings mehrere Möglichkeiten des Bezugs:

- (1) Die allelische Vielfalt eines beliebigen Genlocus ist die Anzahl seiner verschiedenen Allele,
- (2) die genotypische Vielfalt bezüglich einer bestimmten Menge von Genloci ist die Anzahl verschiedener Genotypen,
- (3) die gametische Vielfalt bezüglich einer bestimmten Menge von Genloci ist die Anzahl genetisch verschiedener Gameten,
- (4) die genische Vielfalt bezüglich einer bestimmten Menge von Genloci ist die Anzahl verschiedener Allele an allen polymorphen unter den vorgegebenen Genloci zusammengenommen.

Offensichtlich bestimmt die allelische Vielfalt an einem Genlocus dessen potentielle genotypische Vielfalt; nach einfachen Regeln der Kombinatorik sind an einem diploiden Genlocus mit n Allelen n homozygote und $n(n-1)/2$ heterozygote, insgesamt also $n(n+1)/2$ verschiedene, Genotypen möglich. Ebenso grenzt die genische Vielfalt an einer vorgegebenen Menge von Genloci die maximal mögliche genotypische Vielfalt, insbesondere die mögliche Anzahl verschiedener heterozygoter Genotypen, ein. Zu letzterem Aspekt bietet Gregorius (1977) Informationen.

Von Stichproben abgeleitete Schätzungen dieser Vielfaltmaße sind von deren Umfang abhängig. Je größer der Stichprobenumfang ist, desto mehr genetische Varianten wird man bei gegebener Variation der Population in einer Stichprobe erwarten. Will man eine Stichprobe zur Schätzung der Vielfalt von Populationen gewinnen, muss man sich dies verdeutlichen und den Umfang entsprechend planen. Der Versuch, die mit dem Stichprobenumfang wechselnde Wahrscheinlichkeit für die Entdeckung von Allelen zu berücksichtigen und damit die

(zwangsläufig unvollkommene) Schätzung der Vielfalt vom Stichprobenumfang unabhängig zu machen, führte zur Verwendung der erwarteten bzw. zu erwartenden Vielfalt auf der Basis eines bestimmten, in der Regel des unter den einbezogenen Stichproben geringsten, Stichprobenumfangs. Bezogen auf die allelische Vielfalt findet man dies in der Literatur auch als ‚allelic richness‘ (in der Berechnung nach Petit *et al.* 1998) bezeichnet, was sich direkt an die von Hurlbert (1971) vorgeschlagene ‚species richness‘ aus der Ökologie anlehnt.

Die entsprechende Formel für die Berechnung der erwarteten bzw. zu erwartenden Vielfalt lautet

$$A_{[g]} = \sum_i^m \left[1 - \binom{N - N_i}{g} / \binom{N}{g} \right],$$

wobei $A_{[g]}$ die erwartete Vielfalt in einer Stichprobe vom Umfang g darstellt, die aus einer (tatsächlich beobachteten) Stichprobe vom Umfang N ($N > g$) mit m Allelen in den jeweiligen Anzahlen N_i , $i = 1, \dots, m$, stammt. Welche Größenordnungen sich für die erwartete Vielfalt ergeben, ist den Beispielen in Tab. 2-1 zu entnehmen.

Tab. 2-1. Allelische Struktur in einer Stichprobe mit einem Umfang von 1000 Allelen (links) und die erwartete bzw. zu erwartende Vielfalt für geringere Stichprobenumfänge zwischen 500 und 5 (rechts).

Allelverteilung		Erwartete Vielfalt	
Allel	Anzahl	Stichprobenumfang	Erwartete Vielfalt
A ₁	469	500	8,96
A ₂	254	300	8,69
A ₃	129	200	8,29
A ₄	71	100	7,38
A ₅	36	75	6,96
A ₆	21	50	6,35
A ₇	8	20	4,96
A ₈	7	10	3,91
A ₉	5	5	2,90
Umfang insgesamt	1000		

Nach Gillet *et al.* (2005) kann diese Vorgehensweise durchaus mit unerwarteten Schwierigkeiten verbunden sein. Danach kann sich durch Hinzunahme einer Stichprobe, welche kleiner ist als die vorher entnommene, nach Neuberechnung der erwarteten Vielfalt die ursprüngliche Rangordnung der Stichproben verändern. Bei der Berechnung einer erwarteten Vielfalt spielen eben die beobachteten Häufigkeiten der Allele eine deutliche Rolle; und zwar schlägt sich im Erwartungswert der Vielfalt bei vermindertem Stichprobenumfang die Präsenz vieler seltener Allele in einer deutlich kräftigeren Reduktion nieder. Dagegen zeigt eine weniger viele und dafür relativ häufigere Allelvarianten umfassende Häufigkeitsstruktur hinsichtlich der erwarteten Vielfalt eine weitaus schwächere Reaktion.

Ein weiteres Problem stellt die nicht berücksichtigte Kombination von Allelen in beprobten diploiden Individuen dar. Da in der Regel Stichproben von Individuen bzw. von Samen und somit Paare von Allelen inventiert werden, spielt deren Kombination eine entscheidende Rolle. Bei Zufallskombination der Allele macht die Reduktion auf die Betrachtung von Allelen durchaus Sinn; im Falle unterschiedlicher Homozygoten- oder Heterozygotenüberschüsse (im Vergleich zu HW-Struktur) kann es beim Vergleich der erwarteten Vielfalt zu Fehleinschätzungen kommen. Ebenso dürften bei kleineren Stichprobenumfängen beispielsweise Familienstrukturen zu deutlich verminderter Vielfalt innerhalb einzelner Familienverbände führen, wogegen die erwartete Vielfalt aus einer größeren, viele Familien umfassenden, Stichprobe bei Zufallsauswahl zu einer größeren erwarteten Vielfalt führt.

Auch der Terminus Diversität wird in der Ökologie in einem sehr allgemeinen Sinne und als Synonym für Variation gebraucht. In der Populationsgenetik charakterisiert die Diversität die genetische Heterogenität über die Vielfalt hinaus. Sie basiert nämlich auf der relativen Häufigkeitsverteilung (p_1, p_2, \dots) der an einem Genlocus auftretenden verschiedenen genetischen Varianten und damit nur indirekt auf deren Anzahl.

Für Diversitätsmaße fordert man einige intuitiv sinnvolle Eigenschaften; etwa sollen sie einen nicht-negativen Wertebereich besitzen. Zudem soll für eine fest vorgegebene Vielfalt, also Anzahl verschiedener Varianten, das Diversitätsmaximum gerade bei Gleichverteilung vorliegen; die geringsten Werte des Diversitätsmaßes aber sollten sich in der Nähe degenerierter Verteilungen (d.h. Minorpolymorphismen mit einer in ihrer Häufigkeit stark dominierenden Variante) ergeben.

Eine Klasse von Diversitätsmaßen, welche diese Eigenschaften erfüllen, wurde von Hill (1973) speziell mit Blick auf ökologische Anwendungen vorgeschlagen, später von Routledge (1979) charakterisiert sowie von anderen Variationsmaßen abgegrenzt:

$$v_a = \left(\sum_i (p_i)^a \right)^{1/(1-a)} \quad \text{für } a \neq 1 \text{ und } p_i \text{ als relative Häufigkeit des Types } i.$$

Ist nur ein einziger Typ vorhanden ($p_i = 1$), so ergibt sich auch als Ergebnis gerade 1. Bei Gleichverteilung auf insgesamt n verschiedenen Typen und somit $p_i = 1/n$ ergibt sich die Anzahl der verschiedenen Typen mit

$$v_a = \left(\sum_i \left(\frac{1}{n}\right)^a \right)^{1/(1-a)} = \left(n \left(\frac{1}{n}\right)^a \right)^{1/(1-a)} = n$$

v_a ist für nicht-uniforme Verteilungen (außer Gleichverteilung) eine streng monoton fallende Funktion von a . Während sich a von 0 gegen ∞ bewegt, fallen die v_a -Werte von n (Gesamtanzahl der Typen im Kollektiv) gegen p_{\max}^{-1} (hierbei bezeichnet p_{\max} den größten Wert aller p_i).

Für Werte von a nahe bei 0 erhalten alle Typen (einschließlich der seltenen) fast gleiches Gewicht in v_a , was für $a = 0$ mit v_0 als der Vielfalt sofort deutlich wird. Bei hohen Werten von a wird die Diversität v_a schließlich nur noch durch die größte Häufigkeit bestimmt ($v_\infty = p_{\max}^{-1}$). Die Wahl von a führt somit in der Quantifizierung der Variation zu einer unterschiedlichen Gewichtung seltener Varianten, was im Hinblick auf Genressourcen und die Bedeutung seltener Varianten eine Rolle spielt.

Spezielle Werte von a führen zu durchaus bekannten Variationsmaßen. Im Fall von $a = 1$, für welchen v_a formal nicht definiert ist, führt eine entsprechende Grenzwertbetrachtung (einer stetigen Ergänzung) zu

$$v_1 = \left(\prod_i p_i^{p_i} \right)^{-1}$$

und nach Logarithmierung zur bekannten Entropie von Shannon und Weaver (1949):

$$H = - \sum_i p_i \cdot \log_b p_i \quad ,$$

wobei über diejenigen i summiert wird, für die $p_i > 0$ ist. Lewontin (1972) setzte als einer der ersten dieses damals bereits in der Ökologie gebräuchliche Maß zur Bestimmung genetischer Diversitäten ein, worin die p_i , $i = 1, 2, \dots$ wieder relative Allelhäufigkeiten bezeichnen. Diejenigen Eigenschaften eines Diversitätsmaßes, die in der Anwendung gerade zu diesem Maß der Entropie führen müssen, sind u.a. von Pielou (1969) ausführlich diskutiert worden. Als Basis b des Logarithmus in H werden entweder 2, e oder 10 gewählt, in der Genetik zumeist e , was dem natürlichen Logarithmus entspricht.

Für $a = 2$ ergibt sich für einen Genlocus mit n Allelen

$$1 \leq v_2 = \left(\sum_i p_i^2 \right)^{-1} \leq n$$

als Maß für die allelische Diversität, was als effektive Anzahl der Allele bereits

Crow und Kimura (1970, *loc. cit.* Kapitel 7.2) verwendet haben. Die Berechnung wird in Beispiel 2-1 anhand willkürlicher Daten demonstriert.

Gelegentlich wird die Diversität an einem Genlocus in einer Population ausgedrückt als die Differenzierung der einzelnen Individuen von der Gesamtheit aller anderen (eigentlich deren Komplement, vgl. Kapitel 2.4). Daraus entsteht nach Gregorius (1978) die sog. Gesamtdifferenzierung (in Anlehnung an total).

$$\delta_T = \frac{N}{N-1} \left(1 - \frac{1}{v}\right)$$

Beispiel 2-1. Berechnung der allelischen Diversität von Populationen

In fünf Populationen sei ein Genlocus mit zwei bzw. drei Allelen in unterschiedlichen Häufigkeiten besetzt. Die Allelvorräte der Populationen stelle man sich als Urnen mit schwarzen und weißen Kugeln vor. Die Wahrscheinlichkeit für Gleichheit zweier mit Zurücklegen aus einer Urne entnommener Kugeln ist $p_1^2 + p_2^2 = \sum_i p_i^2$ und wir erhalten für Population 1 daher $0,6^2 + 0,4^2 = 0,52$. Der

Kehrwert dieser Größe ist die gesuchte Diversität $v = 1,92$ (Tab. 2-2).

Tab. 2-2. Allelische Diversität eines Genlocus mit unterschiedlicher allelischer Struktur in fünf Populationen.

Allel- häufigkeiten	Population				
	1	2	3	4	5
p_1	0,60	0,50	0,45	0,80	0,98
p_2	0,40	0,50	0,45	0,15	0,01
p_3			0,10	0,05	0,01
v	1,92	2,00	2,41	1,50	1,04

Auch in der Population 2 verfügt der Genlocus über zwei Allele; da sie hier gleiche Häufigkeit haben, nimmt die Diversität ihren maximalen Wert 2 an. Tritt, wie in Population 3, ein mäßig häufiges Allel hinzu, steigt die Diversität auf 2,41 an. Hätten diese drei Allele gleiche Häufigkeit, erreichte die Diversität den maximalen Wert 3. In dem Maße, in dem eines der Allele in seiner Häufigkeit dominiert, nähert sich die Diversität dem minimalen Wert 1 an (vgl. die Populationen 4 und 5). Beim Vergleich der Populationen 1, 2 und 3 ist zu erkennen, dass merkliche Unterschiede in der allelischen Struktur nur geringe Änderungen der Diversität bewirken. ♦

Stellt man die Diversitäten der oben beschriebenen Klasse v_a für eine bestimmte allelische Verteilung in Abhängigkeit von a (einschließlich der oben erwähnten stetigen Ergänzung im Fall $a = 1$) dar, erhält man ein Diversitätsprofil, in dem mit zunehmendem a der Einfluss seltener Allele abnimmt. In Abb. 2-4 wird dies für zwei verschiedene Verteilungen mit unterschiedlicher Präsenz seltener Allele dargestellt. Aus der Abbildung ist ersichtlich, dass bei kleinem a die seltenen Allele der Population 1 für eine größere Diversität im Vergleich zu Population 2 sorgen, was insbesondere an der Vielfalt ($a = 0$) deutlich wird. Für v_2 mit $a = 2$ hat sich die Rangordnung aber bereits umgekehrt und Population 2 wird leicht höher bewertet, was sich mit ansteigendem a noch etwas verstärkt. An der Abbildung ist auch zu erkennen, dass mit der Entropie ($a = 1$) die Gewichtung seltener Varianten noch beachtlich hoch ist.

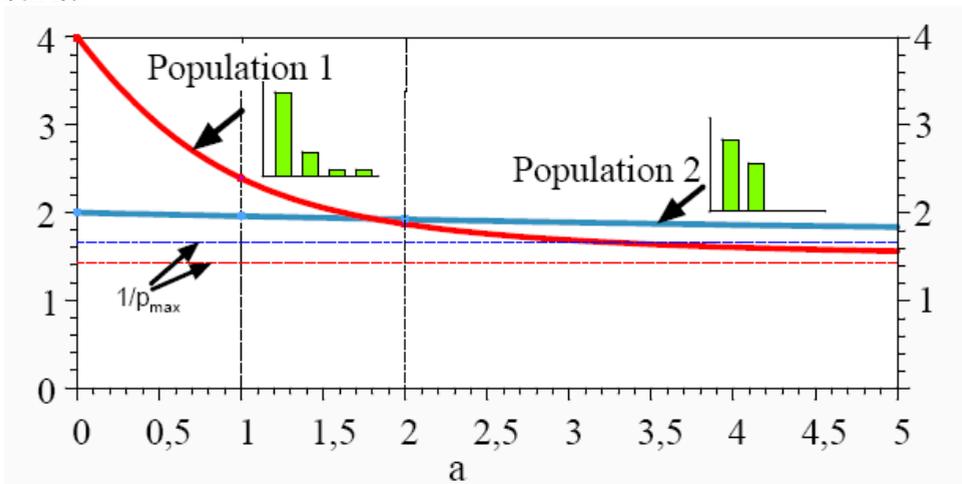


Abb. 2-4. Maße allelischer Diversität in Abhängigkeit von den Häufigkeiten der Allele eines Genlocus: In der Population 1 treten zwei Allele A_1 und A_2 mit den Häufigkeiten $p_1 = 0,7$ bzw. $p_2 = 0,2$ auf; zwei seltene Allele A_3 und A_4 besitzen jeweils die Häufigkeit 0,05. Die Population 2 besitzt nur zwei Allele, und zwar A_1 mit Häufigkeit $p_1 = 0,6$ bzw. A_2 mit Häufigkeit $p_2 = 0,4$ (Beispiel der Verteilungen nach Ziehe und Hattemer 1988). Die beiden Kurven beschreiben die für das entsprechende a geltende Diversität v_a in den beiden Populationen.

Schließlich folgt als Sonderfall mit Werten zwischen 0 und 1 noch die von Nei (1973) als ‚gene diversity‘ bezeichnete Wahrscheinlichkeit für Verschiedenheit jeweils zweier zufallsmäßig gegriffener Allele (mit Zurücklegen); sie beruht eindeutig auf den Häufigkeiten dieser Allele:

$$h = 1 - \sum_i p_i^2$$

Unter der hypothetischen Annahme einer HW-Struktur ist dies gleichbedeutend mit dem Anteil der Heterozygoten an einem Genlocus. Die heute deshalb weitverbreitete Bezeichnung ‚erwartete Heterozygotie‘ ist etwas unglücklich, weil sich der Ausdruck ‚gene diversity‘ in der Anwendung klar auf die allelische Variation bezieht, während man in Heterozygotie – wie der Name unschwer erkennen lässt – kaum anderes als eine Eigenschaft der genotypischen Struktur erblicken kann. Auch wird bei der Verwendung dieser Größe in Mitteilungen über experimentelle Arbeiten meist nicht bedacht, unter welchen Voraussetzungen die implizite Erwartung gilt (vgl. Kapitel 2.7).

Während die allelische Vielfalt der beiden in Abb. 2-4 dargestellten Populationen Werte von 4 bzw. 2 besitzt, sprechen die weiteren Diversitätsparameter auf diesen Unterschied weniger an. Anhand der beiden Beispiele allelischer Strukturen wird zudem demonstriert, dass sich größere Unterschiede zwischen den Strukturen nicht unbedingt in großen Diversitätsunterschieden zeigen müssen. Da die Variationsparameter unterschiedliche Aspekte der Variation messen, ist zur Gewinnung eines vollständigen Bildes von der Variation an inventierten Genloci also die Betrachtung mehrerer Variationsparameter vonnöten; zudem muss ausreichend Klarheit darüber herrschen, was sie speziell zum Ausdruck bringen.

Gelegentlich wird die genische oder Multilocus-Diversität einer Gruppe von m Genloci als deren mittlere effektive Anzahl von Allelen betrachtet und als harmonisches Mittel berechnet:

$$1 \leq \bar{v} = m \cdot \left[\sum_{k=1}^m \frac{1}{v_k} \right]^{-1} \leq \frac{1}{m} \sum_{k=1}^m n_k$$

Darin bedeutet n_k die allelische Vielfalt am Genlocus k . \bar{v} wird allgemein als mittlere Diversität bezeichnet.

Schließlich wird die Multilocus-Diversität einer generativ reproduzierenden Population auch als Diversität der Gameten ausgedrückt, welche sie bilden kann. In der gametischen Multilocus-Diversität

$$1 \leq v_{gam} = \prod_{k=1}^m v_k \leq \prod_{k=1}^m n_k$$

bedeuten wieder n_k die allelische Vielfalt und v_k die Diversität am Genlocus k bedeuten. Die Berechnung von v_{gam} als Produkt impliziert die Vernachlässigung eventueller Kopplung zwischen den Genloci; insofern ist die gametische Multilocus-Diversität eine hypothetische Größe. Die Wahl des Parameters v_{gam} ist damit zu begründen, dass die Variation der Folgegeneration grundsätzlich durch die effektiven Anzahlen der denkbaren Multilocusgameten der Vorgeneration bestimmt wird (Hattemer *et al.* 1993, *loc. cit.* Kapitel 14.2 und dort zitierte Literatur).

2.3 Genetische Inventuren

Nachdem in Kapitel 2.2 Parameter zur Messung der in Strukturdaten vorliegenden genetischen Variation erläutert wurden, ist jetzt die Gewinnung genetischer Daten zu beleuchten.

Die genetische Inventur, d.h. die Erhebung von Genotypen an Bäumen oder ihren Samen, muss grundsätzlich ein für die Gesamtheit aller Bäume bzw. Samen der Population repräsentatives Ergebnis liefern. Dies ist das wichtigste Qualitätskriterium des Verfahrens.

2.3.1 Verfahren

Einer der Vorteile molekulargenetischer Marker gegenüber Enzymgenloci ist, dass von beprobten **Bäumen** neben Frischmaterial wie Knospen und Blättern auch Herbarmaterial, teilweise sogar Holz, herangezogen werden kann. Die Bäume müssen nicht unbedingt streng zufallsmäßig gewählt werden; wichtiger ist, dass sie gleichmäßig über die Fläche verteilt sind. Denn in verschiedenen Bereichen mancher Populationen treten bestimmte Genotypen gehäuft auf; man spricht von räumlichen genetischen Strukturen (Kapitel 1.3.7).

Das örtliche Auftreten genetischer Varianten und deren Häufigkeiten bestimmen über die genetische Anpassungsfähigkeit der Samengeneration und den Erfolg der natürlichen Verjüngung. Die Anwesenheit genetischer Varianten und deren Diversität haben also ihren festen Platz in den genetischen Systemen von Bäumen. Diese beiden Phänomene variieren auch kleinräumig in Populationen, wie durch das nachfolgende Beispiel 2-2 für einen mäßig großen Buchenbestand belegt wird. An Daten der Genotypen von sowohl Bäumen als auch ihren Samen wird die dort vorliegende räumliche genetische Variation demonstriert. Die Inventur der Bäume erfolgt anhand einer Rasterstichprobe (vgl. Beispiel 6-3); im Beispiel 2-2 wurden allerdings alle Bäume inventiert. Auch die Probennahme der Samen kann durch eine Rasterstichprobe erfolgen; im Beispiel 2-2 wurden die Samen unter den Bäumen aufgelesen.

Beispiel 2-2. Genetische Inventuren in einer Buchenpopulation. Abb. 2-5 zeigt anhand eines Kronenbildes die physische Bestandesstruktur einer aus Naturverjüngung hervorgegangenen 100jährigen Buchen-Altholzinsel im Solling. In einem Bestand wie diesem spielen sowohl der Wind als Pollenvektor als auch die Bestandesstrukturen eine besondere Rolle für die Pollenverbreitung in bestimmte Richtungen oder zu bestimmten Bestandesteilen hin. Auch entdeckte dort Starke (1996) in den Samen Allele, welche in den Altbäumen nicht vorkommen und auf den Eintrag effektiven Externpollens zurückgehen; der Bestand ist also genetisch nicht vollkommen isoliert.

Der Bestand und Stichproben seiner Samenproduktion in den Jahren 1992 und 1998 wurden an neun Enzymgenloci inventiert. Die hier mitgeteilten Ergeb-

nisse einer Studie (Ziehe 2001) beruhen auf genetischen Inventuren an den 99 kartierten Altbäumen und mehr als 1.600 ihrer Samen aus insgesamt 297 Probekreisen. Drei Probekreise wurden jeweils unter der Krone eines Baums ausgelegt und sämtliche darin befindlichen Bucheckern aufgelesen (s. Abb. 2-6) und untersucht; nimmt man alle Kreise zusammen, ergibt sich eine beprobte Gesamtfläche von 37 qm. Hierbei wird von den Samen unter den Bäumen eine proportionale Anzahl beprobt.

Die Abb. 2-7 vermittelt eine Vorstellung von Umfang und räumlicher Verteilung der Samenproduktion in den beiden Untersuchungsjahren. Im Jahre 1992 war die Samenproduktion nicht nur insgesamt geringer, sondern in verschiedenen Teilen des Bestandes auch unterschiedlich reichlich. Derartig ausgeprägte örtliche Variation der Samenproduktion dürfte bedingen, dass zu dem für Bestandesbegründung geernteten Saatgut jeweils eine nur geringe Anzahl von Samenerntern unterschiedliche Mengen beisteuert. Nach den Ergebnissen des Jahres 1992 war der Umfang der Samenproduktion im Nordwesten bzw. Südosten erheblich größer als im Rest des Bestandes, insbesondere an dessen Westrand.

Die Erhebung des Genotyps an den einzelnen Markergenloci erlaubt die Anfertigung von Karten, mit welchen sich Übersicht über die Verbreitung von Genotypen bzw. von Allelen einzelner Genloci der Altbäume gewinnen lässt (obere Darstellungen in Abb. 2-8 und 2-9). Die in diesen Karten enthaltene Information wurde schließlich hinsichtlich des Vorkommens einzelner Allele (Darstellungen in der Mitte und unten) weiter ausgewertet. Die flächig dargestellten Inventurergebnisse der Samen zeigen, dass auch räumliche genetische Strukturen je nach Fruktifikationsjahr hier sehr unterschiedlich ausgeprägt waren.

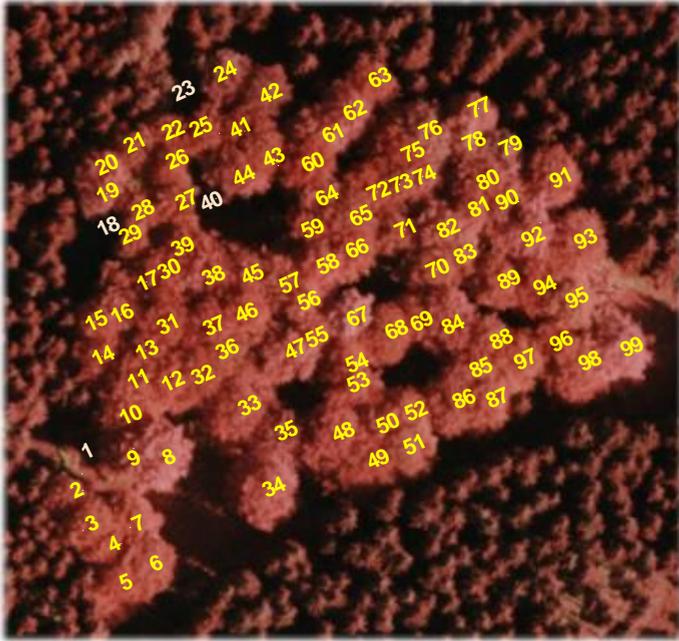


Abb. 2-5. Kronenbild der 99 Bäume umfassenden Buchenpopulation, die nach allen Himmelsrichtungen von Fichtenbeständen umgeben ist (aus Ziehe 2001).

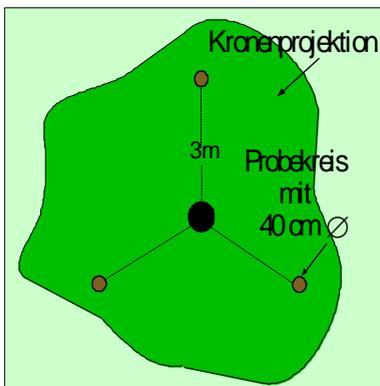


Abb. 2-6. Schema der Stichprobennahme von Bucheckern in drei sternförmig um die Altbäume angeordneten Probekreisen (links) und Illustration des Sammelvorgangs in einem solchen Probekreis (rechts).

Die Art der Darstellung (räumliche Interpolation oder kriging) basiert auf den 297 Probekreisen und jeweils 16 einbezogenen Nachbarkreisen mit einem Suchradius, welcher die gesamte Fläche abdeckt. War das Allel IDH-A₂ in den Samen des Jahres 1992 mehr oder weniger gleichmäßig verteilt, so war 1998 eine deutliche Klumpung in Form der Häufung des Allels unter den Samen im Ostteil des Bestandes zu verzeichnen.

Zu den Ursachen der vorgefundenen Musterbildung zählen die genetische Ausstattung der Altbäume, unter denen heterozygote Genotypen wie auch seltene Allele im östlichen Bestandesbereich häufiger sind, wie vermutlich vorherrschender Wind aus westlicher Richtung, der eine Pollenverbreitung aus dem westlichen in den östlichen Teil der Altholzinsel förderte. Den Bäumen am westlichen Rand dürfte dagegen primär nur eigener Pollen und derjenige unmittelbar benachbarter Buchen zur Verfügung gestanden haben, der in diesem Bestandesteil ohnehin genetisch weniger Variation aufweist.

Die Häufigkeit exemplarisch herausgegriffener einzelner Allele zweier verschiedener Genloci der Samen in den mittleren bzw. unteren Darstellungen von Abb. 2-8 und 2-9 zeigt jedenfalls ausgeprägte räumliche Variation, und zwar sind in den beiden Fruktifikationsjahren deutlich unterschiedliche Muster zu erkennen.

Insgesamt neun Enzymgenloci wurden inventiert. Obwohl sich die an einzelnen Genloci bestehenden Unterschiede bei der Betrachtung ihrer Gesamtheit teilweise kompensieren dürften, wurde sowohl bei der mittleren Diversität (Abb. 2-10) als auch beim mittleren Heterozygotiegrad (Abb. 2-11 und 2-13) deutliche räumliche Variation beobachtet; diese tritt bei Verwendung hochvariabler Marker noch deutlicher hervor, wie Vornam *et al.* (2004a) an diesem Bestand feststellten. Hinzu kommt die zeitliche Variation des Paarungssystems. Angesichts der in den Samen aus den beiden Fruktifikationsjahren räumlich unterschiedlichen Häufigkeit zweier exemplarischer Allele in den Abb. 2-8 und 2-9 war bereits zu vermuten, dass auch die genetische Diversität räumlich variiert. Abb. 2-10 zeigt deren Streubreite von nahe 1 bis nahe 1,7 im Jahre 1992 und von 1,2 bis 1,7 im Jahre 1998.

Die genetischen Diversitäten der Eckern hingen kaum von den Durchmesser (und damit Kronengrößen) der zugehörigen Altbuchen ab. Die Abb. 2-10 zeigt ferner, dass die Schätzwerte bei geringeren Anzahlen der inventierten Bucheckern hier kaum geringer sind. Die Neigung der eingezeichneten Regressionsgeraden ist nicht signifikant von 0 verschieden. Obwohl die Unterschiede zwischen den Diversitätswerten (Abb. 2-10) auf den ersten Blick vergleichsweise gering erscheinen (es handelt sich um Mittelwerte über die einzelnen Genloci), ist die Variation bezüglich einer größeren Anzahl von Genloci unterschiedlich groß und für die lokale genetische Anpassungsfähigkeit der Nachkommenschaft sicher relevant.

Wie im Falle der mittleren Diversität (Abb. 2-10) variierten die Schätzungen des mittleren Heterozygotiegrades der Samen aus den einzelnen Probekreisen ganz erheblich (Abb. 2-11); im Jahre 1992 reichte die Streubreite von 0,11 bis 0,55 und war 1998 kaum geringer. Weniger noch als bei der Diversität zeigten die

Schätzungen dieses Parameters einen Zusammenhang mit der Anzahl der Samen als Ausdruck des örtlich unterschiedlichen Ausmaßes der Reproduktion an den neun Genloci in den Probekreisen unter den Bäumen verschiedener Brusthöhen-durchmesser.

Die Variation sowohl der Diversität als auch des Heterozygotiegrades dürften vor allem durch die kleinräumige Variation des Paarungssystems bedingt sein. In Abb. 2-12 ist die mittlere beobachtete genetische Diversität unter den Samen derjenigen gegenübergestellt, welche man unter den Bedingungen zufällmässiger Paarung zu erwarten hätte. Zufallspaarung bedeutete ja, dass alle Bäume durch Pollen mit gleicher genetischer Struktur befruchtet werden; die individuellen effektiven Pollenwolken wären damit genetisch nicht differenziert. Auf viele biologische Populationen trifft dies natürlich nur mit Einschränkungen zu; denn bei begrenzter Entfernung des Pollentransports ist auch die Größe der effektiven Nachbarschaft eines Samenelterns begrenzt. Die effektiven Nachbarschaften der Sameneltern sind aber genetisch differenziert, und dies trifft auch auf den von ihnen erzeugten Pollen und die individuellen effektiven Pollenwolken zu. Dadurch verstärkt sich die Differenzierung der von einzelnen Bäumen erzeugten Samen. Für die obere Darstellung in Abb. 2-12 war die Annahme zu treffen, dass alle Samen der drei Probekreise vom zugehörigen Altbaum abstammen (Gillet und Ziehe 2012).

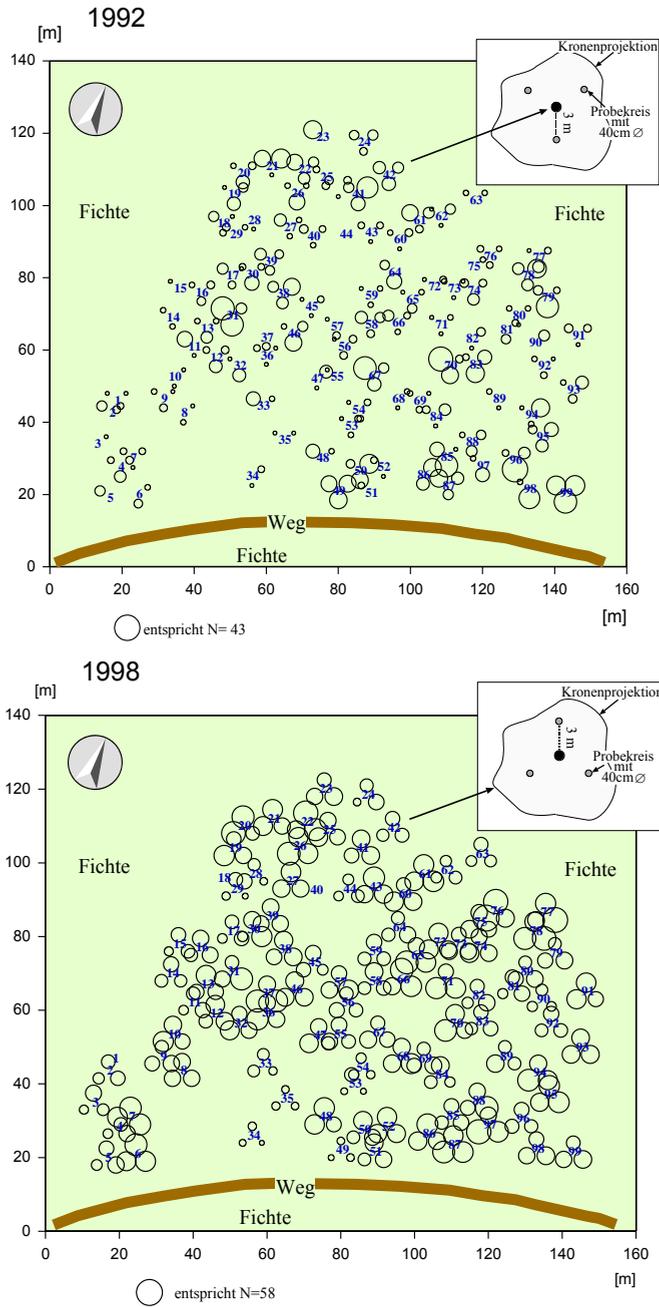


Abb. 2-7. Anzahlen der in den beiden Jahren in den Probekreisen insgesamt vorgefundenen Bucheckern. Die Durchmesser dieser Probekreise sind proportional zum jeweiligen Mittelwert von 43 (im Jahre 1992) bzw. 58 (im Jahre 1998).

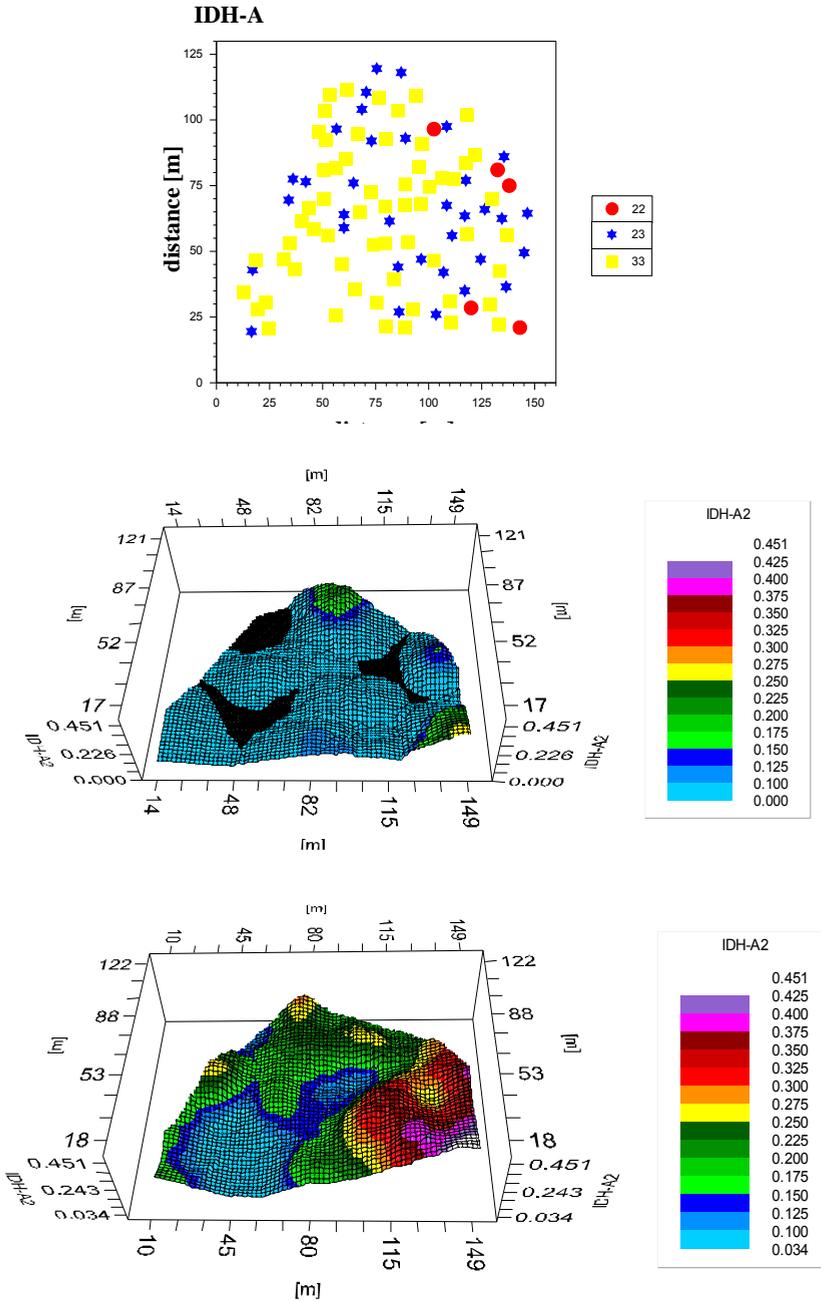


Abb. 2-8. Räumliche Anordnung der Genotypen der Altbäume (oben) an IDH-A bzw. Häufigkeiten des Allels IDH-A₂ in den Samen der Jahre 1992 (Mitte) und 1998 (unten).

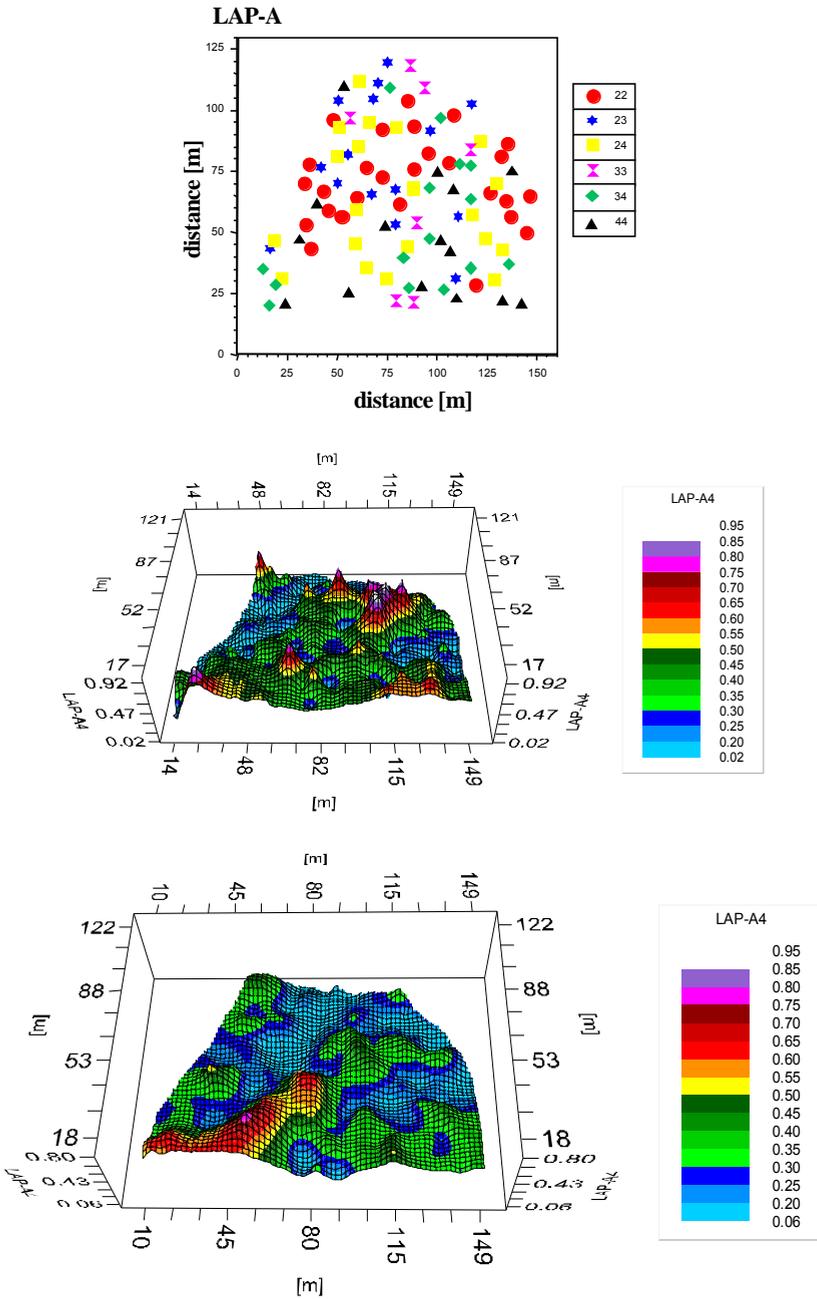


Abb. 2-9. Räumliche Anordnung der Genotypen der Altbäume (oben) am Genlocus LAP-A bzw. Häufigkeiten des Allels LAP-A₄ in den Samen der Jahre 1992 (Mitte) und 1998 (unten).

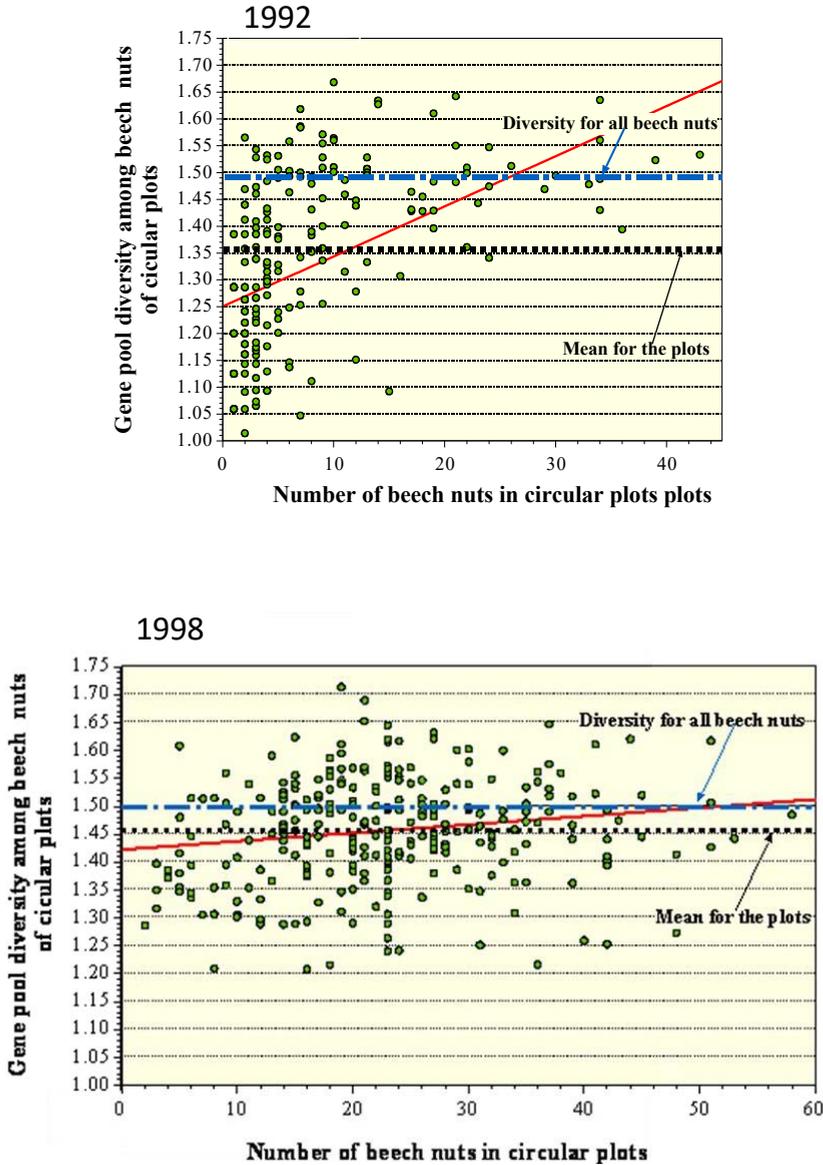


Abb. 2-10. Schätzungen der mittleren genetischen Diversität der Samen an den neun Enzymgenloci in Abhängigkeit von den Stichprobenumfängen der 297 Probekreise in den Untersuchungsjahren 1992 bzw. 1998.

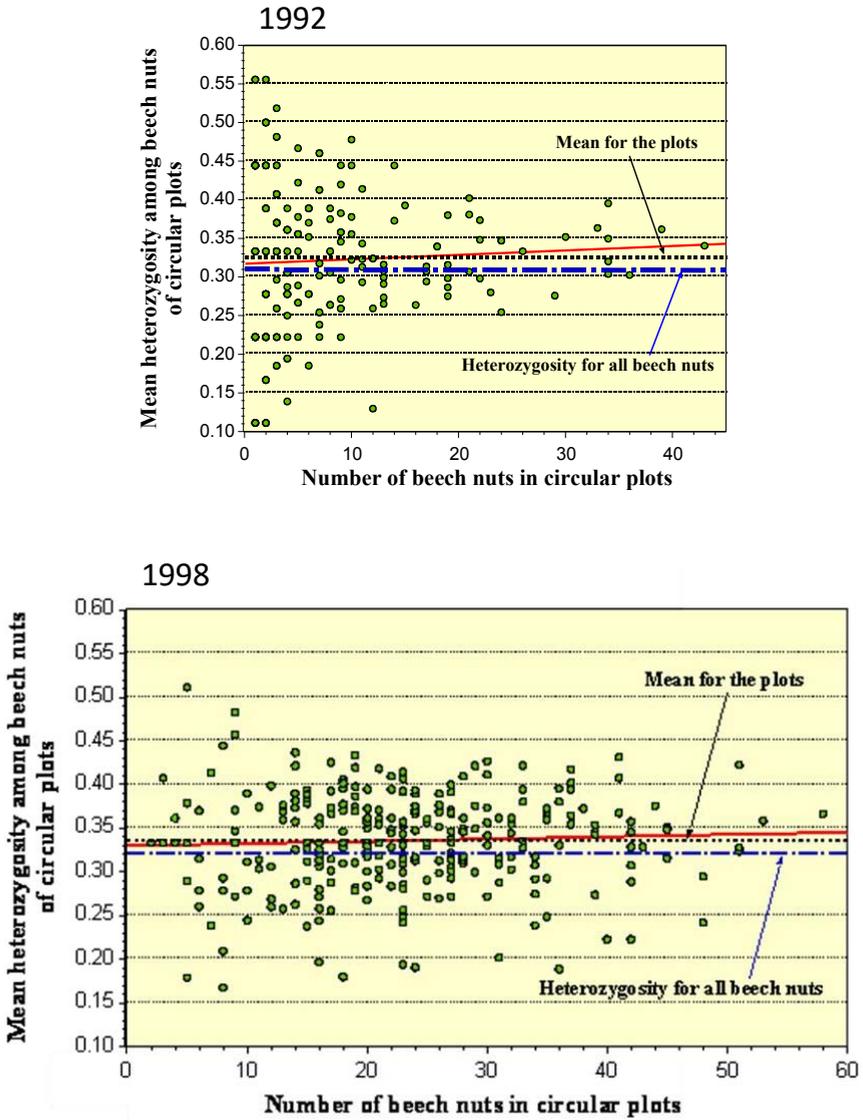


Abb. 2-11. Schätzungen des mittleren Heterozygotiegrades der Samen an den neun Genloci in den 297 Probekreisen mit ihrer unterschiedlichen Anzahl vorgefundener Samen der Untersuchungsjahre 1992 bzw. 1998.

Beim Vergleich der beiden Darstellungen in Abb. 2-12 ist das Defizit an Diversität im Nordwestteil des Bestandes, aber auch der Überschuss an mehreren Stellen im Südostteil, erkennbar; dieser Trend der Diversität ist auf die Hauptwindrichtung während der Blühperiode zurückzuführen.

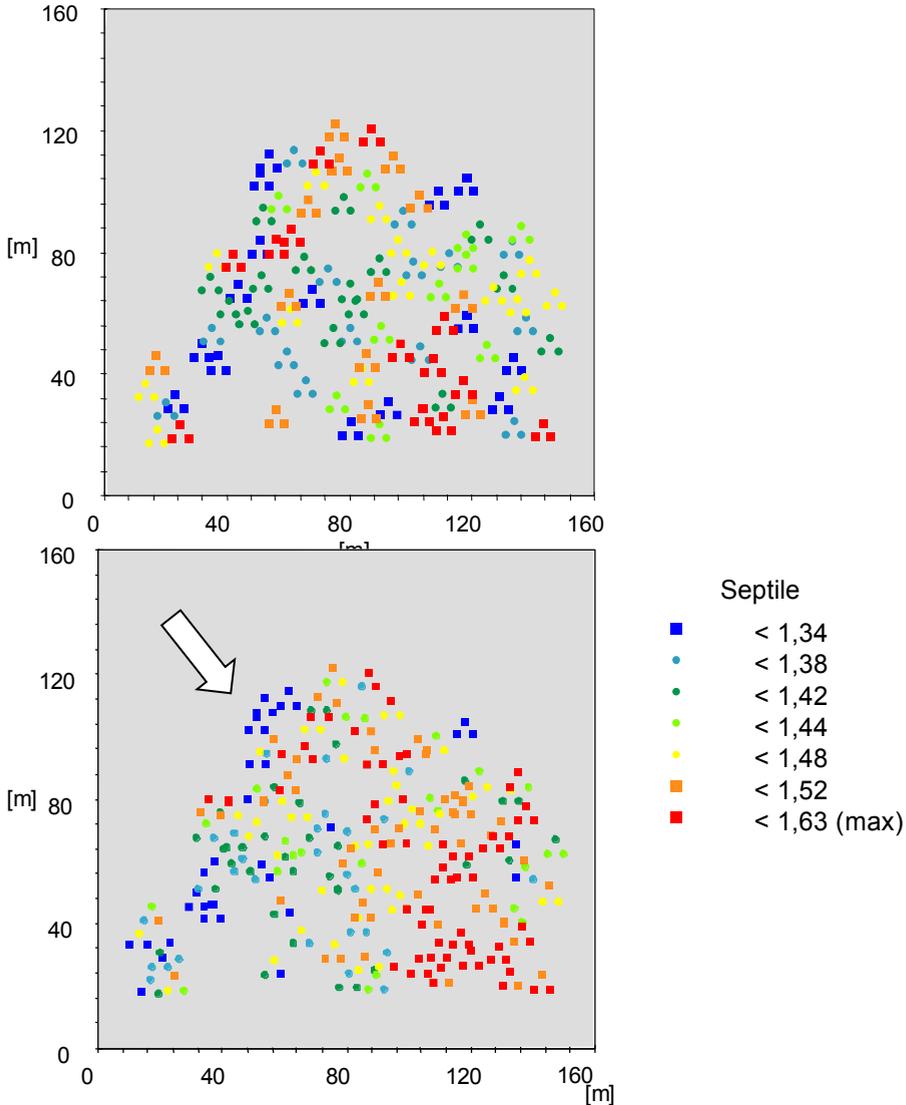


Abb. 2-12. Mittlere Diversität im Genvorrat der Samen des Jahres 1998, welche man bei Zufallspaarung erwartete (oben), im Vergleich zur tatsächlich beobachteten (unten). Der Pfeil gibt die Hauptwindrichtung an. Die Annahme von Zufallspaarung impliziert ungerichtete Pollenverbreitung (Gillet und Ziehe 2012).

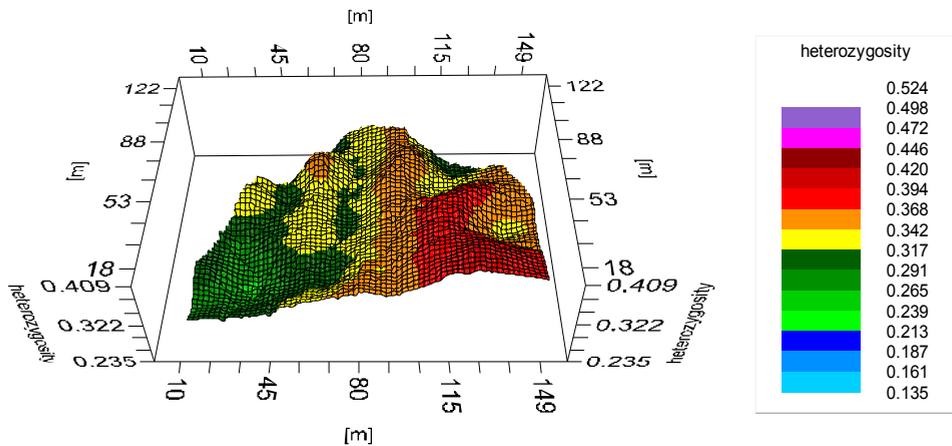


Abb. 2-13. Räumliche Verteilung des mittleren Heterozygotiegrades der Bucheckern des Jahres 1998 über neun Enzymgenloci.

Abb. 2-12 zeigt also deutliche Abweichungen von der Zufallspaarung an. Hierfür dürften die phänologische Variation der Bäume, Unterschiede in der Intensität ihrer Blühtätigkeit sowie die zum Zeitpunkt der Entlassung des Pollens herrschende Richtung und Stärke des Windes verantwortlich sein. Die physische Struktur des Bestandes dürfte große Bedeutung für die kleinräumige Variation der in den Samen enthaltenen genetischen Information besitzen, auch wenn sie in dem gegebenen kleinen Bestand mehr oder weniger einheitlich ist. In größeren Beständen ist die räumliche genetische Struktur deutlicher ausgeprägt, sofern sich neben der beschränkten Pollen- und Samenverbreitung auch der Effekt von Selektion auswirkt (Ziehe und Hattemer 2004; vgl. Beispiel 6-3).

Aus dem gemeinsamen Effekt von räumlicher genetischer Struktur und Reproduktion der Altbäume resultiert eine räumliche genetische Struktur der Samen, die auch an genetischen Parametern sichtbar wird. Abb. 2-13 zeigt die räumliche Verteilung des Heterozygotiegrades, dass sich die Samen zwischen Partien des Bestandes nicht unerheblich unterscheiden. ♦

Wie Beispiel 2-2 zeigt, ist vor genetischen Inventuren die Stichprobennahme sehr eingehend zu planen, damit der wichtige Umstand der räumlichen Strukturierung der Population Berücksichtigung findet. Ist das Interesse mehr auf die Gewinnung einer für die Population bzw. deren Nachkommenproduktion repräsentativen Stichprobe gerichtet, lässt sich durch die Art der Stichprobennahme vermeiden, dass die Häufigkeiten von Genotypen bzw. Allelen verzerrt geschätzt werden.

Eine repräsentative Stichprobe der **Samen**⁶ einer Population ist schwieriger zu gewinnen als die der Bäume. Wie in Kapitel 1.3.4 dargestellt und in Beispiel 2-2 belegt wurde, sind die von einzelnen Bäumen geernteten Samen genetisch differenziert zu erwarten, weil sich hier die diversifizierenden Effekte des Genotyps des Samenelters und der in der Regel begrenzten effektiven Nachbarschaft von Polleneltern gewissermaßen addieren. Eine unter den Altbäumen bestehende räumliche genetische Struktur findet sich in den Samen wenigstens teilweise wieder (Ziehe und Hattemer 2004). In Beispiel 2-2 wurden Samen der Buche beprobt, welche vom Boden aufgelesen wurden. Wegen räumlicher genetischer Strukturen ist eine gleichmäßig über die Fläche verteilte Samenernte namentlich in solchen Beständen angebracht, die wie hier aus Naturverjüngung hervorgegangen sind.

Von den zahlreichen, mehr oder weniger gleichmäßig über die Population verteilten, Sameneltern sollten für die genetische Inventur jeweils gleiche relative Anteile ihrer Samen entnommen werden. Dies ist indessen technisch schwierig und im Hinblick auf die Kosten kaum möglich. Ist die Samenproduktion in nennenswertem Umfang genetisch kontrolliert, wird folglich auch genetisch selektiert. Beim nachträglichen Zusammenfügen der einzelnen Samenportionen bzw. der von ihnen gewonnenen Daten wird gewöhnlich wahllos verfahren, so dass bei der Schätzung der Häufigkeiten allelischer Varianten bzw. Genotypen der Population allzu leicht Verzerrungen eintreten. Berücksichtigt man von jedem beernteten Samenelter eine gleiche Anzahl von Samen, löst man dieses Problem nicht. Auch ist zu bedenken, dass ein durch seinen Genotyp für hohe Fitness prädestinierter Baum je nach seiner Konkurrenzsituation mehr oder weniger viele Samen erzeugt; die Weitergabe seiner genetischen Information wird also durch die Umwelt beeinflusst. Da nicht alle Bäume in jeder Reproduktionsperiode blühen, gibt die Wiederholung der Probennahme mehr Sicherheit, auch seltenere Varianten zu erfassen.

Unter einem Samenelter vom Boden aufgelesene Samen stammen nicht unbedingt von diesem ab, denn in einem weiten Bereich der Bestandesdichte überlappen sich die Samenschatten auch der Buche. Wang (2001, 2004) ordnete unter einem Baum aufgelesene Bucheckern diesem als Samenelter zu, wenn sie an zehn polymorphen Genloci mindestens ein Allel mit ihm gemeinsam hatten. Die Inventurmethode zur Klärung der Elternschaft von Bucheckern nach dem Samenfall haben auch Hipler *et al.* (2011) demonstriert. Für Inventuren der Samen von Baumarten wie der Buche werden Stichproben gewöhnlich aus der Gesamtmenge der in Netzen aufgefangenen Samen nach deren gründlicher Mischung gezogen. Je

⁶ Die Früchte der Fagaceen finden sich hier und an anderen Stelle des Textes – botanisch nicht korrekt – als Samen bezeichnet. Das an Früchten dieser Baumfamilie hauptsächlich interessierende Gewebe ist indessen der Same, eigentlich nur der Embryo. Die ungenaue Bezeichnung ist also von geringem Belang. Die in der Fruchtschale enthaltene genetische Information interessiert im Zusammenhang mit der Abstammungsrekonstruktion von Samen (vgl. Kapitel 14.3.4).

nach der beim Auslegen der Netze aufgewendeten Sorgfalt kann sich diese Stichprobe von derjenigen unterscheiden, welche man bei gleichmäßiger Verteilung über die Fläche erhielt (vgl. die Beispiele 2-6 und 6-3). Es verwundert nicht, dass die genetischen Strukturen von Samen je nach dem Verfahren der Probennahme der ihres Erntebestandes oder der eines anderen Bestandes ähneln können (vgl. Beispiel 2-6).

Ob nun Bäume oder Samen genetisch inventiert werden – wichtig ist, zunächst ein engmaschiges Gitternetz anzulegen und erst danach den Materialumfang auf das Maß zu reduzieren, das sich noch handhaben lässt bzw. das auch den in Kapitel 2.3.2 erläuterten Anforderungen entspricht. Vorherige Planung ist besser, als erst am Ort Einschränkungen vorzunehmen; mögen Waldbestände auch anders aussehen als Bestände annueller Pflanzen – an diesen wurde jener Grundsatz entwickelt – so sind doch die entscheidenden Vorgänge in Baumpopulationen die gleichen (Stern 1970). Die Durchmischung größerer Samenmengen ist nicht einfach. Schneek und Uhlmann (2007) empfehlen für die Gewinnung einer repräsentativen Stichprobe zum Zweck der Saatgutprüfung ein geeignetes Verfahren, nach welchem Erstproben nachträglich zu einer Mischprobe zusammengeführt werden, die sich leichter gründlich durchmischen lässt; erst aus dieser wird sodann die eigentliche Stichprobe gezogen. Zur Stichprobennahme an der Ebene von Populationen vgl. Kapitel 6.4 und 6.5.

2.3.2 Stichprobenumfang

Sobald nicht die gesamte Population inventiert wird, sondern nur eine Stichprobe, entdecken wir nicht mehr mit Sicherheit alle Allele; es besteht vielmehr eine gewisse Wahrscheinlichkeit, dass wir ein Allel oder mehrere Allele nicht erfassen. Wir suchen jetzt die Wahrscheinlichkeit, bei begrenztem Umfang einer Stichprobe aus einer Population eines von zwei an einem Genlocus vorhandenen Allelen nicht zu entdecken. Wird zunächst eine Stichprobe vom Umfang 1 gezogen, ergibt sich die gesuchte Wahrscheinlichkeit nach Tab. 2-3 mit $p^2 + (1-p)^2$ für HW-Proportionen und 1 im Fall von nur Homozygoten. Erhöhen wir den Umfang der Stichprobe, nimmt die Wahrscheinlichkeit für Nichtentdeckung ab, wie aus Tab. 2-4 hervorgeht.

Die Wahrscheinlichkeiten der Nichtentdeckung in Tab. 2-4 ergeben sich daraus, dass N -mal nacheinander entweder nur die seltenere Variante A_1 gezogen wird, was bei HW-Struktur mit Wahrscheinlichkeit p^{2N} bzw. bei vollständiger Homozygotie mit Wahrscheinlichkeit p^N eintritt, oder nur die häufigere Variante A_2 gezogen wird, was bei HW-Struktur mit Wahrscheinlichkeit $(1-p)^{2N}$ bzw. bei vollständiger Homozygotie mit Wahrscheinlichkeit $(1-p)^N$ eintritt. Die Wahrscheinlichkeit, eines der beiden Allele nicht zu entdecken, richtet sich also nach seiner Häufigkeit, der genotypischen Struktur und dem Stichprobenumfang. Es leuchtet ein, dass seltenere Allele mit größerer Wahrscheinlichkeit unentdeckt bleiben, und dass dies auch häufiger eintritt, wenn die Allele nur in homozygotem Zustand vorliegen.

Tab. 2-3. Wahrscheinlichkeit der Nichtentdeckung eines Allels eines biallelen Genlocus in einer Stichprobe vom Umfang 1: Links bei HW-Proportionen (HWP), rechts bei ausschließlicher Homozygotie. p gibt die Häufigkeit des Allels A_1 und $(1-p)$ diejenige von A_2 an.

	HWP			nur Homozygote		
Genotyp	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
Rel. Häuf.	$(1-p)^2$	$2(1-p)p$	p^2	$1-p$	0	p

Tab. 2-4. Wahrscheinlichkeit der Nichtentdeckung eines der beiden Allele in einer Stichprobe vom Umfang N (zwischen 10 und 500 Individuen), wenn das seltenere Allel die Häufigkeit p besitzt. Links wird eine Population in HW-Struktur (HWP), rechts in vollständiger Homozygotie angenommen. Die Häufigkeit des selteneren Allels variiert zwischen 0,5 % und 5 %

HWP		p			Nur HOMOZY-GOTE		p		
N	5 %	1 %	0,50 %	N	5 %	1 %	0,50 %		
10	35,85%	81,79 %	90,46 %	10	59,87 %	90,44 %	95,11 %		
25	7,69 %	60,50 %	77,83 %	25	27,74 %	77,78 %	88,22 %		
40	1,65 %	44,75 %	66,96 %	40	12,85 %	66,90 %	81,83 %		
75	0,05 %	22,15 %	47,15 %	75	2,13 %	47,06 %	68,66 %		
100	0,00 %	13,40 %	36,70 %	100	0,59 %	36,60 %	60,58 %		
200	0,00 %	1,80 %	13,47 %	200	0,00 %	13,40 %	36,70 %		
500	0,00 %	0,00 %	0,67 %	500	0,00 %	0,66 %	8,16 %		

$(1-p)^{2N} + p^{2N}$ $(1-p)^N + p^N$

Nunmehr ist die Anzahl der Individuen (gleich ob Samen, Bäume oder Sträucher) für die Beprobung im Voraus so groß zu wählen, dass man mit der Stichprobe den Allelvorrat (eines Kerngenlocus) möglichst weitgehend erfasst. Die Mindestgröße einer Stichprobe bemisst sich danach, ob ein in der Population mit einer

vorgegebenen Mindesthäufigkeit α vorkommendes Gen mit hinreichend großer Wahrscheinlichkeit in den Probeindividuen enthalten ist. Die Wahrscheinlichkeit, höchstens ein Allel der Häufigkeit α in einer zufallsmäßigen Stichprobe von N Genotypen nicht zu entdecken, ist nach Gillet *et al.* (2005) höchstens

$$1-L = 1 - \sum_{i=1}^{n(\alpha)-1} (-1)^{i+1} \binom{n(\alpha)-1}{i} [(1-i\alpha)^N + i\alpha^N (n(\alpha)-i)^{N-1}].$$

Darin bedeutet L (in Anlehnung an das englische Wort ‚loss‘ für Verlust, obwohl hier ein Verlust im eigentlichen Sinne nicht vorliegt) das Risiko, dass ein bestimmtes Allel mit der Stichprobe nicht erfasst wird und damit unentdeckt bleibt. L ist also das Risiko für Nichtentdeckung, $n(\alpha)$ bedeutet die maximale Anzahl der Allele mit Häufigkeit $\geq \alpha$, berechnet als die größte ganze Zahl $\leq 1/\alpha$. Einige Werte von α wurden für gebräuchliche Sicherheitswahrscheinlichkeiten in Abhängigkeit vom Stichprobenumfang in Tab. 2-5 zusammengestellt.

Nach Tab. 2-5 erwartet man ein Allel mit der Häufigkeit von 0,1 in einer $N_i = 50$ Individuen umfassenden Stichprobe mit einer Sicherheit von $1-L=0,99$. Man toleriert also ein Verlustrisiko von $L = 0,01$. Erhöht man den Umfang der Stichprobe auf 100 Bäume, darf man mit einer Sicherheit von 0,99 erwarten, dass sich auch ein Allel mit der etwas geringeren Häufigkeit von nur 0,07 darin befindet. Bei gleichem Umfang der Stichprobe würde man ein Allel mit der wiederum etwas geringeren Häufigkeit 0,06 nur noch mit Sicherheit 0,95 erfassen. Bildet man die Stichprobe aus 300 zufallsmäßig ausgewählten Individuen, enthält sie mit hoher Sicherheit von 0,99 auch ein noch selteneres Allel mit einer Häufigkeit von weniger als 0,03.

Tab. 2-5. Häufigkeit α eines Allels an einem beliebigen Genlocus in der Population, das man bei Zufallsauswahl (mit Zurücklegen) mit einer Sicherheit $1-L$ von 99 % oder nur 95 % in der Stichprobe erwarten darf. Der kritische Umfang der Stichprobe darf den Wert N_i nicht unterschreiten (Berechnung nach Gregorius 1980 mit einem Programm dieses Autors; aus Hattemer 2005).

N_i	Geringste Allelhäufigkeit α	
	$1-L = 0,99$	$1-L = 0,95$
50	0,1	0,1
100	0,07	0,06
125	0,06	0,05
150	0,05	0,04
175	0,045	0,035
200	0,039	0,031
225	0,034	0,028
250	0,031	0,026
300	0,027	0,022

Für die Gültigkeit der Ausführungen zum Mindestumfang ist die Zufallsmäßigkeit und damit Repräsentativität der Stichproben aus der wohldurchmischten Gesamtmenge Voraussetzung. Nur dann kann der Umfang einer kritischen Überprüfung unterzogen werden.

Diese Berechnungen gelten für eine vollständig homozygote Population. Bietet aber ein heterozygoter Genlocus Platz für zwei Allele, so tragen vollständig homozygote Individuen an jedem Genlocus nicht zwei, sondern nur ein Allel. Kommt etwa ein seltenes Allel in der Population nur zweimal vor, so entgeht es der Stichprobennahme häufiger, wenn diese beiden Allele in einem homozygoten Individuum kombiniert sind (Gillet *et al.* 2005). Vollständig homozygote Populationen stellen für die Beprobung somit den ungünstigsten Fall dar; die Träger eines seltenen Allels mit der Häufigkeit α besitzen dann gerade diese Häufigkeit α . Besteht HW-Struktur und ist α klein, wird diese Häufigkeit zu $\alpha^2 + 2\alpha(1-\alpha) = \alpha(2-\alpha) \approx 2\alpha$, so dass N_c etwa halbiert werden darf. Hier liegt die seltene Variante in zahlreicheren Trägern vor, da sie auch in Kombination mit häufigeren Varianten auftritt. Für Bäume ist die konservative Annahme vollständiger Homozygotie strenggenommen nicht unbedingt gerechtfertigt, da auch ein unter Samen häufig zu beobachtender Homozygotenüberschuss bis zum reproduktiven Alter durch Viabilitätsselektion weitgehend wieder abgebaut sein dürfte; die Vorkehrung für den ungünstigsten Fall wird desungeachtet beibehalten, um einen von der genotypischen Struktur unabhängigen Richtwert zu erhalten. Zu den in Tab. 2-5 berechneten Mindestumfängen N_c ist also zu sagen, dass sie sich bei HW-Struktur halbieren und im Fall moderaten Homozygotenanteils zwischen diesen beiden Extremen liegen. Für Varianten der genetischen Information in uniparental vererbten Zellkompartimenten wie der cpDNA und der mtDNA gelten die in Tab. 2-5 gemachten Angaben natürlich unverändert.

Die Berechnungen in der Tab. 2-5 gelten aber unter einem weiteren Aspekt nur für einen Sonderfall, nämlich eine mäßig große Anzahl von Allelen, wobei nur ein Allel selten auftritt, während für das andere bzw. alle anderen wegen ihrer größeren Häufigkeit das Verlustrisiko vernachlässigt werden darf.

An den in Tab. 2-5 zusammengestellten Beispielen wird verständlich, dass man desto größere Stichproben ziehen muß, je seltenere Allele man entdecken will. Die Erfassung sehr seltener Allele erfordert somit zunehmend hohe Kosten. Demgegenüber besitzen sie in der gegebenen Umwelt vermutlich geringen Anpassungswert und könnten im Laufe eines Anpassungsprozesses einen nennenswerten Beitrag zur Angepasstheit der Population erst nach vielen Generationen liefern (Gillet *et al.* 2005). Aus diesem mehr oder weniger pragmatischen Grunde zieht man eine Grenze bei $\alpha = 0,02$ (Finkeldey und Gregorius 1994). Unter diesen Umständen sind Mindestanzahlen von etwa 200 Samen einer Population als ausreichender Stichprobenumfang anzusehen.

Für molekulargenetische Marker mit einer im allgemeinen sehr viel größeren Anzahl von Varianten sind wesentlich größere Stichprobenumfänge erforderlich,

wenn das Verfahren die oben skizzierte Qualität besitzen soll. Beispielsweise gibt es an kernkodierten Mikrosatelliten wesentlich mehr Allele als etwa an Enzymgenloci. Ihre Seltenheit mag nicht gerade für größere Bedeutung im Zusammenhang mit Anpassung sprechen. Trotzdem will man sich für die Analyse etwa des Genflusses oder der Pollen- und Samenverbreitung der Vorteile einer höheren Anzahl von Varianten versichern. Bei der Fichte fanden Nascimento *et al.* (2010) unter 600 Altbäumen und je 50 Samen von 30 dieser Bäume an fünf Mikrosatelliten 11, 15, 24, 25 bzw. 75 Allele; die entsprechenden effektiven Anzahlen betragen jedoch nur 1,5; 2,6; 3,6; 9,9; bzw. 15,2.

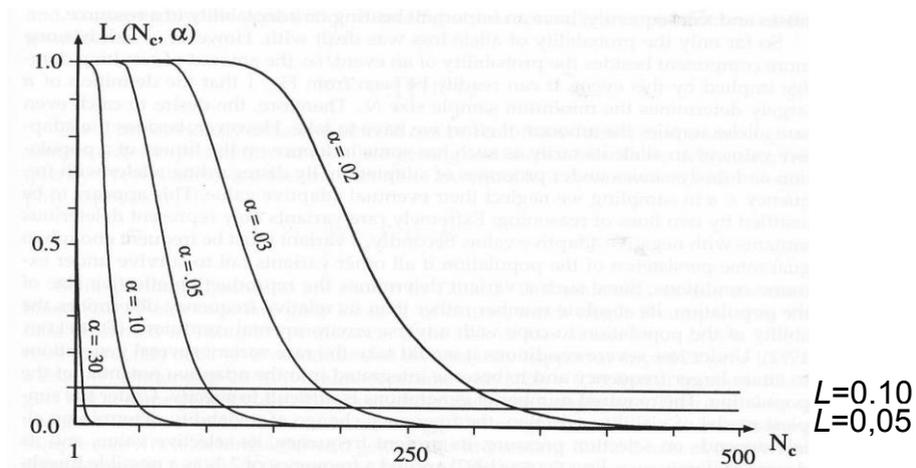


Abb. 2-14. Risiko $L(N_e, \alpha)$ der Nichtentdeckung eines Allels der Häufigkeit α in Stichproben vom Umfang N_e für verschiedene Werte von α (aus Hattermer 2005 nach Gregorius 1983).

Für bestimmte Gruppen von Genloci mit nur geringen bis mittleren Anzahlen von Allelen entwarfen Kim *et al.* (1994) ein Verfahren zur Bemessung der Intensität genetischer Inventuren je nach dem Ergebnis von Pilotuntersuchungen. Es basiert auf dem erst raschen, dann aber zunehmend langsamen Anstieg kumulativer Verteilungsfunktionen der genischen Vielfalt mit dem Umfang einer zufälligen Stichprobe.

Wir betrachten abschließend die Wahrscheinlichkeit für Nichtentdeckung in einem größeren Bereich von Stichprobenumfängen N_e und Mindesthäufigkeiten α . Für sowohl sehr kleine als auch sehr große Stichproben ist nach Abb. 2-14 das Risiko nahezu konstant. Im Falle sehr kleiner Stichproben besteht sodann für Allele beliebiger Häufigkeit ein Risiko nahe 1 und verbleibt auch bei seltenen Allelen länger in dieser Größenordnung. Mit Vergrößerung des Stichprobenumfangs beginnt es alsbald abzusinken – für Allele der Häufigkeit $\alpha = 0,3$ bereits bei $N_e = 100$, für $\alpha = 0,2$ bei $N_e = 150$. Irgendwann strebt es gegen null – bei Allelen mit Häufigkeit $\alpha = 0,2$ ist dies bei etwa $N_e = 450$ der Fall. Die beiden waagrechten

Linien in Abb. 2-14 bezeichnen $L = 0,05$ bzw. $L = 0,10$ und erleichtern die Festlegung eines tolerierten Risikos. Die Graphen erleichtern die Planung des Stichprobenumfangs insofern, als sie je nach akzeptiertem Risiko sowohl Mindestumfänge angeben als auch unnötig große Stichprobenumfänge vermeiden lassen. Der hauptsächliche Planungsspielraum besteht für Stichprobengrößen zwischen 50 und 300; hier reagiert das Risiko drastisch auf Veränderung des Stichprobenumfangs.

Liegt das Schwergewicht der Untersuchung auf dem Nachweis bzw. auf der Quantifizierung des Unterschieds zwischen Populationen, so sind für die einzelne Population natürlich weniger umfangreiche Stichproben ausreichend. Wurde jedoch bei der Gewinnung der Stichproben beliebig verfahren, entbehrt sehr detaillierte und aufwendige Auswertungsmethodik etwas ihres Sinns.

Im Zusammenhang mit der Herleitung von Mindestgrößen von Stichproben zum Zweck der Inventur genetischer Varianten wurde *ein* beliebiger Genlocus in Betracht gezogen. Aus leicht erklärlichen Gründen ist dieses Vorgehen wohl der Planung genetischer Inventuren, nicht aber der Planung des Umfangs von Genressourcen angemessen; Nichtentdeckung und Verlust sind Begriffe ganz verschiedener Kategorien (vgl. Kapitel 7.3.1).

2.4 Genetische Differenzierung⁷ von Populationen

Elementare Grundlage der Beurteilung des Unterschieds zweier Populationen in ihrer genetischen Struktur an einem Genlocus oder mehreren Genloci ist der Vergleich durch ein Distanzmaß, wie es nach Powell *et al.* (1972) durch den genetischen Abstand

$$d_0 = \frac{1}{2} \sum_i |p_i^{(1)} - p_i^{(2)}|$$

gegeben ist (für die Herleitung vgl. Gregorius 1974). Hierbei beschreiben die p_i relative Häufigkeiten genetischer Varianten (Allele, ggfs. auch Genotypen) in den beiden Populationen oder Stichproben, hier mit den Nummern (1) und (2), die in der Formel mittels hochgestellter Ziffern gekennzeichnet sind. Dieses Maß – es gibt deren mehrere – für die unterschiedliche genetische Struktur zweier Populationen bringt in intuitiv ansprechender Weise den relativen Anteil der Allele (Genotypen) zum Ausdruck, welchen die beiden Populationen nicht gemeinsam haben bzw. welchen man in der einen Population austauschen müsste, um die Struktur der anderen herzustellen. Aufgrund der Normierung genetischer Abstands- und

⁷ In diesem Kapitel wird weniger der Vorgang der Differenzierung als vielmehr der Zustand der Differenziertheit betrachtet; dieser Ausdruck wäre indessen sprachlich ungewohnt.

Differenzierungsmaße auf das Intervall (0 ... 1) sind Angaben in Prozenten zwanglos möglich.

Mit dieser Methodik lässt sich ganz allgemein der Unterschied zwischen irgendwie definierten Demen oder Kollektiven von Individuen, seien es Populationen, Familien, Repräsentanten verschiedener Altersstadien oder Generationen von Populationen, messen. Von besonderem Interesse ist der Unterschied zwischen einem Altbestand und dessen Nachkommenschaft, wofür Nyári (2010a) und andere Autoren Ergebnisse vorgelegt haben (vgl. Beispiel 2-6 und Beispiele in Kapitel 11). Ergebnisse dieser Art sowie Vergleiche zwischen verschiedenen Altersstadien erlauben Rückschlüsse auf das Reproduktionssystem und andere Elemente des genetischen Systems (vgl. Abb. 1-3).

In großem Umfang in die Literatur eingeführt ist ein anderes, von Nei (1972) konzipiertes Maß, welches deutlich andere Eigenschaften aufweist (s. unten). Eriksson *et al.* (1993) haben einige wichtige Unterschiede zwischen den beiden Maßen kurz diskutiert.

Dem paarweisen Vergleich ganz entsprechend wird im Falle mehrerer Populationen der oben mit d_o quantifizierte Unterschied zwischen einer Population j und dem gesamten Rest, d.h. allen anderen oder dem Komplement zur Population j , nach Gregorius (1985) durch das Differenzierungsmaß D_j gemessen:

$$D_j = \frac{1}{2} \sum_i |p_i^{(j)} - \bar{p}_i^{(j)}|$$

Darin bezeichnet $\bar{p}_i^{(j)}$ die Häufigkeit eines Allels (Genotyps) i im Komplement der Population j . Das Komplement der Population j ist die Vereinigungsmenge aller anderen Populationen.

Sodann ist die mittlere Differenzierung der Populationen von ihrem jeweiligen Komplement nach Gregorius und Roberds (1986)

$$\delta = \sum_j c_j \cdot D_j$$

wobei die einzelnen D_j mit den relativen Umfängen c_j der Populationen bzw. der Stichproben gewichtet werden. Der Vergleich von D_j mit der Diversität in den betreffenden Populationen (vgl. Beispiel 11-2) bzw. der Vergleich von δ mit der durchschnittlichen genetischen Diversität in diesen Populationen ist instruktiv und zwanglos herzustellen.

Wie die Diversitäten an einzelnen Genloci lassen sich auch die genetischen Abstände, die genetische Differenzierung sowie deren arithmetisches oder harmonisches Mittel über mehrere Genloci berechnen; hierdurch gewinnt man eine Information über den gesamten beobachteten Allelvorrat dieser Genloci.

Bei der graphischen Darstellung erscheinen die D_j der Größe nach geordnet in Schneckenform (Abb. 2-15 und 2-21). Die Radien der Sektoren entsprechen den D_j ; der Radius des punktierten Kreises entspricht deren Mittelwert δ . Der Mittelpunktswinkel von 360° ist den Größen der Populationen proportional aufgeteilt; in Abb. 2-15 sind diese gleich, in Abb. 2-21 verschieden. Diese Art der Darstellung erleichtert den Überblick.

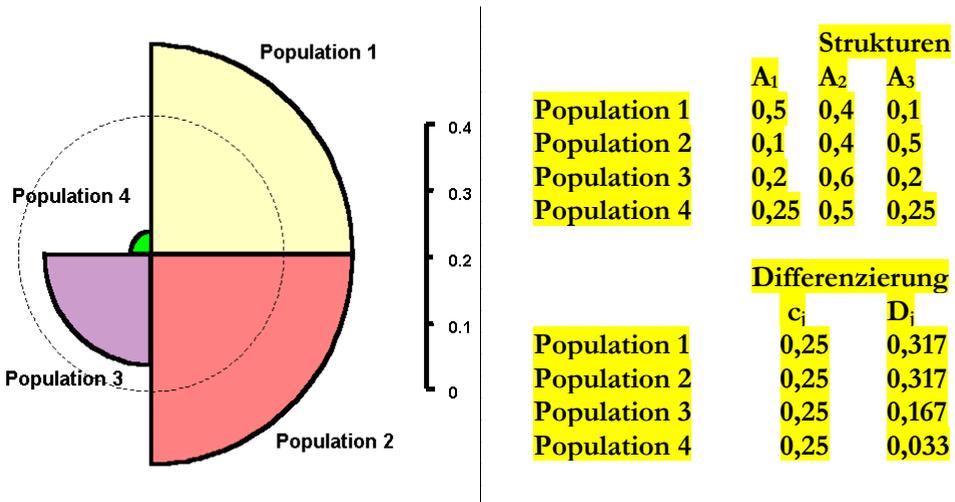


Abb. 2-15. Beispiel allelischer Strukturen in vier Populationen gleichen Umfangs an einem Genlocus A mit den Allelen A_1 , A_2 und A_3 . Die Populationen 1 und 2 weisen das gleiche (vergleichsweise große) D_j auf, sind aber in ihren allelischen Verteilungen recht unterschiedlich: Population 1 besitzt einen besonders hohen Anteil von A_1 , Population 2 dagegen von A_2 . Gleiches D_j bedeutet also nicht immer ähnliche Strukturen. Population 4 ist am repräsentativsten, während Population 3 eine Mittelstellung einnimmt. Schließllich bezeichnet die punktierte Kreislinie die mittlere Differenzierung $\delta = 0,209$.

Populationen oder Deme, welche einen (im Vergleich zu δ) geringen Wert von D_j aufweisen, zeigen in ihren genetischen Strukturen einen geringen Unterschied zur Gesamtmenge aller übrigen und sind in diesen Strukturen recht repräsentativ. Liegt sogar $D_j = 0$ vor, ist die Struktur der Population oder des Dems identisch mit der aller anderen zusammen und sogar mit ihrer Gesamtheit – also ein extremer Fall der Repräsentativität.

- Populationen oder Deme, welche einen (im Vergleich zu δ) hohen Wert von D_j zeigen, weisen einen großen Unterschied zur Gesamtmenge allen anderen auf. Dies beruht auf genetischen Varianten, welche im Komplement ganz andere Häufigkeiten besitzen. Da die relativen Häufigkeiten insgesamt zu 1 addiert werden können, muss es auch solche Varianten geben, welche in diesen

mit einem hohen D_j gekennzeichneten Populationen oder Demen überdurchschnittlich stark vertreten sind. Ein hohes D_j weist also auf besondere Varianten hin, welche gerade hier ganz im Gegensatz zum Rest zu finden sind. Hohes D_j kennzeichnet somit genetische Besonderheiten.

- Ein Wert von D_j in der Nähe von δ bedeutet für die jeweilige Population oder das jeweilige Dem weder Repräsentativität noch Besonderheiten, sondern zeigt jeweils einen Durchschnittswert in der Abweichung vom Rest an. Die Größenordnung von δ vermittelt einen Eindruck davon, wie stark die mittleren Abweichungen vom Komplement im (gewichteten) Mittel liegen und wie stark sich die Unterschiede im Durchschnitt zeigen.

Das Differenzierungsmaß D_j erlaubt also die spezifische Einschätzung der Repräsentativität der einzelnen Populationen bzw. der Abweichung ihrer genetischen Struktur von allen anderen durch den Anteil nicht-gemeinsamer genetischer Varianten. Strenggenommen ist D_j im Falle von Stichproben bzw. im Falle endlicher Populationen mit einem Faktor $N/(N-1)$ zu multiplizieren, was aber bereits für mäßig große N an Bedeutung verliert.

Rückschlüsse auf Ähnlichkeiten in den genetischen Strukturen lassen sich nur für Populationen mit geringen Werten von D_j und somit hoher Repräsentativität ziehen. Aus vergleichsweise hohen und sehr ähnlichen Werten ist dies kaum möglich.

In einem weiteren kleinen Rechenbeispiel sollen an einem Genlocus mit zwei Allelen A_1 und A_2 die Populationen 1 und 2 das Allel A_1 zu 20 % und A_2 zu 80 % besitzen. In den Populationen 3 und 4 wird angenommen, dass dagegen die Allele A_1 mit 80 % und A_2 mit 20 % vorliegen. Wie man leicht errechnet, ergibt sich bei gleicher Gewichtung aller vier Populationen für eine jede solche ein D_j von genau 40 %; aus der Schneckensicht wird somit ein Kreis. Dass in diesem Fall die Populationen 1 und 2 in ihren Strukturen identisch sind und sich von denen der Populationen 3 und 4 deutlich unterscheiden, geht daraus nicht hervor. Auch dieses Beispiel zeigt wiederum, dass man sich anderer Mittel, etwa der Gruppierungsanalyse (s. unten), bedienen muss, um Ähnlichkeiten in genetischen Strukturen verschiedener Populationen oder Deme zu charakterisieren.

Die Grundlage der Beurteilung der Unterschiede sind die Verteilungen relativer Häufigkeiten in den Populationen. Jeder Typ geht dabei mit seiner jeweiligen Häufigkeit in die Berechnungen ein. Wie groß dagegen die Unterschiede zwischen einzelnen genetischen Typen selbst sind, bleibt hierbei unberücksichtigt. Es ist aber denkbar, dass sich beispielsweise Alloenzyme in ihrer Wanderungsgeschwindigkeit im Gel und in ihrer katalytischen Effizienz sehr ähneln, sich jedoch beide stark von anderen unterscheiden. Es kann also sinnvoll sein, neben den relativen Häufigkeiten auch diese phänotypische Eigenschaft in die Betrachtung einzubeziehen. In einer dementsprechenden Verallgemeinerung der obigen Differenzierungsanalyse beschrieben Gillet *et al.* (2004) ein Verfahren, mit dem auch komplex quantifizierte

Unterschiede zwischen einzelnen Typen Berücksichtigung finden. So ist dieses Differenzierungsmaß auf alle phänotypischen Merkmale anwendbar. Da es die Überlappung der Verteilungen in den verglichenen Populationen misst, besitzt es Vorteile gegenüber dem herkömmlichen Vergleich der Differenz der Mittelwerte im Verhältnis zur Streuung (Verga und Gregorius 2007). Dieses Verfahren ist auch auf Mikrosatelliten anwendbar. Zur Berechnung entsprechender Differenzierungsparameter werden allerdings in der Regel spezielle Auswertungsprogramme benötigt.

Neben δ als Maß der durchschnittlichen Differenzierung ist ein anderes Maß, nämlich das Fixierungsmaß F_{ST} nach Wright (1943), in der Literatur verbreitet als Differenzierungsmaß eingeführt; es gibt die Differenzierung der Populationen relativ zur Variation in der Gesamtheit aller Populationen wieder. Meist wird es in einer drei Jahrzehnte später von Nei (1973) veröffentlichten Form als G_{ST} bezeichnet. Mit diesem von WRIGHT etwas anders konzipierten Maß (Gillet *et al.* 2005) gelingt nichtsdestoweniger eine relative Aufteilung der gesamten Variation in die Unterschiede zwischen den Populationen einerseits und die Variation in diesen Populationen andererseits. Bei Anwendung von F_{ST} auf Daten sehr variabler molekulargenetischer Marker entstehen Probleme der Interpretation. Die auf dem Maß von Nei (1973) beruhende Aufteilung der in der Gesamtheit aller Individuen vorliegenden Variation (zunächst ohne explizite Berücksichtigung der Beiträge einzelner Populationen) wurde von Finkeldey (1994) in übersichtlicher Form hergeleitet. Bedeutet H_T die Variation der Allelhäufigkeiten in dieser Gesamtheit, gemessen mit der in Kapitel 2.2 mit h bezeichneten ‚gene diversity‘ ($1 - \sum_i p_i^2$) und H_S das (gewichtete) Mittel der entsprechenden Variationswerte über die einzelnen Populationen, ebenfalls auf der Basis der jeweiligen Allelhäufigkeiten, so misst

$$F_{ST} = \frac{H_T - H_S}{H_T}$$

den relativen Anteil der gesamten Variation, welcher auf $H_T - H_S$, also auf die Differenzierung der Populationen, zurückgeht. Die Anwendung der Methode wird in Beispiel 2-3 anhand willkürlicher Daten demonstriert. Wie Finkeldey (1994) ebenfalls gezeigt und am Beispiel von *Pinus radiata* mit ihren extrem verschieden großen Vorkommen demonstriert hat, ist auch bei Anwendung dieses Differenzierungsmaßes die Gewichtung der Populationen mit ihrem jeweiligen Umfang nicht unerheblich.

Beispiel 2-3. Berechnung der relativen Differenzierung von Populationen.

Die beiden kleinen Populationen X und Y umfassen je 5 Bäume mit willkürlich zugeordneten Genotypen (Abb. 2-16).

$$\begin{aligned} \text{Population X} \\ p_1 &= 0,6 \\ p_2 &= 0,4 \\ H_e &= 1 - (0,6^2 + 0,4^2) = 0,48 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Population Y} \\ p_1 &= 0,1 \\ p_2 &= 0,9 \\ H_e &= 1 - (0,1^2 + 0,9^2) = 0,18 \end{aligned}$$

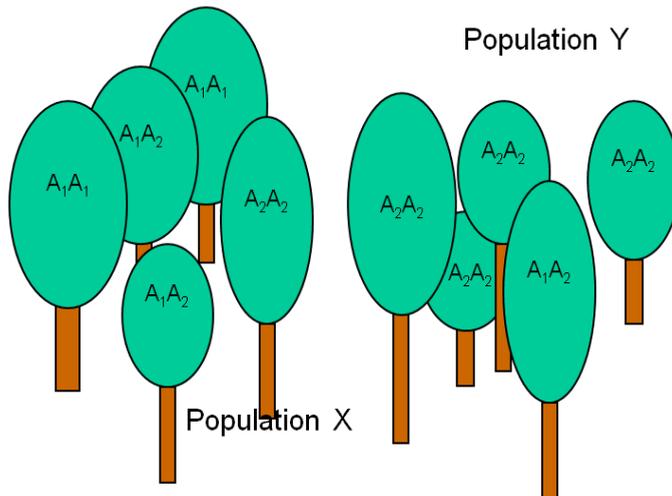


Abb. 2-16. Genotypen an einem Genlocus A mit zwei Allelen A₁ und A₂ in zwei willkürlich angenommenen kleinen Populationen.

Die Größen H_e beschreiben die ‚gene diversity‘ in den beiden Populationen. Durch Mittelbildung über die hier gleich großen Populationen ergibt sich deren mittlere Variation mit $H_S = (0,48 + 0,18) / 2 = 0,33$. Man beachte, dass die Werte von H_e in den beiden Populationen sehr unterschiedlich sind – was aus dem Wert von F_{ST} explizit nicht mehr erkennbar sein wird.

Unter allen 10 Bäumen zusammen betragen die Allelhäufigkeiten $p_1 = 0,35$ und $p_2 = 0,65$. Damit wird die ‚gene diversity‘ der Gesamtheit zu $H_T = 1 - (0,35^2 + 0,65^2) = 0,455$ und wir finden den gesuchten relativen Anteil der gesamten Variation, welcher auf die Differenzierung der beiden Populationen X und Y zurückgeht, mit $G_{ST} = (0,455 - 0,33) / 0,455 = 0,125 / 0,455 = 0,27$.

In Abb. 2-17 wird die Schätzung der relativen Differenzierung an etwas anderen Objekten demonstriert; diese beiden Populationen unterscheiden sich noch deutlicher in ihrer Diversität ($\nu^{(X)} = 1,92$ und $\nu^{(Y)} = 1$).♦

Finkeldey und Murillo (1999) haben die Beiträge ermittelt, welche die einzelnen Populationen zur gewichteten Differenzierung aller Populationen und zur gesamten ‚gene diversity‘ leisten; diese Beiträge stellen in gewisser Weise das Pendant zu den D_j dar; ein Jahr zuvor haben Petit *et al.* (1998) das Verfahren hergeleitet. Diese Zerlegung der ‚gene diversity‘ liefert eine Entsprechung zu den Anteilen genetischer Varianten, welche Populationen mit ihrem Komplement nicht gemeinsam haben – was der Intuition sehr entgegenkommt. Die Variation in den verglichenen Populationen bleibt dagegen außer Betracht, daher stellen D_j bzw. δ Maße der absoluten Differenzierung dar. Petit *et al.* (1998) diskutierten die unterschiedliche Konzeption von F_{ST} und δ nicht; sie stellten nur fest, dass diese beiden Maße nicht vergleichbar seien.

Instruktiv ist eine Betrachtung des Verhaltens von F_{ST} in Sonderfällen wie dem folgenden. Kommen in einer Population an einem Genlocus A die Allele A_1 und A_2 mit Häufigkeiten $p_1 = p_2 = 0,5$ vor, in einer anderen, gleich großen, Population aber A_3 und A_4 mit den Häufigkeiten $p_3 = p_4 = 0,5$, so sind die Diversitäten der beiden Populationen mit jeweils $v_2 = 2$ und auch $H_e = h = 0,5$ gleich. Die Diversitäten messen die Variation in einem gegebenen Allelvorrat und bleiben davon unberührt, dass die beiden Populationen mit $d_0 = 1$ bei Verwendung von δ zur Charakterisierung der Differenzierung vollständig differenziert sind. Betrachtet man dagegen F_{ST} , so ergibt sich mit einem jeweiligen $H_e = 0,5$ und bei Kombination beider Populationen einem $HAT = 1 - 4(1/4)^2 = 3/4$. Dies führt zu einem $F_{ST} = 1/3$, was eben nicht den reinen Unterschied zwischen den Populationen reflektiert, sondern den Zuwachs in der gesamten Allelvariation um das Populationsmittel relativ zur gesamten Variation betrachtet.

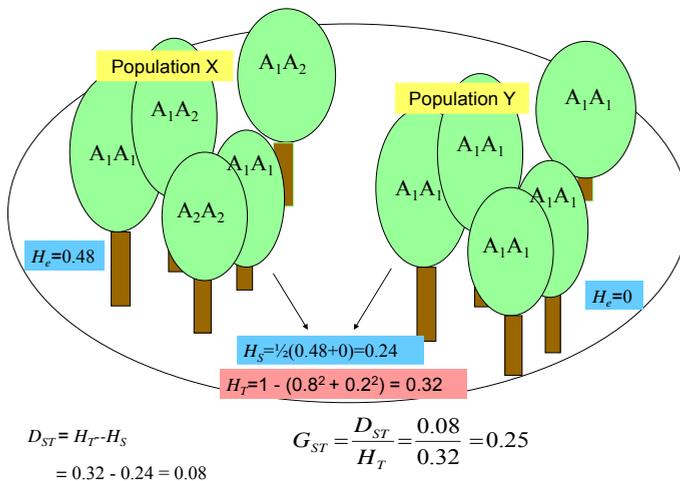


Abb. 2-17. Beispiel für die Berechnung der relativen Differenzierung zweier Populationen an einem Genlocus A mit zwei Allelen.

Schätzungen beider Maße sind oft unterschiedlich. So ist für das in Abb. 2-16 gegebene Beispiel $\delta = d_0 = 0,4$ von $F_{ST} = 0,25$ merklich verschieden. Berücksichtigt man die Diversität in der Gesamtheit, so übersteigt hier $\delta/v_2 = 0,27$ die Größe von F_{ST} nur geringfügig, was insbesondere im Fall hochvariabler Marker völlig anders aussehen kann.

Mit der Untersuchung hochvariabler Marker wie Mikrosatelliten verschiebt sich zumeist auch der beobachtete oder beobachtbare Bereich von Werten für F_{ST} . Wenn aufgrund hoher Variation (mit vielen sehr niedrigen Allelhäufigkeiten) sowohl H_T als auch H_s relativ nahe bei 1 liegen, also $(H_T - H_s)$ recht klein wird, ergeben sich natürlich auch sehr kleine Werte für F_{ST} , wengleich die Unterschiede zwischen den Populationen beträchtlich und (gemäß Permutationstests) sogar signifikant sein können. Tab. 2-6 zeigt ein Beispiel dafür, wie F_{ST} mit zunehmender Variation und Unterscheidbarkeit genetischer Varianten sinkt. Dies stellt für die Vergleichbarkeit von Ergebnissen bei Verwendung unterschiedlich variabler Marker ein Problem dar. So lassen sich Ergebnisse mit Strukturen an Enzymgenloci nicht einfach solchen an Mikrosatelliten-Genorten gegenüberstellen bzw. daraus Schlüsse ziehen. Hedrick (2005) sowie Meirmans und Hedrick (2011) versuchten das Problem der Vergleichbarkeit dadurch zu lösen, dass man diese Werte normiert, was beispielsweise bereits von Jost (2008) kritisch aufgegriffen wurde und zu wiederum weiteren Vorschlägen führte. Insgesamt ist die Diskussion in diesem Bereich noch keineswegs abgeschlossen.

Beide behandelte Verfahren zur absoluten bzw. relativen Differenzierung sind vielseitig anwendbar – sowohl auf Populationen als auch auf andere Deme wie individuelle effektive Pollenwolken, auf Allele von Kerngenloci wie auf Varianten uniparental vererbter Zellkompartimente. Das Verfahren von Gregorius und Roberds (1986) ist auch auf genotypische Strukturen anwendbar und die Beziehung zu teilweise vegetativ reproduzierenden Populationen ist leicht herzustellen. Beide Verfahren können sich auf einen Genort oder beliebig viele Genorte beziehen, an welchen möglicherweise sehr unterschiedliche Verhältnisse vorliegen, oder auf deren Mittelwerte. Beide reagieren wenig empfindlich auf örtlich vorkommende seltene Allele (Finkeldey und Murillo 1999). Jedenfalls gestatten beide Verfahren die Bildung einer Rangfolge von Populationen hinsichtlich ihrer Variation an Markergenloci. Dabei ist nicht aus den Augen zu verlieren, dass die beiden Verfahren etwas andere Informationen liefern. Zwar basieren Auswahlentscheidungen auf weiteren Indikatoren (vgl. Kapitel 6.2), doch sind diese Verfahren unabkömmliche Instrumente bei unseren Bemühungen um die Erhaltung forstgenetischer Ressourcen.

Tab. 2-6. Beispiel für Allelverteilungen in fünf Populationen und die Berechnung von F_{ST} . Der untere Tabellenteil ist aus dem oberen durch Zusammenfassen bzw. fehlende Unterscheidbarkeit spezieller Allelvarianten entstanden. Die stärker variablen Verteilungen (oben), wie sie in der Regel an Mikrosatelliten-Genorten zu finden sind, führen zu höherem H_b , H_S , und H_T , jedoch geringerem F_{ST} .

	Anzahlen an Allelvarianten					Summe		H_e
	A_1	A_2	A_3	A_4	A_5	insg.	Gewichtung	
Population 1	500	20	20	10	20	570	0,396	0,227
Population 2	10	10	10	150	50	230	0,160	0,522
Population 3	20	30	40	50	100	240	0,167	0,733
Population 4	20	20	20	80	20	160	0,111	0,688
Population 5	180	20	20	20	0	240	0,167	0,417
Summe								H_T
insgesamt	730	100	110	310	190	1440	1,000	0,669
							F_{ST}	H_S
							0,340	0,441

	Anzahlen an Allelvarianten		Summe		H_e
	A_1	A_3	insg.	Gewichtung	
Population 1	520	50	570	0,396	0,160
Population 2	20	210	230	0,160	0,159
Population 3	50	190	240	0,167	0,330
Population 4	40	120	160	0,111	0,375
Population 5	200	40	240	0,167	0,278
Summe					H_T
insgesamt	830	610	1440	1,000	0,488
				F_{ST}	H_S
				0,526	0,232

Die Analyse genetischer Differenzierungsmaße liefert Informationen über die Unterschiede zwischen einzelnen Populationen und deren Komplement. Die Analyse von Fixierungsmaßen wird zur Quantifizierung der relativen Differenzierung von Populationen benutzt. Schließlich erfolgt die Suche nach Unterschieden bzw. Ähnlichkeiten von Populationen untereinander im Rahmen einer Gruppierungsanalyse auf der Grundlage aller paarweisen genetischen Abstände anhand von Dendrogrammen.

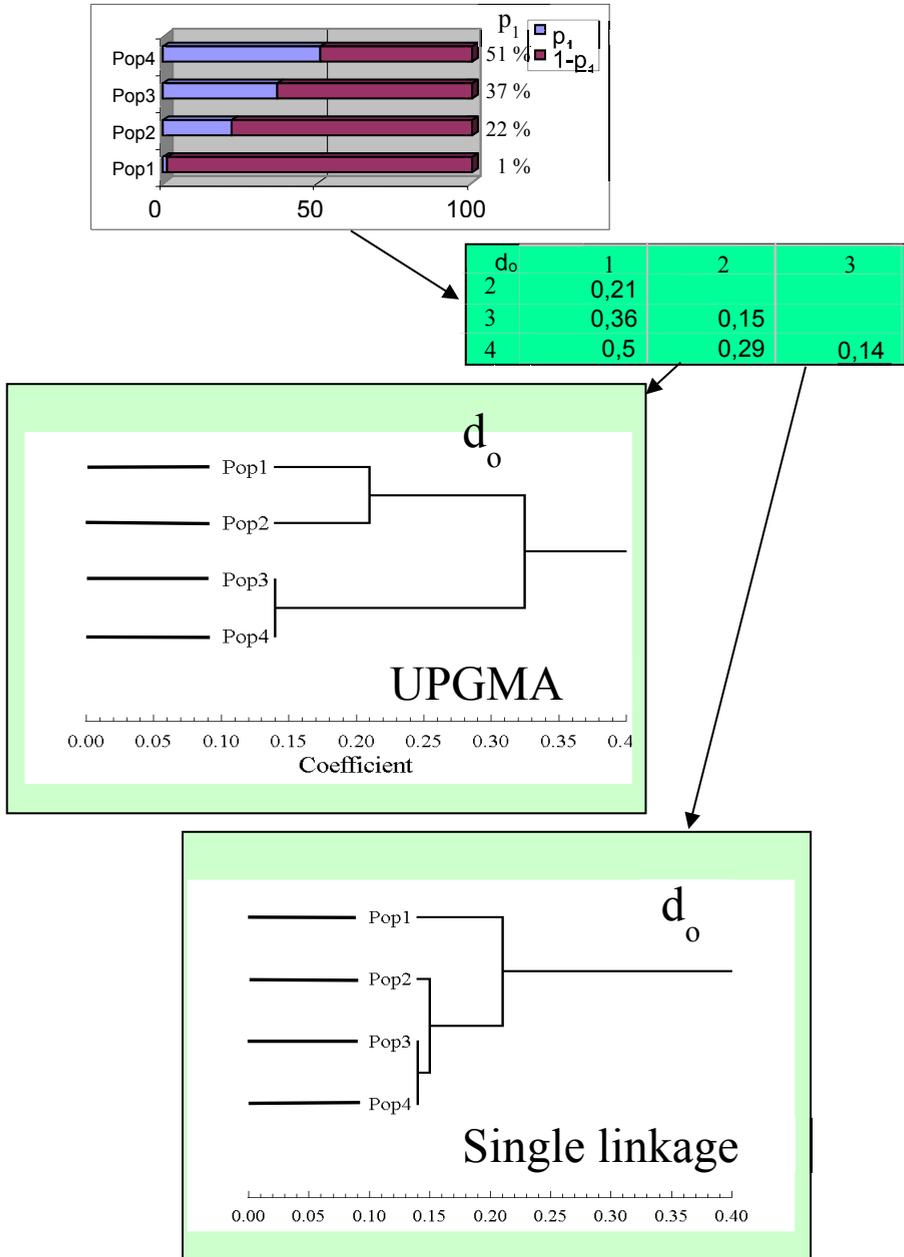


Abb. 2-18. Bialele Strukturen in vier Populationen (oben), die in der Gruppierungsanalyse je nach Wahl des Verfahrens zu merklich anderen Differenzierungsmustern führen können.

Zur Konstruktion solcher Dendrogramme beginnt man mit dem kleinsten Abstand in der Matrix der paarweisen Abstände und faßt die zugehörigen Stichproben oder Populationen (jeweils) zu einer Gruppe zusammen. Nach einer solchen Zusammenfassung wird eine neue und reduzierte Matrix paarweiser Abstände berechnet, in der nun diese Gruppen statt der sie bildenden Stichproben oder Populationen auftauchen. Charakteristikum der Dendrogrammkonstruktion ist dabei die Art und Weise, wie genetische Abstände zwischen verschiedenen Gruppen oder zwischen einer Gruppe und einer einzelnen Stichprobe berechnet werden. Dabei sind die paarweisen genetischen Abstände aller Stichproben der einen Gruppe mit einer Stichprobe bzw. allen Stichproben der anderen Gruppe entscheidend. Über diese paarweisen Abstände wird beispielsweise das Minimum (ergibt „Single Linkage“), das Maximum („Complete Linkage“) oder das arithmetische Mittel (führt zu dem gebräuchlichen Verfahren UPGMA, abgek. von „Unweighted **P**air **G**roup **M**ethod with **A**rithmetic **M**ean“) gebildet und als Gruppenabstand genommen. In dieser reduzierten Matrix wird wieder nach dem Minimum gesucht und dann zusammengefasst. Auf diese Weise ist die Menge aller Stichproben oder Populationen hierarchisch durchzustrukturieren und in der Form eines Baumes darzustellen.

Ob man allerdings die paarweisen Abstände nach dem einen oder dem anderen Verfahren berechnet, kann zu unterschiedlichem Aufbau der Dendrogramme führen, was mit Abbildung 2-18 demonstriert wird.

Wie das Differenzierungsmaß D_j , so hängen auch F_{ST} und das Dendrogramm von der Menge der in die Untersuchung einbezogenen Populationen ab. Informationen über das absolute und relative Ausmaß der Differenzierung von Populationen sowie über deren relative Ähnlichkeitsstruktur sind von Bedeutung für die in Kapitel 6.2 behandelte Auswahl forstgenetischer Ressourcen.

In vielen Inventuren kernkodierter, selektiv weitgehend neutraler, Markergenerale hat sich herausgestellt, dass Baumpopulationen genetisch gering differenziert sind und der größte Teil der genetischen Varianten somit innerhalb der Populationen vorliegt (Hamrick *et al.* 1992). Genetische Varianten in den Plastiden unterliegen jedoch Genfluss nur im Zusammenhang mit der Samenverbreitung. Wie das nachfolgende Beispiel 2-4 einer Rosacee zeigt, können Populationen hier durchaus differenziert sein, obwohl die Samen der betreffenden Gattung durch Vögel sehr weit verbreitet werden.

Beispiel 2-4. Populationen des Speierlings in Ungarn. Wie in anderen Teilen Mitteleuropas unterlag der Speierling (*Sorbus domestica*), ein aus dem Mittelmeerraum stammender Neophyt, im heutigen Ungarn seit der Zeit der Römer starken anthropogenen Einflüssen, was sich in seiner Verbreitung und in der geographischen Verteilung genetischer Ausstattung widerspiegelt. In Deutschland, der Schweiz und Österreich gilt diese Baumart als bedroht. Somit sind genetische Untersuchungen mit dem Ziel der Erhaltung genetischer Ressourcen von besonderer Relevanz.

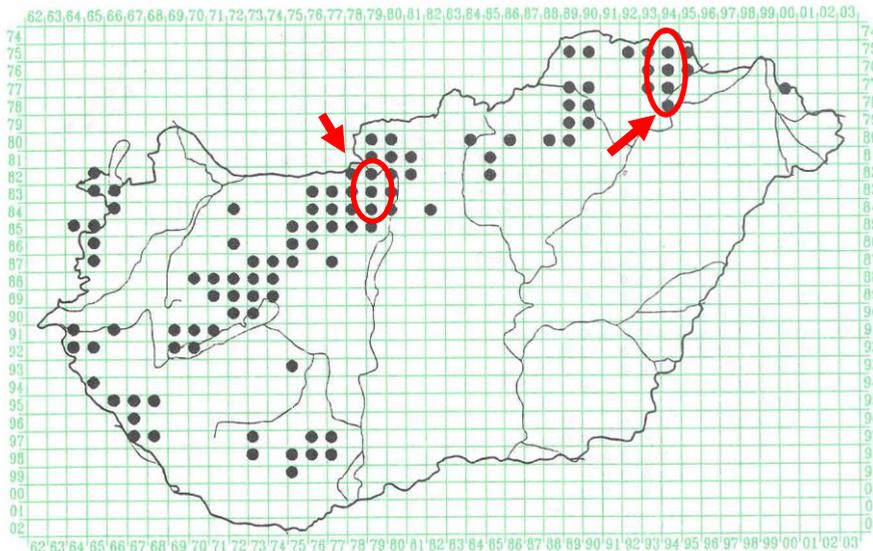


Abb. 2-19. Natürliche Verbreitung von *Sorbus domestica* in Ungarn und die beiden in die Untersuchung einbezogenen Regionen Donaukníe bzw. Zempléner Gebirge (aus Nyári 2010b).

In den beiden in Abb. 2-19 durch Pfeile gekennzeichneten Regionen wurden kleinere Populationen ganz und von größeren Populationen Stichproben auf PCR-RFLPs ihrer cpDNA untersucht. Unter den insgesamt 196 Probestämmen gab es 16 verschiedene cpDNA-Haplotypen. An deren geographischer Verbreitung in Abb. 2-20 ist erkennbar, dass sie mit unterschiedlicher Häufigkeit anzutreffen sind und in Einzelfällen auch ganz fehlen können. Die Variation in diesem genetischen Kompartiment ist bei den Populationen deutlich unterschiedlich.

Nach Abb. 2-21 ist das Ausmaß der Differenzierung der Populationen je nach Region unterschiedlich. Auch die Differenzierung einzelner Populationen von dem in der jeweiligen Region vorliegenden Komplement und ihre Differenzierung von dem gesamten Komplement sind durchaus verschieden. So weisen die fünf Populationen des Zempléner Gebirges (und dort speziell Population Hegyköz) geringe D_j und somit hohe Repräsentativität für alle neun Populationen auf (Dar-

stellung oben). Betrachtet man dagegen nur die Populationen des Zempléner Gebirges (Darstellung unten rechts), so liegt die Population Hegyköz nahe am Durchschnittswert der Differenzierungen. Population Pilismarót weist nach Abb. 2-20 unter allen neun Populationen einen vergleichsweise hohen Anteil an anderweitig weniger häufigen cpDNA-Haplotypen auf. Sie ist nach Abb. 2-21 (Darstellung oben) am stärksten von den anderen acht differenziert; in scharfem Gegensatz hierzu ist sie für die vier Populationen vom Donauknie die am meisten repräsentative (Darstellung unten links).

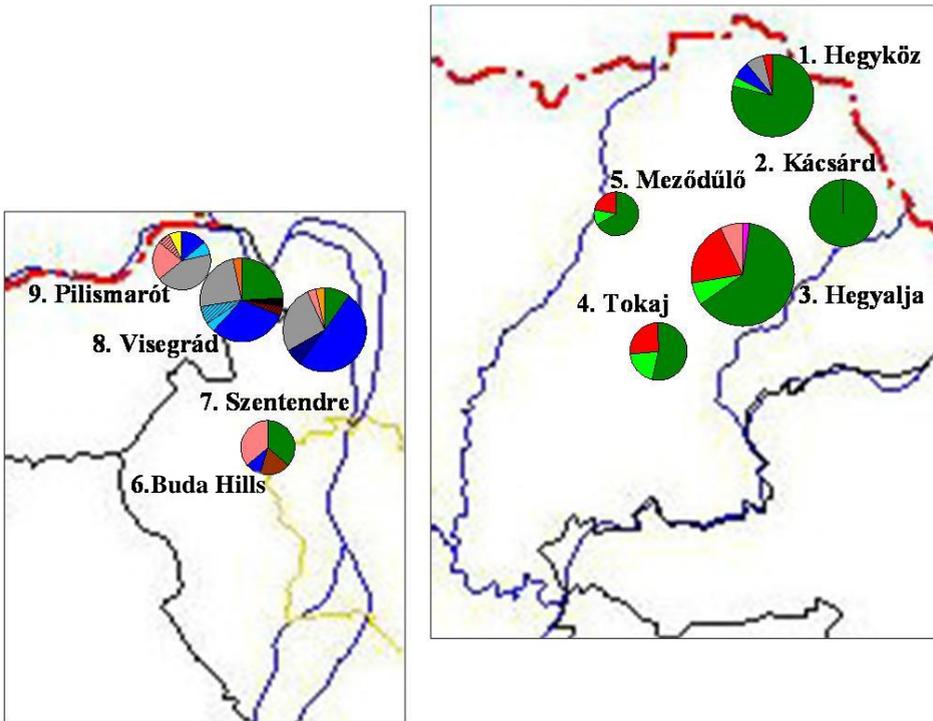


Abb. 2-20. Räumliche Verteilung der cpDNA-Haplotypen in vier Populationen vom Donauknie und fünf Population des Zempléner Gebirges (aus Nyári 2010b). Die Größe der Kreisdiagramme ist proportional zu den Stichprobenumfängen gewählt.

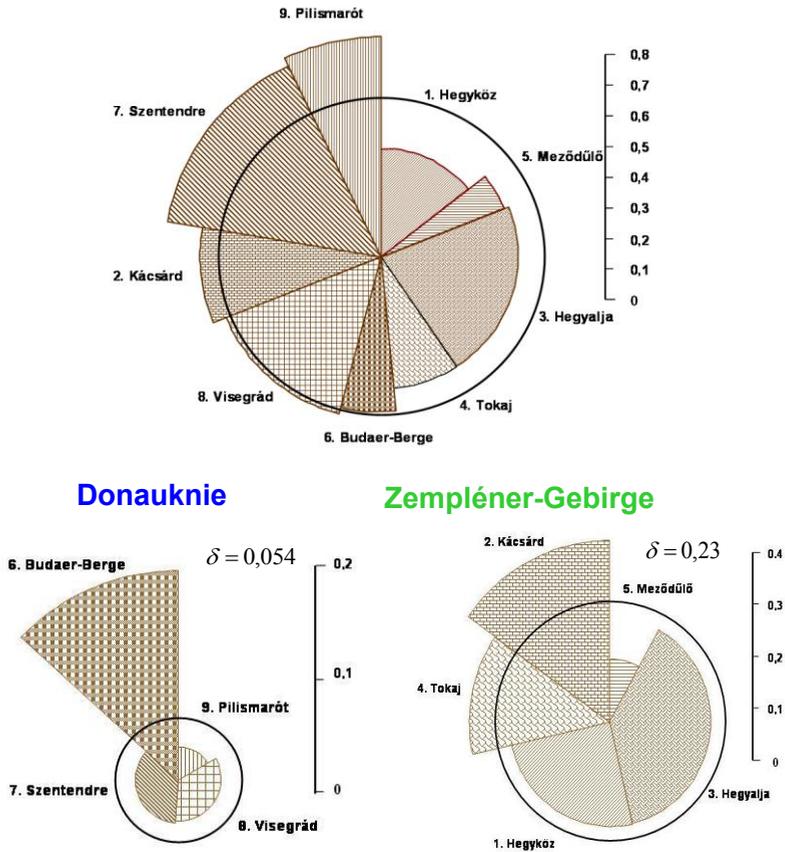


Abb. 2-21. Genetische Differenzierung der insgesamt neun Populationen (oben) sowie der in den beiden Teilregionen (unten) auf der Grundlage von cpDNA-Haplotypen (aus Nyári 2010b). Zur Art der Darstellung vgl. man die Abb. 2-15.

Dieser Polymorphismus der cpDNA ist mit Sicherheit selektionsneutral. Angesichts der maternalen Vererbung dieses Kompartiments der genetischen Information dürfte die räumliche Verteilung der Varianten in erster Linie Migrationsereignisse, und zwar besonders die im Zuge des Kunstanbaus seit der Römerzeit, reflektieren. Die inventierten Genmarker sind nichtsdestoweniger nützliche Weiser für die Verteilung der gesamten Variation auf einzelne Populationen. ♦

Auf der Grundlage einer Gruppierungsanalyse lassen sich die Grade der Differenzierung einzelner Kollektive untereinander mithilfe von Dendrogrammen darstellen. Beispiel 2-5 zeigt klar die größere Ähnlichkeit natürlicher Populationen gleicher Rassen der Douglasie an bestimmten Markergenloci.

Beispiel 2-5: Populationen und Rassen der Douglasie. Europäische Provenienzversuche mit Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) ergab übereinstimmend die besondere Anbaueignung der Küsten- gegenüber der Inlandsrasse ((Kleinschmit et al. 1979, s. a. Konnert und Hosius 2010)). Indessen hat man den Ursprung des Saatgutes, mit dem hierzulande Bestände begründet wurden, früher nur in Ausnahmefällen dokumentiert. Erst die genetische Identifikation von Beständen hinsichtlich ihrer Rassenzugehörigkeit (vgl. die Abb. 2-22) erlaubte, diesbezügliche Anbauerfahrungen für die Gewinnung bzw. den Import von Saatgut zu nutzen.

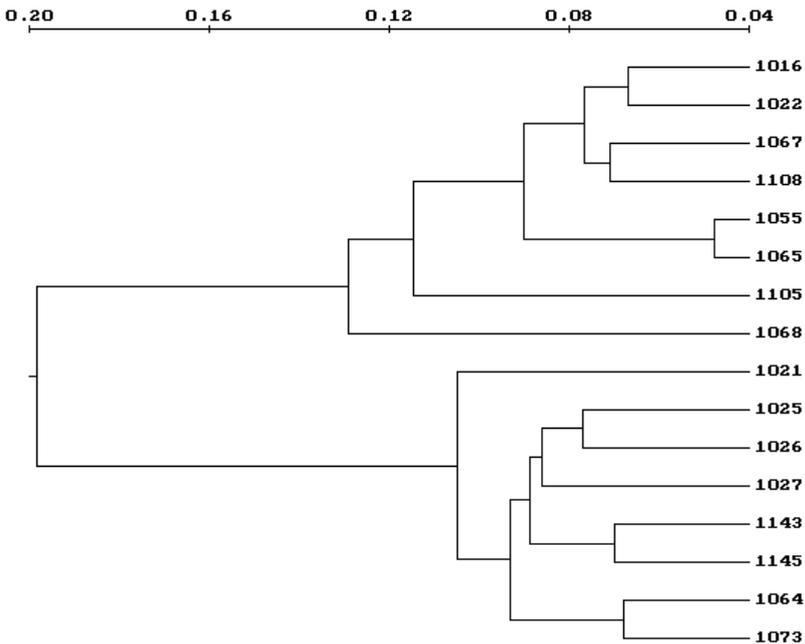


Abb. 2-22. Dendrogramm (UPGMA) der über 15 Enzymgenloci gemittelten allelischen Abstände von je 8 Provenienzen der Küsten- und der Inlandsrasse der Douglasie. Man erkennt deutlich die größere Ähnlichkeit von Provenienzen gleicher Rasse. Die Proben wurden einem Feldversuch im Hessischen Forstamt Gabrenberg entnommen (aus Leinemann 1998).

Aufgrund des Häufigkeitsunterschieds von Varianten (RAPDs) der mtDNA zwischen den beiden Rassen hatten Aagaard *et al.* (1995) von einer Möglichkeit der Identifikation der Rassen berichtet; sie fanden diese Methode effizienter als die aufgrund von Alloenzymen. Wie Leinemann (1998) zeigte, erlaubt die Inventur bestimmter Enzymgenloci, vor allem des Genlocus 6-PGDH-A, indessen die Erkennung der Rassenzugehörigkeit nicht nur amerikanischer Naturbestände, sondern auch allochthoner Bestände in Deutschland. Hipler *et al.* (2011) haben

gezeigt, wie die Zuordnung mit einfachen Mitteln gelingt. Darüber hinaus erlaubt die Methode von Leinemann (1998) in Anwendung auf genetische Varianten im Zellkern die Unterscheidung zwischen (a) Saatgut von Beständen, deren Ursprung in der Kontaktzone zwischen Küsten- und Inlandsrasse liegt und die infolge von Hybridisierung ein Rassengemisch darstellen könnten, und (b) Saatgut, das aus Vermehrungsgut beider Rassen bzw. den damit begründeten allochthonen Beständen gemischt wurde. Auch die Quantifizierung der Mischungsanteile gelingt sowohl in amerikanischen als auch deutschen Populationen.

Klumpp (1999) untersuchte Saatgut von Populationen aus verschiedenen Teilen des natürlichen Verbreitungsgebiets anhand morphologischer Merkmale und Enzymgenloci. Letztere Beobachtungen wurden ergänzt durch Daten aus umfangreichen amerikanischen Studien. Die Ergebnisse erlauben nicht nur die Einschätzung der genetischen Differenzierung von Küsten- und Inlandsrasse, sondern auch die weiterer Teilregionen, sowie die Zuordnung von Saatgut und badischen Altbeständen.

Angesichts des auf nur noch 5 % geschätzten Flächenanteils von Naturbeständen dieser Baumart sind die Möglichkeiten von Saatgutimporten aus autochthonennordamerikanischen Vorkommen beschränkt. Es stellte sich heraus, dass im Westen Deutschlands die an einer Komplexkrankheit leidenden Bestände nach dem Ergebnis der genetischen Identifizierung der Inlandsrasse angehören; sie sind für die Gewinnung von Saatgut ausgesprochen ungeeignet (Leinemann *et al.* 2001, Maurer *et al.* 2003). Es empfiehlt sich also die Samenernte in europäischen Beständen der sog. Küstenrasse, die in großem Abstand zu solchen der Inlandrasse wachsen, sowie die frühe Nutzung von Beständen der letzteren. ♦

Das durch ein Dendrogramm veranschaulichte Ergebnis einer Gruppierungsanalyse in Beispiel 2-6 vermittelt die Übersicht über Kollektive ganz anderer Art.

Beispiel 2-6. Genetische Differenzierung von Buchenpopulationen und ihrer Samen. Die sechs rheinland-pfälzischen Altbestände, deren Lage in Abb. 2-23 wiedergegeben ist, wurden durch Rasterstichproben A von je 200 Bäumen (vgl. auch Beispiel 6-3) an zehn Enzymgenloci inventiert.

Daneben wurde eine Stichprobe E1 von je 300 bis 350 Eckern aus dem von der Staatsklenge gelieferten Saatgut untersucht. In den Beständen Schönau, Johanniskreuz und Morbach wurden außerdem je etwa 200 einzeln unter den beprobten Altbäumen aufgelesene Eckern E2 untersucht. Einzelheiten wurden durch Ziehe *et al.* (1998) mitgeteilt. Über Ergebnisse mit Relevanz für Verfahren der Saatguternte wird in Kapitel 11.3.1 berichtet.

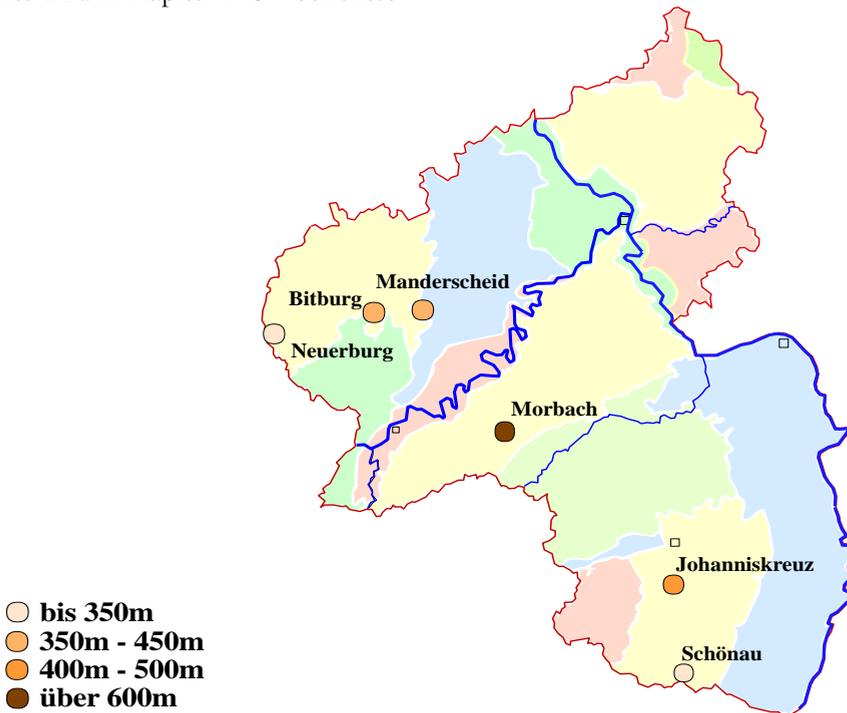


Abb. 2-23. Lage von sechs Untersuchungsbeständen der Buche in drei rheinland-pfälzischen Wuchsgebieten.⁸

⁸ Der Begriff des Wuchsgebiets wird in Kapitel 14.3.1 erläutert.

Der Graph der Differenzierung in Abb. 2-24 (oben) zeigt, dass die Altbestände durchaus nicht am repräsentativsten für das gesamte Material sind, und dass (s. unten) die beiden im gleichen Bestand mit verschiedenen Methoden geernteten Bucheckern untereinander wenig ähnlich sind, wenn sie auch einen ähnlichen Grad von Differenzierung aufweisen.

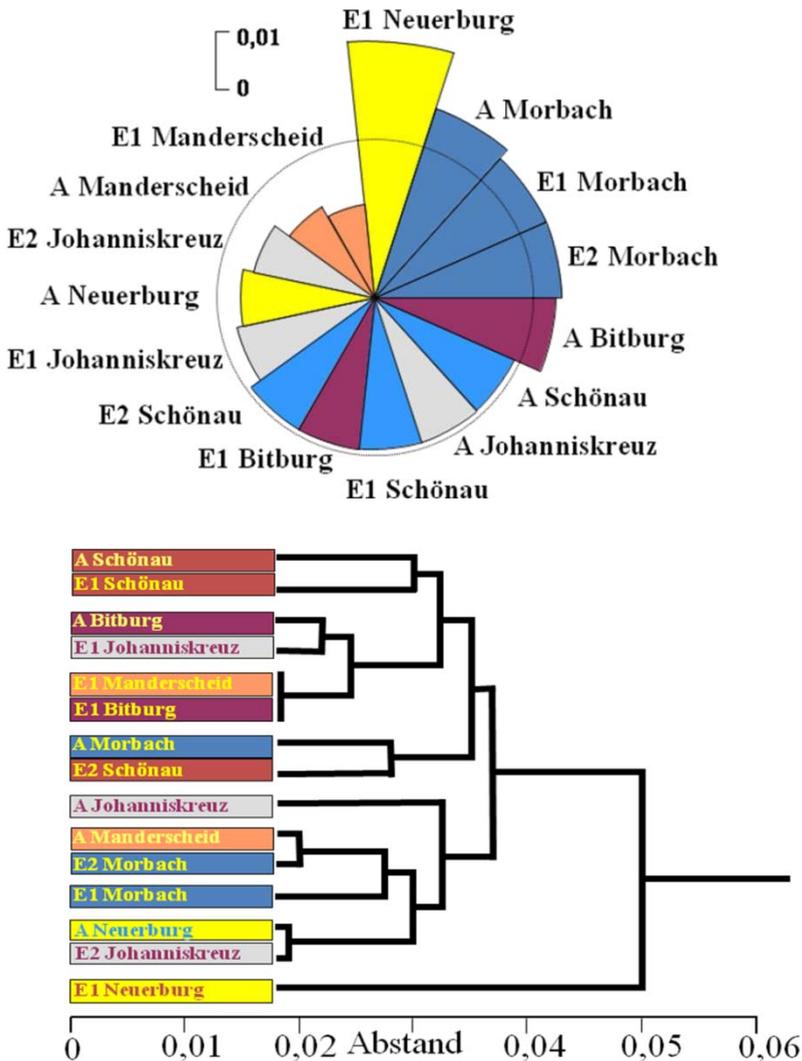


Abb. 2-24. Differenzierung (oben) und Gruppierung (unten) des Genvorrats rheinland-pfälzischer Buchenaltbestände und ihrer Eckern. Die geographische Lage und die Höhenlage der Bestände sind in Abb. 2-22 niedergegeben (aus Hattmer et al. 2000).

Nach dem Dendrogramm in Abb. 2-24 unten ist die Zugehörigkeit von Altbeständen zum gleichen Wuchsgebiet nicht mit größerer genetischer Ähnlichkeit verbunden. Des Weiteren sind die genetischen Abstände zwischen den Eckernstichproben E1 und E2 aus dem gleichen Bestand durchaus nicht gering. Schließlich sind in mehreren Fällen Eckernstichproben nicht nur von ihrem Erntebestand differenziert; sie sind ihm genetisch sogar weniger ähnlich als anderen (man vgl. den Bestand Johanniskreuz). Zu Empfehlungen für das Verfahren der Saatgutgewinnung vgl. Beispiel 11-5. ♦

Zu gleichlautenden Ergebnissen kam Gehle (1999) bei der Stieleiche (vgl. Hattemer *et al.* 2000). Wesentlich andere Resultate über die genetische Differenzierung von Altbeständen und ihren Samen ergab eine Untersuchung von Steiner *et al.* (2010) an vier Mikrosatelliten der Vogelkirsche (*Prunus avium* L.). Bei dieser Baumart waren nicht nur sechs über Deutschland verteilte Altbestände wesentlich stärker differenziert als solche rheinland-pfälzischer Buche, sondern deren Samen gehörten nach dem Ergebnis einer Gruppierungsanalyse trotz deutlicher Differenzierung von den Altbeständen stets zur gleichen Gruppe wie diese. Je nach Altbestand waren die Samen von 14 bis 29 Bäumen geerntet worden. Wie Degen *et al.* (2008) berichteten, traten in einer Gruppierungsanalyse nicht nur die Samen, sondern auch die Naturverjüngung von Vogelkirsche stets in derselben Gruppe auf wie der Altbestand.

Wiederum bei der Buche stellten Janßen *et al.* (2008) durch eine Gruppierungsanalyse der Genotypen von fünf Beständen und ihren Samen stets die engste Gruppierung von Altbestand und dessen Samen fest. Die Inventur erfolgte an vier Kernmikrosatelliten mit ihrer gegenüber Enzymgenloci größeren Variation. Ist die Gruppierung so eindeutig wie in diesem Falle, ist für die gegebene Stichprobe von Populationen trotz genetischer Differenzierung von Eltern und Nachkommen an eine Abstammungsrekonstruktion der Samen zu denken. Je deutlicher die Populationen differenziert sind, desto klarer gelingt die Zuordnung.

Die Häufigkeiten einer allelischen Variante in verschiedenen autochthonen Populationen einer Art bilden in der Regel ein bestimmtes geographisches Variationsmuster, das gleichzeitig meist ein ökologisches darstellen dürfte. Ist für dessen Entstehung ganz überwiegend Selektion durch die Umwelt an den Ursprungsorten der Populationen verantwortlich zu machen, hat man ein ökologisch-genetisches Variationsmuster vor sich; es ist bedingt durch das Variationsmuster der Umwelt und wird geschätzt mit den Ergebnissen der genetischen Inventur der Populationen und den Messungen der örtlichen Umweltfaktoren.

Besteht ein Gradient der Allelhäufigkeiten, so liegt ein Kline vor. Diesen Begriff prägte Huxley (1938) für einen Gradienten eines (genetisch kontrollierten) phänotypischen Merkmals. Er ist aber auch auf genetische Varianten anwendbar und wird durch die Regression von Allelhäufigkeiten auf die Ausprägung eines Umweltfaktors beschrieben. Die Neigung dieser Regression ist ein Maß für die ökolo-

gisch-genetische Differenzierung (Endler 1977) sowie für das Verhältnis zwischen der Intensität des Selektionsdrucks und der des Genflusses (vgl. Kapitel 6.5). Lässt sich das Variationsmuster nicht auf diese Weise ordnen, spricht man von einem ökotypischen Variationsmuster. Turesson (1922a, b) verwendete diesen Ausdruck ursprünglich für morphologisch distinkte Ökotypen, doch hat das Begriffspaar Klin – Ökotyp in einem allgemeineren Sinne Eingang in die Literatur gefunden.

Bergmann (1978) fand bei der Fichte Gradienten der Allelhäufigkeiten an einem Enzymgenlocus, die mit Gradienten des Temperaturklimas in Zusammenhang standen; sie wiederholten sich über Breitengrade und Höhenlagen hinweg. Über einen anderen mit Temperaturen an den Ursprungsorten bestehenden Klin an einem Enzymgenlocus wird in Beispiel 2-7 berichtet.

Beispiel 2-7. Klinale Variation an einem Enzymgenlocus der Weißtanne. In Samen aus 45 Populationen der Weißtanne (*Abies alba*) fanden Bergmann und Gregorius (1993) einen Klin am Genlocus IDH-B. Die Abb. 2-25 zeigt den Zusammenhang zwischen Breitengrad bzw. Jahreshöchsttemperatur des Ursprungsortes und der dortigen Häufigkeit des Allels B₁. Dessen größere Häufigkeit in südlicheren Teilen des natürlichen Verbreitungsgebiets ist kausal durch die *in vitro* gemessene höhere Thermostabilität seines Alloenzymen erklärt. Der Bereich der Ursprungsorte erstreckte sich von 38° bis 50° n. Br. mit mittleren maximalen Temperaturen zwischen 22° und 32°C. Die Stichprobennahme erfolgte entlang eines westlichen und eines östlichen Transekts. Die beiden Transekte entsprechen der nacheiszeitlichen Rückwanderung westlich und östlich der Alpen (vgl. Konert und Schirmer 2011). Die beiden Allele B₁ und B₂ kommen in allen Populationen mit (an etwa 100 Samen geschätzten) Häufigkeiten zwischen etwa 0,1 und 0,9 vor. Es war zu vermuten, dass die Häufigkeitsunterschiede ursächlich auf einem Temperaturgradienten der Ursprungsorte beruhen.

Zur Untersuchung der Thermostabilität des Alloenzymen B₁ wurde der Rohextrakt der Makrogametophyten homozygoter Bäume (diese produzieren nur Makrogametophyten mit dem gleichen Allel) bei 50, 60 bzw. 70°C während 5, 10, 20 bzw. 40' inkubiert. Die Thermostabilität der Alloenzyme wurde quantifiziert durch die Zeitdauer, welche sie ohne Einbuße ihrer Aktivität tolerieren. Tatsächlich besitzt das Produkt des im Süden vorherrschenden Allels B₁ unter höheren Temperaturen größere Stabilität.

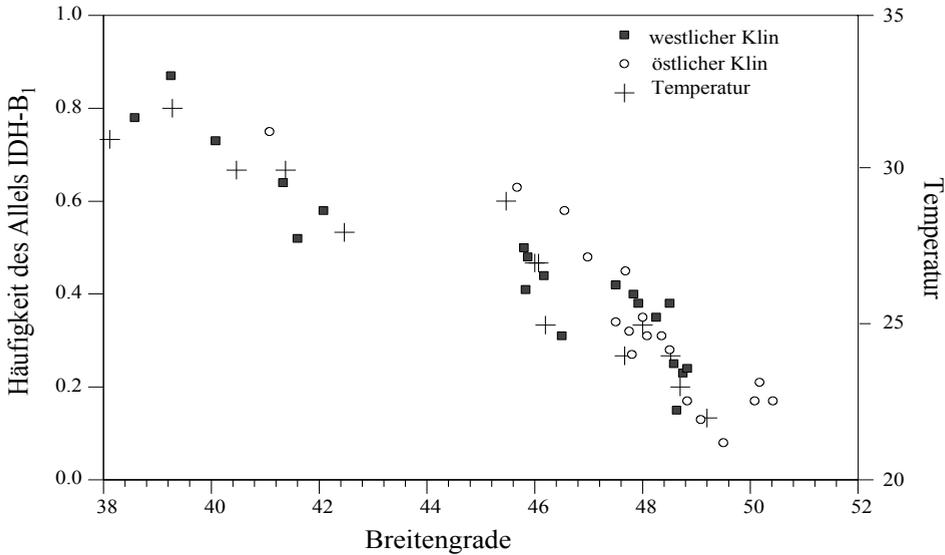


Abb. 2-25. Variation der Häufigkeit des Allels IDH-B₁ zwischen autochthonen Tannenpopulationen entlang eines westlichen und eines östlichen Transekts im Zusammenhang mit dem Breitengrad der Ursprungsorte und deren mittlerer Jahreshöchsttemperatur (nach Bergmann und Gregorius 1993).

Wahrscheinlich wird der Polymorphismus durch einen Fitnessvorteil der Heterozygoten während der frühen Jugendphase (bei unterschiedlicher Fitness der Homozygoten) aufrechterhalten, wobei an nördlicheren Ursprungsorten B₂ und an südlicheren B₁ überwiegt. Ein typischer Unterschied in der allelischen Struktur wurde auch zwischen dem Nord- und dem Südhang eines autochthonen Weißtannenbestandes in Süddeutschland gefunden. ♦

In den letzten Jahren ist es gelungen, anhand extranuklearer genetischer Varianten europäischer Baumarten deren nacheiszeitliche Rückwanderwege (vgl. Kapitel 6.4) zu rekonstruieren (Petit *et al.* 2002, 2003).

2.5 Variation phänotypischer Merkmale in Populationen

Die Ausprägung phänotypischer Merkmale ist das Ergebnis des Zusammenspiels von Genotyp und Umwelt, wobei die Beteiligung dieser beiden Faktoren in weiten Grenzen variieren kann. Ein kausalanalytisches Konzept haben Gregorius und Namkoong (1986) entwickelt; einige Anwendungsbeispiele präsentierten Hattemer *et al.* (1993, *loc. cit.* Kapitel 16.2).

Je nach der räumlichen genetischen Struktur und dem Muster der Umweltbedingungen ist zu erwarten, dass auch das Auftreten der Phänotypen in einer Popu-

lation ein räumliches Muster aufweist. Man könnte dann von einer räumlichen phänotypischen Struktur sprechen.

Neben der direkten Beobachtung zugänglicher Teile des Genoms im Rahmen der Inventur genetischer Marker kommt der Erhebung genetisch kontrollierter, namentlich anpassungsrelevanter, phänotypischer Merkmale von Populationen und deren Variation Bedeutung zu. Relevanz eines Merkmals für Anpassung an einen Umweltfaktor liegt dann vor, wenn die Ausprägungen des Merkmals die Fitness seiner Trägerindividuen beeinflussen.

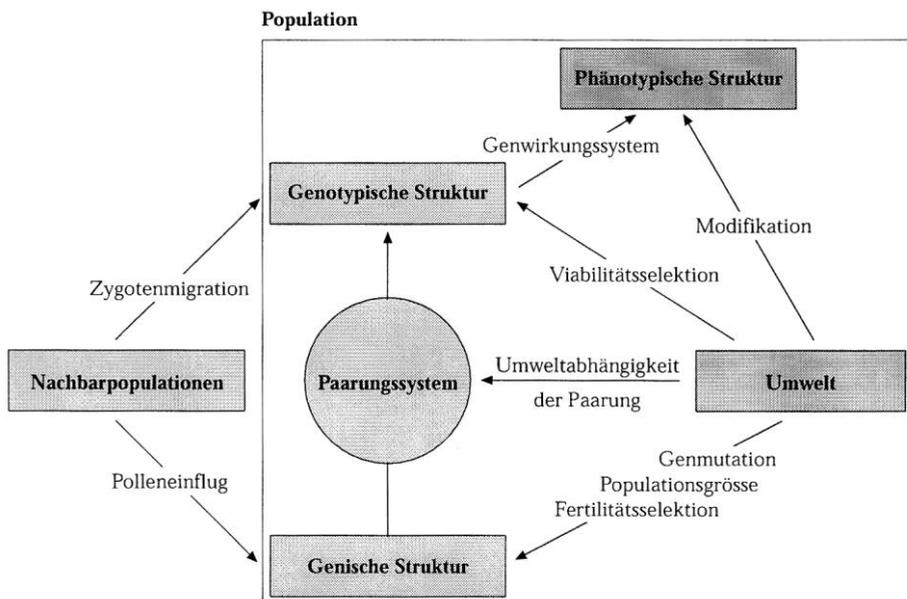


Abb. 2-26 Faktoren, welche bei gegebener genetischer Struktur der Population und ihrer Umwelt die genotypische Struktur ursächlich beeinflussen. Diese prägt zusammen mit der modifizierenden Wirkung der Umwelt die phänotypische Struktur (aus Hattemer et al. 2000).

In Abb. 2-26 sind die Faktoren dargestellt, welche am Zustandekommen der Verteilung der Phänotypen in einer Population, ihrer phänotypischen Struktur, beteiligt sind.

Methodische Voraussetzung für die Beurteilung der genetischen Kontrolliertheit von Merkmalen auch in Pflanzenpopulationen sind Experimente, welche den heute allgemein akzeptierten Grundsätzen der Versuchsplanung genügen (Hattemer und Ziehe 1998). Deren wichtigstes Element ist im Verbund mit Vorkehrungen zur Geringhaltung des Versuchsfehlers die Zufallsmäßigkeit der Anlage in Wiederholungen. Bei gleicher Vorbehandlung der Versuchsglieder (Familien, Klonen etc.) ist deren phänotypische Differenzierung in ordnungsgemäß geplanten Versuchen nur durch deren genetische Differenzierung zu erklären. Ergebnisse

solcher Untersuchungen sagen zwar noch nichts über die Art der genetischen Kontrolle aus, doch ist bereits das Wissen um genetische Kontrolliertheit eines Merkmals von grundsätzlicher Wichtigkeit. Versuche mit Familien werden im Rahmen der Züchtung routinemäßig nicht nur zur Beurteilung der genetischen Kontrolliertheit von Merkmalen, sondern auch zur Einschätzung des Grades ihrer genetischen Kontrolliertheit eingesetzt (s. Kapitel 10.3.3).

Die Schätzung dieses Parameters, der sog. Heritabilität h^2 , erfolgt anhand der aus bestimmten Versuchsergebnissen durch eine Varianzanalyse abgeleiteten Varianzkomponenten, nämlich $h^2 = V_g / (V_g + V_e)$. Die genetische Varianz V_g eines Merkmals gibt an, ob und in welchem Grade seine Variation durch den Effekt des Genotyps – wenn auch nicht kausal – erklärbar ist. V_e misst die nicht durch genetische Effekte, sondern nur durch die Umweltbedingungen erklärbare Variation. Nach dem sehr vereinfachten Modell addieren beide zur phänotypischen Varianz V_p . Erfahrungsgemäß fallen Schätzungen von h^2 je nach dem verwendeten Versuchsmaterial und den aktuellen Versuchsbedingungen recht unterschiedlich aus. Etwa ist bei gegebener genetischer Varianz die Heritabilität hoch, wenn die durch homogene Versuchsbedingungen erklärbare Varianz V_e gering ist. Demgemäß ist die Heritabilität gering, wenn die Versuchsbedingungen heterogener sind und V_e groß ist. Damit sind Schätzungen des Parameters h^2 von Versuchsmaterial und Versuchsbedingungen abhängig und es ist schwer, die Heritabilität eines Merkmals für eine Baumart als solche anzugeben. Für phänologische Merkmale (sie sind bei Holzgewächsen anpassungsrelevant) wird die Heritabilität jedoch übereinstimmend als hoch angegeben.

Die versuchsmäßige Messung der phänotypischen Differenzierung von Versuchsgliedern bzw. der Ähnlichkeit von Eltern und ihren Nachkommen – einer weiteren Quelle von Information über genetische Kontrolliertheit – verursacht nicht unerheblichen Kosten- und Zeitaufwand (vgl. Beispiel 6-1). Namentlich Feldversuche mit Waldbäumen können je nach dem interessierenden Merkmal großen Aufwand erfordern – es sei denn, die Ausprägungen des Merkmals ließen sich an bereits bestehenden, sachgemäß geplanten, Feldversuchen beobachten.

Zur Untersuchung der genetischen Kontrolliertheit eines phänotypischen Merkmals eignen sich zwei weitere Verfahren, welche die Anlage von Versuchen nicht erfordern und auf Bäume jeder Altersstufe anwendbar sind. Für Paarvergleiche nach Gregorius (1989) wird zu einem Baum mit der Merkmalsausprägung X dessen nächster Nachbar mit Phänotyp Y gesucht. Nachdem Genotypen vieler solcher Baumpaare an einem oder mehreren Markergenloci inventiert wurden, prüft man, ob die Phänotypen X und Y häufiger mit gleichen Genotypen bzw. Allelen assoziiert sind. Es leuchtet ein, dass ein Unterschied der Allelhäufigkeiten der Träger der beiden Phänotypen nur entsteht, wenn bei den einzelnen Baumpaaren ein bestimmtes Allel häufiger mit dem einen der beiden Phänotypen assoziiert ist als mit dem anderen. Trifft dies zu, bedeutet die Verwerfung der Nullhypothese nicht etwa, dass die untersuchten Markergenloci an der Kontrolle des

phänotypischen Merkmals beteiligt sind; sie bedeutet jedoch, dass die Ausprägung des Merkmals irgendwie mit dem Genotyp in Zusammenhang steht. Erst konsistente Unterschiede in verschiedenen Populationen, d. h. bei variiertem genetischem Hintergrund, lassen den Schluss auf die Beteiligung der verwendeten Markergenenloci an der Kontrolle des phänotypischen Merkmals zu. Entscheidend für die Beurteilung der genetischen Kontrolliertheit eines Merkmals bzw. der Beteiligung der untersuchten Marker sind also die Konsistenz der genetischen Unterschiede in mehreren Baumpaaren und die in mehreren Populationen. Anstatt des Allelvorrats lässt sich wie in Beispiel 2-8 auch eine andere genetische Eigenschaft wie der Heterozygotiegrad (vgl. Kapitel 2.7) verwenden.

Ein Beispiel von der Buche soll demonstrieren, wie sich mithilfe von Paarvergleichen aus der genetischen Ausstattung von Bäumen auf deren Toleranz gegenüber Umweltbelastungen schließen lässt.

Beispiel 2-8. Genetische Differenzierung toleranter und sensibler Bäume in immissionsgeschädigten Buchenpopulationen.

Müller-Starck (1993) präsentierte Daten einer Untersuchung von sechs Buchenaltbeständen, die zwischen 1983 und 1987 in zumeist höheren Lagen im Elm, Harz, Frankenwald, Fichtelgebirge, Bayerischen Wald und Schwarzwald ausgewählt und beprobt wurden. Die Bestände wiesen auf diesen Standorten unterschiedliche Belastungscharakteristika (O_3 , SO_2 , NO_x) und standortsspezifische Stressfaktoren auf, zeigten allerdings innerhalb der Bestände starke Variation im Grad der Schädigung, auch wenn selbst starke Schädigung zumindest nicht unmittelbar zum Absterben führte.

In den Beständen wurden Paare eng benachbarter, etwa gleichaltriger Buchen ausgesucht; von den jeweils zwei etwa gleichaltrigen Bäumen war einer nicht, der andere stark geschädigt, so dass Paare phänotypisch sehr verschiedener Individuen in die Stichprobe eingingen (vgl. Abb. 2-27).

Die Klassifikation der Phänotypen erfolgte nach den von Roloff (1985) beschriebenen phänotypischen Schadbildern mit den Schadstufen 0 bzw. 3 für ‚tolerant‘ bzw. ‚sensitiv‘. Der Stichprobenumfang betrug je nach Bestand zwischen 43 und 53 Baumpaaren. Für die genetischen Untersuchungen wurde der Genotyp an 15 Enzymgenloci bestimmt.

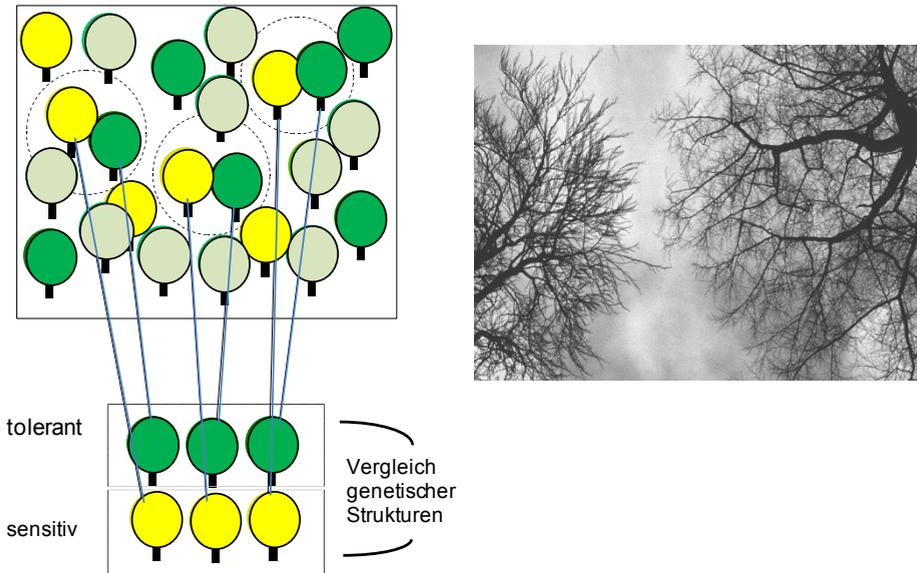
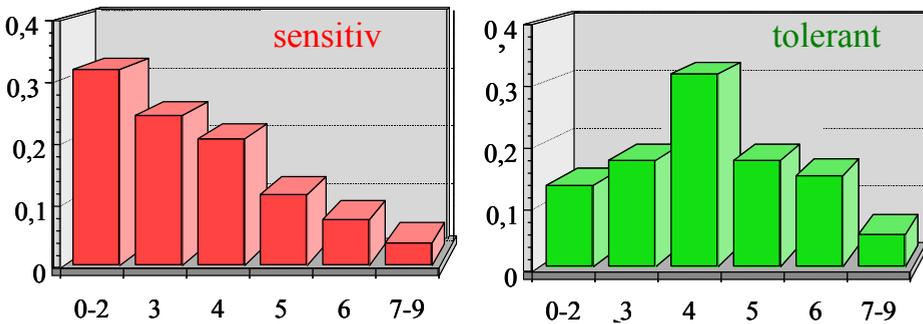


Abb. 2-27. Paarvergleiche. Links: Schema der Stichprobennahme. Rechts: Verdeutlichung der phänotypischen Unterschiede der (nach Roloff 1985) als sensitiv (links) und tolerant (rechts) klassifizierten Buchen.



Heterozygotiegrad (15 Enzymgenloci)

Abb. 2-28. Verteilung des Heterozygotiegrades (hier der Anzahl heterozygoter Genloci) unter den sensitiven und toleranten Buchen.

An diesen Genloci zeigten sich zwischen den toleranten und sensitiven Buchen deutliche Unterschiede in den Häufigkeiten heterozygoter Genotypen. Im Grad der Heterozygotie über die Genloci hinweg ergab sich für die toleranten Buchen im Vergleich mit den sensitiven eine deutliche Verschiebung der Verteilung zu-

gunsten höherer Werte (Abb. 2-28). Hieran waren die Enzymgenloci unterschiedlich stark beteiligt, wie Abb. 2-29 zeigt; dort ist für die einzelnen Genloci die Differenz in der relativen Häufigkeit der Heterozygoten zwischen toleranten und sensitiven Buchen ausgewiesen. Die größten Unterschiede bestehen am Genlocus PGM-A mit weitaus stärkerer Präsenz der Heterozygoten unter den toleranten Buchen, was sowohl für alle einzelnen Bestände als auch deren Gesamtheit gilt und wenig Abhängigkeit von ortsspezifischen Belastungscharakteristika zeigt.

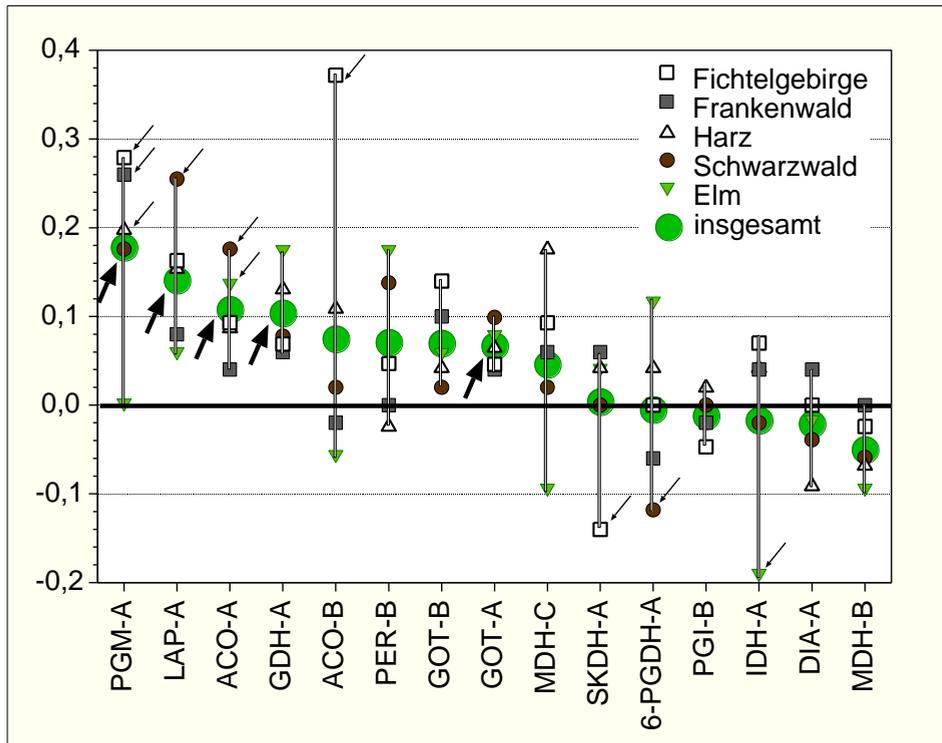


Abb. 2-29. Differenzen in der relativen Häufigkeit heterozygoter Genotypen zwischen toleranten und sensitiven Buchen in den Stichproben der einzelnen Bestände und im gesamten Kollektiv. Positive Werte zeigen für den jeweiligen Genlocus eine größere Häufigkeit Heterozygoter unter den toleranten als unter den sensitiven Buchen an (nach Ziehe et al. 1999). Das Enzym GOT wurde inzwischen in AAT umbenannt. Die Pfeile markieren signifikante Unterschiede für einzelne Bestände (dünn gezeichnet) bzw. die Gesamtheit (dick gezeichnet) aller toleranten und sensitiven Buchen.

Die Abb. 2-29 zeigt, dass an mehreren Genloci die Heterozygotie für die tolerante bzw. sensitive Reaktion auf Umweltbelastungen eine signifikante Rolle spielt sowie der genetischen Anpassungsfähigkeit der individuellen Bäume und damit der der Populationen förderlich ist (vgl. Kapitel 2.7). ♦

Die in Beispiel 2-8 referierten Ergebnisse von Müller-Starck (1993) beweisen die Relevanz von Genorten, hier von Enzymgenorten, für die Vitalität von Altbuchen unter den jeweils gegebenen Umweltverhältnissen (Müller-Starck *et al.* 2005). Es gibt weitere Beispiele für die Bedeutung, welche Enzymgenorten für die Toleranz gegenüber saurem Regen zukam (Geburek 2000a). Dieser Autor berichtet auch von Viabilitätsauslese durch Emissionen. Da Viabilität und Fertilität trotz ihrer teilweisen genetischen Kontrolliertheit phänotypische Merkmale darstellen, beziehen sich diese Eigenschaften immer auf die Umwelt, in welcher sie erhoben wurden. Informationen über anpassungsrelevante Teile des Genoms lassen sich mit Methoden gewinnen, welche in Kapitel 2.8 skizziert werden.

Ein ähnliches Verfahren liefert sogar Hinweise auf die Straffheit der genetischen Kontrolle (Ritland 1996). Die Regression der an Baumpaaren im Gelände beobachteten phänotypischen Ähnlichkeit auf ihre Ähnlichkeit bezüglich des Genotyps an Markergenloci erlaubt den Schluss auf die Heritabilität i.e.S.; die genetische Ähnlichkeit wird gemessen durch den Anteil der bei den beiden Bäumen eines Paares vorkommenden allelischen Varianten (genetischer Abstand).

2.6 Differenzierung⁹ von Populationen in phänotypischen Merkmalen

In sehr vielen phänotypischen Vergleichen erwiesen sich die Versuchsglieder, vor allem Stichproben aus verschiedenen Populationen, stärker differenziert als an einzelnen Markergenloci. Dies ist dadurch bedingt, dass sich am Befund phänotypischer Merkmale jeweils die Wirkung mehrerer Genloci manifestiert (Lewontin 1984). Der an neutralen Markergenloci gemessene Grad der Differenzierung reflektiert auch nur den Effekt des Zusammenspiels von Mutation und Drift, während ein Effekt von Anpassung nicht erfaßt wird. Demgemäß sind anpassungsbedingte Kline polygen bedingter Merkmale im allgemeinen stärker ausgeprägt als die der Allele einzelner anpassungsrelevanter Genloci (Barton 1999); man vergleiche diese Feststellung jedoch mit einer ganz offensichtlichen Ausnahme in Beispiel 2-7.

Kleinschmit *et al.* (1996) haben eine ganze Reihe von Ergebnissen über die Differenzierung von Baumpopulationen in phänotypischen Merkmalen berichtet. Die Autoren teilten diese Gruppe ein in morphologische Merkmale (Kronenform, Kronen- und Schaftdimensionen), physiologische Merkmale (Nährstoffaufnahme, Wasserverbrauch, Trockenheitstoleranz, Nettoassimilationsrate etc.), andere physiologische Merkmale, welche das phänologische Verhalten betreffen (Austriebstermin, Johannistriebbildung, Termin des Vegetationsabschlusses, Länge des Vegetationszeitraums, Blühtermine), und schließlich Resistenzmerkmale (Pilze, Insekten). Sie weisen darauf hin, dass diese Merkmale nicht unbedingt *be-*

⁹ In diesem Kapitel wird weniger die Entstehung der Differenzierung als vielmehr der Zustand der Differenziertheit betrachtet; dieser Ausdruck wäre indessen sprachlich ungewohnt.

stimmten Anpassungsvorgängen zugeordnet werden können; ihrer Bedeutung tut dies indessen keinen Abbruch. Phänologische Merkmale stehen in mittel- und nordeuropäischen Baumpopulationen dagegen in direktem Bezug zur Klimaanpassung; sie weisen wohl aus diesem Grunde hohe Heritabilität auf.

Abschließend sollen die Beispiele 2-9 und 2-10 Eigenschaften natürlicher Populationen beleuchten, welche mit deren Trockenheitstoleranz in Beziehung stehen.

Beispiel 2-9. Trockenheitstoleranz von Provenienzen einer Tannenart.

Scholz und Stephan (1982) unterzogen junge Topfpflanzen der Großen Küstentanne (*Abies grandis*) aus Saatgut autochthoner Bestände in verschiedenen Teilen ihres natürlichen Verbreitungsgebietes im Gewächshaus einer Stressbehandlung. Unter drei Behandlungsvarianten (Kontrolle und Bewässerung in Abständen von fünf Wochen bzw. drei Monaten) zeigten die Versuchsglieder sehr unterschiedliche Reaktion. Unter der intensivsten Trockenstressbehandlung variierte die Mortalität der Populationen zwischen 0 und 100 %! Korrelationen zu geographischen Koordinaten der Ursprungsorte waren nur sehr schwach. ♦

Auch zwischen Populationen der einheimischen Weißtanne variiert die Trockenheitstoleranz in weiten Grenzen. So verglich Marcet (1971/72) Jungpflanzen aus den Voralpen mit solchen aus dem subkontinentalen, sommerwarmen und trockenen Mittelwallis; dort fällt nur etwa ein Viertel der Sommerniederschläge. Die Walliser Tannen konnten nach Dürrebelastung unter Laborbedingungen ihre Hydratur besser aufrechterhalten; es gelang ihnen, den Wasserhaushalt nicht nur einzuschränken, sondern auch zweckmäßig zu stabilisieren.

Beispiel 2-10. Trockenheitstoleranz von Populationen einer Araukarienart.

Bekessy *et al.* (2003) untersuchten Populationen der südamerikanischen *Araucaria araucana* auf Trockenheitstoleranz. Anhand der Ergebnisse eines Versuchs mit neun Populationen (s. Abb. 2-30) im Gewächshaus stellten die Autoren fest, dass die drei argentinischen Populationen 7, 8 und 9 aus dem Regenschatten der Anden mit nur etwa 200 mm Niederschlag wesentlich toleranter waren als solche vom Westabhang dieses Gebirges mit etwa 4000 mm Jahresniederschlag. Überschneidungen zwischen diesen beiden Gruppen gab es nicht.

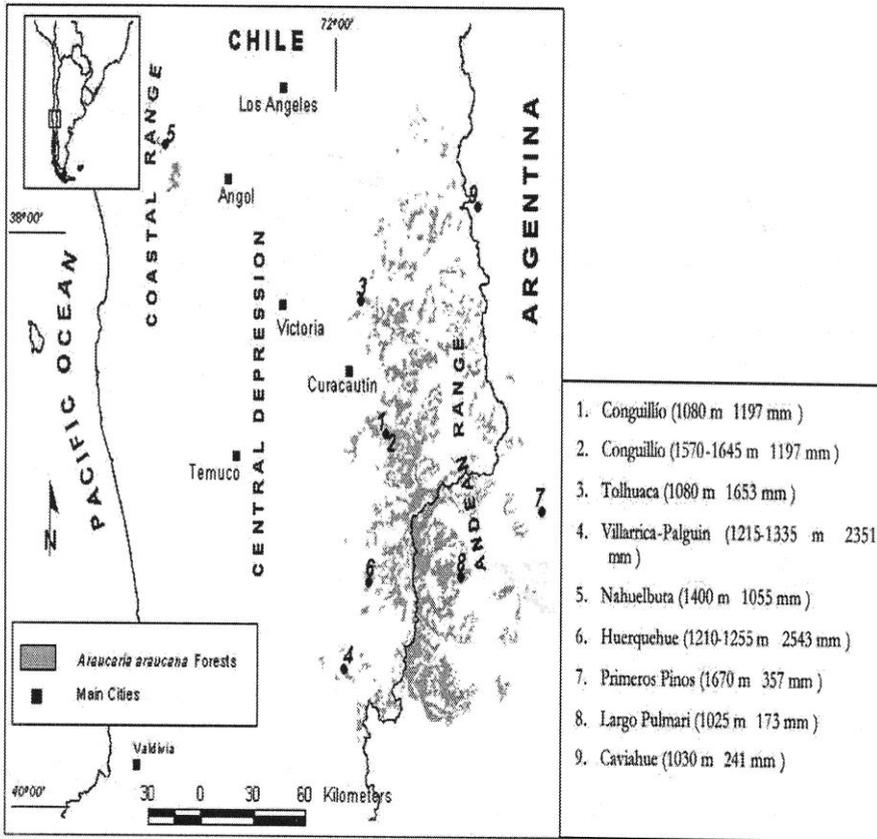


Abb. 2-30. Geographische Lage sowie Angaben über Seehöhe (in m) und mittlere Jahresniederschläge (in mm) der Ursprungsorte neun untersuchter Populationen von *Araucaria araucana* (aus Bekesy et al. 2003).

Die unter kontrollierten Bedingungen vorgenommene Messung zweier Toleranzparameter erwies sich gegenüber dem Ergebnis der Inventur neutraler Marker (RAPDs) ganz eindeutig als bessere Grundlage für die Beurteilung der Wassernutzungseffizienz bzw. Trockenheitstoleranz.

Anhand des Vergleichs neutraler genetischer Marker und anpassungsrelevanter phänotypischer Merkmale stellte sich heraus, dass bei *A. araucana* das Muster der Umweltbedingungen der Ursprungsorte zwar kein durch neutrale Marker messbares genetisches Variationsmuster entstehen ließ, dass aber ein ausgeprägtes geographisch-ökologisches Variationsmuster der Ausprägung eines anpassungsrelevanten Merkmals entstanden ist. Danach wären trockenheitstolerante Populationen dieser Baumart vorrangig in niederschlagsarmen Gebieten östlich des Andenkamms zu suchen. ♦

Mit Verschärfung des Klimawandels werden Untersuchungen der genannten Art auch in Europa aktueller werden. Auch bei einer anderen Konifere jener Region, *Austrocedrus chilensis* (Pastorino 2001) ist die nur gering östlichere Lage eines Ursprungsortes dafür verantwortlich, dass gegenüber dem Westen des Verbreitungsgebietes mit 1000 bis mehr als 2650 mm Jahresniederschlag der Regenschatten des Andenkamms wirksam wird; ganz im Osten fallen nur wenig mehr als 300 mm. So unterscheiden sich die mittleren Niederschläge an den Ursprungsorten etwa in dem Maße wie die von *Araucaria araucana* im Beispiel 2-10. Die genetische Inventur von 16 Populationen an zwölf Enzymgenloci zeigte jedoch eine nur geringe genetische Differenzierung der Populationen und keine Spur eines Effekts der Selektion durch die sehr unterschiedlichen mittleren Niederschläge (Pastorino *et al.* 2004). Hierin glichen die Befunde denen von RAPDs im Beispiel 2-10. Physiologische Tests an Pflanzenmaterial von *A. chilensis* stehen indessen aus.

Nach Variation von Merkmalen mit Relevanz für die Anpassung an das Großklima sucht man mit Vorteil an der Ebene der Population; Provenienzversuche geben über die in evolutionären Zeiträumen entstandene Anpassung Auskunft. Als erster untersuchte Langlet (1936) an schwedischer Kiefer unter Versuchsbedingungen den Trockensubstanzgehalt der Nadeln von Jungpflanzen als Weiser für deren Winterfrosthärte. Unter zahlreichen Provenienzen erwiesen sich die von weiter nördlich gelegenen Ursprungsorten als zunehmend toleranter. Aufgrund der engen Korrelation der Wintertemperaturen mit dem Breitengrad betrachtete Langlet aber nicht die Temperaturen selbst, sondern nur den einfacher festzustellenden Breitengrad gewissermaßen als Stellvertreter. Da in den Gebirgen im Nordwesten Schwedens die Wintertemperaturen zusätzlich mit der Seehöhe abnehmen, empfiehlt sich deren zusätzliche Berücksichtigung als Voraussagevariable und schätzt den Klin als multiple Regression der Merkmalsausprägung auf die geographischen Koordinaten des Ursprungsortes. Die Winterfrosthärte ist auch in weiter südlichen Teilen des Verbreitungsgebietes insofern relevant, als offenbar bei allen Pflanzen für Frosthärte die gleichen Stressgene wie für Trockenheitstoleranz verantwortlich sind.

Die Existenz klinaler Variation der mittleren Ausprägung vor allem anpassungsrelevanter phänotypischer Merkmale von Populationen erlaubt die Übertragung auf das Gros der Populationen auch dann, wenn nicht alle auch tatsächlich untersucht worden sind.

Die genetische Differenzierung von Baumpopulationen wird in der Hauptsache dem vom Klima ausgehenden Selektionsdruck zugeschrieben. Die Entstehung von Klinen durch Klimaanpassung von Baumpopulationen haben neuerdings Savolainen *et al.* (2007) und Aitken *et al.* (2008) dargestellt. Wehenkel *et al.* (2012) präsentierten ein Beispiel für den Einfluß von Bodeneigenschaften auf adaptive Differenzierung von Baumpopulationen.

2.7 Bedeutung der genetischen Variation und der Heterozygotie für Baumpopulationen

Biodiversität ist nicht nur an der Artstufe bedeutsam, sondern tritt in Form genetischer Variation auch an der Stufe der Population und des Individuums auf und ist hier gleichermaßen Grundlage für Anpassung.

Wie in anderen Teilen der Welt ist auch in Mitteleuropa die Verbreitung der meisten Waldbaumarten auf Standorte zurückgedrängt, welche für Landwirtschaft, Siedlungen oder Verkehrswege nicht nutzbar sind. Diese Standorte sind besonders heterogen. Der einzelne Baum durchläuft während seiner langen Ontogenese eine Folge zeitlich heterogener Außenbedingungen. Seine Umweltverhältnisse sind durch den wirtschaftenden Menschen auch kaum beeinflussbar. Demgegenüber sind viele annuelle Pflanzen der Umwelt nur kurz ausgesetzt, sieht man einmal vom Zeitraum des Samenlagers ab. Insbesondere befinden sich landwirtschaftliche Kulturpflanzen – das andere Extrem gegenüber Bäumen – nur während weniger Monate auf dem durch Bodenbearbeitung vorbereiteten freien Feld, sie lassen sich bei Bedarf bewässern, durch Düngung besser ernähren und durch die Kontrolle von Parasiten und Phytophagen wirksam schützen. Vor allem Letzteres verbietet sich im Wald aus ökologischen und ökonomischen Gründen weitgehend.

Die hieraus resultierende Bedeutung genetischer Variation ist heute unumstritten (Gregorius 1996a und b, Gregorius *et al.* 2007). Nach dem Ergebnis umfangreicher Inventuren weisen Baumpopulationen besonders viel genetische Variation auf (Hamrick *et al.* 1992), was – als Ursache oder Folge (Hattemer *et al.* 2000) – mit deren großer Toleranz räumlicher wie zeitlicher Umweltheterogenität korrespondiert. Bereits die Analyse einfachster Selektions- und Anpassungsvorgänge lässt erkennen, dass genetische Variation diese Vorgänge überhaupt erst zulässt, und dass Art und Wirkungsweise genetischer Varianten auf den Verlauf dieser Vorgänge starken Einfluss nehmen.

Ein alles andere als trivialer Lebensumstand von Bäumen ist die Verbindung von Langlebigkeit mit Ortsfestigkeit. Nachdem Wald immer geringere Flächen bedeckt, stehen für diese Vegetationsform vorwiegend heterogene Standorte zur Verfügung. Im Zusammenhang damit bedeutet Ortsfestigkeit, dass die Lebensbedingungen der einzelnen Baumindividuen etwas unterschiedlich sind und spezifische kleinstandörtliche Anpasstheit erfordern. Die Langlebigkeit bedingt nicht nur im thermischen Jahreszeitenklima eine Abfolge verschiedener Umweltbedingungen; in weiten Teilen der Tropen hat man zumindest den jahreszeitlichen Wechsel von Regen- und Trockenzeit, dazu den ontogenetischen Wechsel unterschiedlicher Konkurrenzsituationen. Die entscheidenden Umweltfaktoren für die Keimung der Samen, für die Etablierung der Sämlinge und für das weitere Überleben sind also vielfältig genug. Die Langlebigkeit bedingt auch eine ausgeprägte Altersstruktur von Baumpopulationen – eine demographische Besonderheit, welche Populationen annueller Pflanzen nicht aufweisen. Eine Reihe ökologischer

und genetischer, insbesondere populationsgenetischer, Besonderheiten von Baumpopulationen haben Petit und Hampe (2006) diskutiert.

Tab. 2-7. Übersicht einer Meta-Analyse von Schätzungen genetischer Variation an Enzymgenloci und ihrer Verteilung auf Pflanzenpopulationen (nach Hamrick 2004). N ist die Anzahl der Arten, P der Prozentanteil polymorpher Genloci, A die mittlere Anzahl von Allelen je Genlocus, H_e die erwartete Heterozygotie (vgl. Kapitel 2.2); zu F_{ST} vgl. Kapitel 2.4. In jeder Spalte bedeuten gleiche hochgestellte Buchstaben die fehlende Signifikanz eines Unterschieds.

Lebensform	Genetische Variation von Populationen				Differenzierung von Populationen	
	N	P	A	H_e	N	F_{ST}
annuell	226	29 ^a	1,45 ^a	0,101 ^a	186	0,355 ^a
krautig, mehrjährig	228	28 ^a	1,38 ^a	0,096 ^a	189	0,256 ^b
Holzpflanzen	213	48 ^b	1,74 ^b	0,144 ^b	209	0,089 ^c

An Enzymgenloci von Pflanzen wurden sehr unterschiedliche Werte der erwarteten Heterozygotie beobachtet: Nach Hamrick (2004) ist bei Holzgewächsen, insbesondere Bäumen, der Mittelwert ungleich höher als bei anderen Lebensformen. Bei molekulargenetischen Markern mit ihrer größeren effektiven Anzahl von Allelen liegen die Heterozygotiewerte in einer wiederum anderen Größenordnung vor als bei den Enzymgenloci, von welchen die Angaben in der Tab. 2-7 abgeleitet sind.

Für die ständige Anpassung an dieses Szenario zeitlich wechselnder Umwelt sind Besitz und Variation anpassungsrelevanter Allele nicht allein ausschlaggebend. In diploiden Organismen tritt die Art der Kombination homologer Varianten (Homozygotie oder Heterozygotie) hinzu, insbesondere die als Heterozygotiegrad bezeichnete Anzahl bzw. der Anteil der Genloci eines Individuums, die sich im heterozygoten Zustand befinden (Ziehe *et al.* 1990). Das Potential für die Entstehung heterozygoter Genotypen ist durch die genetische Variation, insbesondere die genetische Struktur und den Anteil polymorpher Genloci, vorgegeben. In Baumpopulationen liegen hinsichtlich der an Enzymgenloci beobachteten genetischen Variation etwas andere Verhältnisse vor als bei anderen Lebensformen von Pflanzen (Tab. 2-7). In der untersuchten Gruppe von Genloci ist der Anteil der polymorphen bei Holzgewächsen wesentlich höher. [Dies ist nur teilweise auf den Besitz seltener Allele zurückzuführen; zu der etwas größeren Anzahl von Allelen tritt ein deutlich höherer Wert der zu erwartenden Heterozygotie hinzu.] Die in Baumpopulationen größere Anzahl von Allelen je Genlocus wird auch als ein (wenn auch schwaches) Indiz dafür angesehen, dass örtlich verlorene Allele durch Genfluss wieder ersetzt werden. Der Anteil genetischer Differenzierung von Baumpopulationen an ihrer Gesamtvariation ist etwas geringer – eine

Auswirkung des bei ihnen wesentlich effizienteren Genflusses. Der geringere relative Anteil der Variation, welcher bei Baumpopulationen auf ihre Differenzierung entfällt, bedeutet – unter der Voraussetzung der Existenz fitness-liefernder genetischer Varianten – höhere Anpassungsfähigkeit der einzelnen Baumpopulationen.

Gelegentlich wird der Höchstanteil heterozygoter Genotypen an einem Genlocus in Abhängigkeit von dessen allelischer Struktur betrachtet. Besitzt eines der Allele eine Häufigkeit p_i von höchstens 0,5, so ist die maximale Heterozygotie eins oder $H_{max} = 1$. Überschreitet anderenfalls die Häufigkeit eines der Allele den Wert von $\frac{1}{2}$, ist also $p_i > 0,5$ für ein i , so beträgt der Höchstanteil der Heterozygoten $H_{max} = 2(1-p_i)$ (Gregorius 1978). Schließlich stellt der Quotient $H_c = H_{max}/H_a$ die bedingte (conditional) Heterozygotie dar, wenn H_a die tatsächlich beobachtete (actual) Heterozygotie bedeutet; die bedingte Heterozygotie wird meist in % angegeben.

Stimmen – wie im Modell der Panmixie unterstellt – die Allelhäufigkeiten in den effektiven Eizellen einer Population mit denen im effektiven Pollen überein, so werden in der Folgegeneration $P_{ij} = 2p_i p_j$ Heterozygote erwartet. Anderenfalls ist auch bei zufallsmäßiger Gametenfusion ein erhöhter Anteil Heterozygoter in dem Maße zu erwarten, in welchem Eizellen und Pollen unterschiedliche allelische Strukturen aufweisen (sexuelle Asymmetrie; Ziehe und Hattemer 1985). Andererseits stellt sich an einem Genlocus ein Überschuss an Homozygoten ein, wenn in einer (vermeintlichen) Population genetisch differenzierte Deme reproduktiv isoliert sind; dieser auf dem Wahlund-Effekt beruhende Überschuss ist desto größer, je stärker die Differenzierung ausgeprägt ist (Hattemer 1982).

Im Kapitel 1.2 wurde erwähnt, dass an einem Genlocus mit zwei Allelen Heterozygotenvorteil (Überdominanz der Fitness) die Erhaltung eines Polymorphismus bewirkt. Unterliegen die homozygoten Träger des einen Allels viel stärkerem Selektionsdruck als die des anderen, wird es entsprechend selten. Ist seine Häufigkeit p_i auch gering (und die des anderen nahe eins), so strebt die Population unter annähernd zufallsmäßigen Paarungssystemen doch einem Gleichgewicht zu, in dem es erhalten bleibt; der Polymorphismus ist also durch die Art des Selektionsdrucks geschützt. Ein einfaches Beispiel mag dies belegen: Sind $p_1 = 0,9$ und $p_2 = 0,1$ so ergibt sich im Zygotenstadium $P_{11} = 0,81$, $P_{22} = 0,01$ und $P_{12} = 0,18$. Ginge das seltenere Allel dennoch durch genetische Drift verloren, würde nicht nur die genotypische Vielfalt der Population auf ein Drittel reduziert; der heterozygote Genotyp mit seiner großen Bedeutung für die Anpassungsfähigkeit der Population könnte überhaupt nicht mehr entstehen.

Aufgrund der engen Verknüpfung von Variation und Heterozygotie ist es teilweise üblich, die genetische Variation durch die Heterozygotie zu messen (vgl. Kapitel 2.2). Ist genetische Variation auch die Grundlage für Heterozygotie, so ist dieses Phänomen doch von einer Reihe weiterer Faktoren wie etwa dem Paarungssystem abhängig (vgl. Beispiel 2-11).

Beispiel 2-11. Bestandesstruktur und Heterozygotiegrad in Populationen einer Kiefernart.

In elf natürlichen Populationen der anatolischen Unterart der Schwarzkiefer (*Pinus nigra* var. *pallasiana*) inventierten Kaya *et al.* (2001) insgesamt 505 Bäume anhand je acht ihrer Samen bzw. Megagametophyten an 14 polymorphen Enzymgenloci. Sieben Populationen kommen in der nordwesttürkischen Region Kazdağı in Mischbeständen (mit Kastanie, Buche und Tanne) vor, die anderen vier im südtürkischen Bolkar-Gebirge als Reinbestände. Die Genloci wiesen einheitlich nur geringe Anzahlen von Allelen auf; hohe Diversität kann bei dieser geringen allelischen Vielfalt in den Populationen kaum vorgelegen haben.

Die Vorkommen in den beiden Regionen bildeten nach dem Befund einer Gruppierungsanalyse zwei Gruppen; Populationen der gleichen Region waren einander ähnlicher als solche verschiedener Regionen (Abb. 2-31).

In zwei Dritteln aller Fälle wichen die genotypischen Strukturen von den HW-Erwartungen ab. Der mittlere Fixierungskoeffizient F_{IS} der Bäume war im Bolkar-Gebirge mit $-0,26$ negativ, betrug aber – offensichtlich aufgrund bevorzugter Verwandtenpaarung – in der Region Kazdağı $0,42$. (Dieser Koeffizient misst nicht die an anderer Stelle (in Kapitel 7.3.2) erwähnte Wahrscheinlichkeit für Abstammungsidentität, sondern den auf bevorzugter Verwandtenpaarung beruhenden Überhang von Homozygoten gegenüber der korrespondierenden HW-Struktur.)

War nach Tab. 2-8 in der Region Kazdağı ein deutlicher Homozygotenüberschuss zu verzeichnen, so war in der Region Bolkar ein ebenso deutlicher Heterozygotenüberschuss festzustellen. Der Unterschied ist dadurch zu erklären, dass in der Region Kazdağı die Verbreitung effektiven Pollens durch die Mischbaumarten etwas behindert gewesen sein muss, so dass Paarung zwischen Verwandten bevorzugt eintrat. Daher wurden in der Region Kazdağı mit $0,153$ auch geringere Heterozygotiegrade beobachtet als in der Region Bolkar. Der in Bolkar negativ geschätzte Wert lässt darauf schließen, dass mindestens dort Selektion gegen Homozygote vorlag.

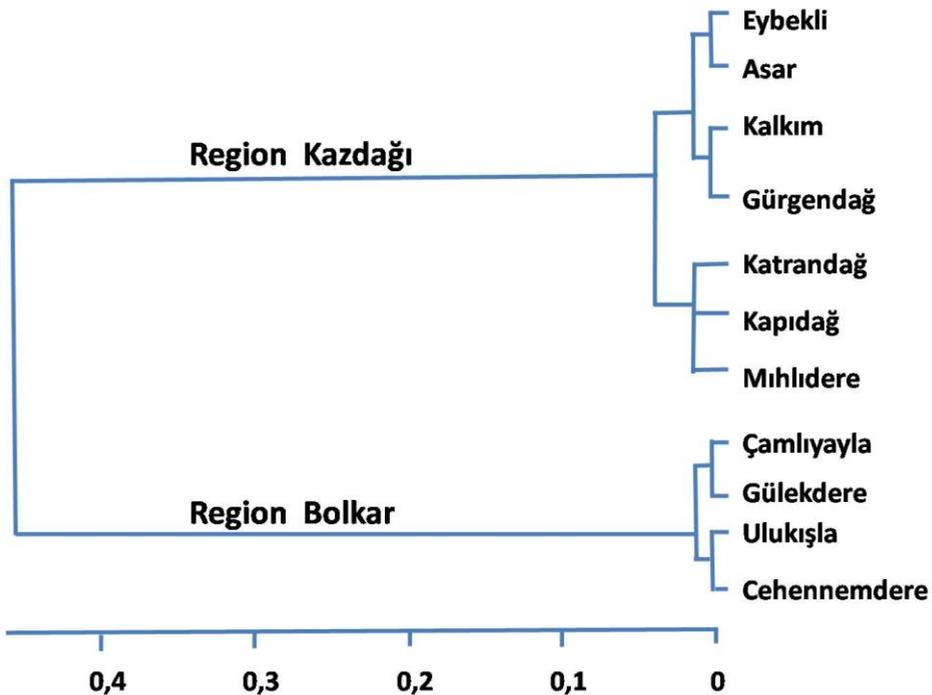


Abb. 2-31. Ergebnis der Gruppierungsanalyse elf natürlicher Populationen in zwei Regionen von *P. nigra* var. *pallasiana* an 14 Enzymgenloci. Im Dendrogramm ist die deutliche Differenzierung der Populationen je nach ihrer Region zu erkennen (nach Kaya et al. 2001).

Tab. 2-8. Parameter der genetischen Strukturen der Altbäume in zwei Regionen der anatolischen Schwarzkiefer an 14 Enzymgenloci (nach Kaya et al. 2001).

Region	F_{IS}	Beobachtete Heterozygotie	„Erwartete“ Heterozygotie
Kazdağı	0,424	0,153	0,270
Bolkar	-0,259	0,258	0,208
Mittel			0,248

Die Ergebnisse in Tab. 2-8 zeigen auch, dass die „erwartete“ Heterozygotie nicht unbedingt in allen Fällen einen für die genetische Charakterisierung geeigneten Parameter darstellt. Trotz der in der Region Kazdağı festgestellten Inzucht war die „erwartete“ Heterozygotie dort „unerwartet“ höher als in den Reinbeständen der Region Bolkar. Die vermutliche Ursache war höhere allelische Variation, die aber

im Gegensatz zur genotypischen Struktur dem Einfluss erhöhter Verwandtenpaarung gar nicht unterliegt. Angesichts der der Tab. 2-8 zu entnehmenden Abweichung von der HW-Struktur entbehrt die Verwendung des Begriffs ‚erwartet‘ etwas ihres Sinns (vgl. Kapitel 2.2). ♦

Nicht alle Individuen einer Population besitzen den gleichen Heterozygotiegrad. Im Beispiel 2-2 zeigt sich sogar, dass diese Eigenschaft unter den von einer Population erzeugten Samen stark variiert.

Da sich überzufällig häufige Verwandtenpaarung einschließlich der Selbstbefruchtung auf das gesamte Genom auswirkt, stellt sich in ihrem Gefolge an allen Genloci ein durch den einheitlichen Inzuchtkoeffizienten F zu messender Homozygotenüberhang ein. Damit vermindert Inzucht den Heterozygotiegrad also sehr wirksam. In einer panmiktischen Population sind an Genloci mit zwei gleichhäufigen Allelen die Heterozygotiegrade symmetrisch um den Wert 0,5 verteilt. Bei überzufälliger Selbstbefruchtung – und damit nicht-zufallsmäßiger Gametenfusion – ergibt sich jedoch eine zweigipflige Verteilung (Abb. 2-32). Der schwächer ausgeprägte Gipfel bei geringeren Heterozygotiegraden liegt in diesem Modellfall eines gemischten Paarungssystems infolge Selbstbefruchtung erheblich unter dem der Individuen aus Fremdbefruchtung.

Die genetische Grundlage flexibler physiologischer Reaktionsmöglichkeit ist der Heterozygotiegrad als Ausdruck der Variation in den Individuen. Belege für den Selektionsvorteil Heterozygoter unter heterogenem Umweltdruck finden sich in den Beispielen 2-7 und 2-8 (s. a. Ziehe und Hattemer 1998). Die größere Widerstandsfähigkeit Heterozygoter trat auch in Aussaatversuchen mit Buche zutage (Beispiel 2-12).

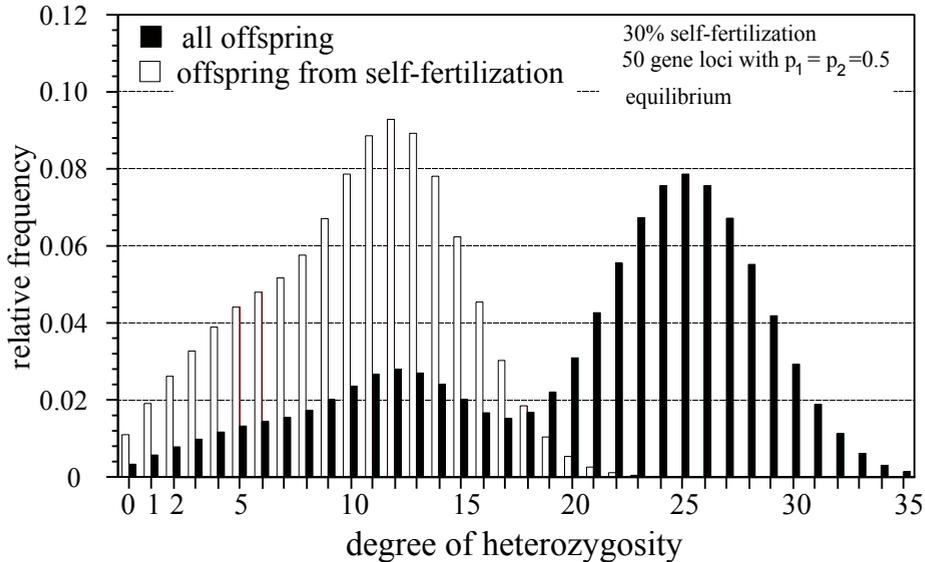


Abb. 2-32. Verteilung des Heterozygotiegrads in einer effektiv unendlichen Population im Gleichgewicht mit 70 % zufällmässiger Paarung, aber 30 % Selbstbefruchtung. Die abgebildeten Verteilungen beziehen sich auf die Anzahlen heterozygoter unter 50 nicht-gekoppelten Genloci mit zwei gleichhäufigen Allelen (nach Ziehe und Müller-Starck 1991).

Beispiel 2-12. Bedeutung des Heterozygotiegrads für Samenkeimung und Überleben von Sämlingen der Buche.

Bucheckern einzelner Populationen bzw. Saatgutgemische wurden unter verschiedenen Bedingungen nach dem in Abb. 9-2 wiedergegebenen Versuchsplan im Gewächshaus bzw. im Walde ausgesät (Müller-Starck 1993, Starke *et al.* 1996, Ziehe 2007). Die Viabilitäten verschiedener Multi-locusgenotypen (an zehn Enzymgenloci) bis zum Alter von zwei Jahren wurden durch das Verhältnis ihrer relativen Häufigkeiten am Schluss des Experiments zu denen im Ausgangszustand (Saatgut) geschätzt. Der Versuch schloss den Vorgang der Keimung ein (vgl. Kapitel 9.4).

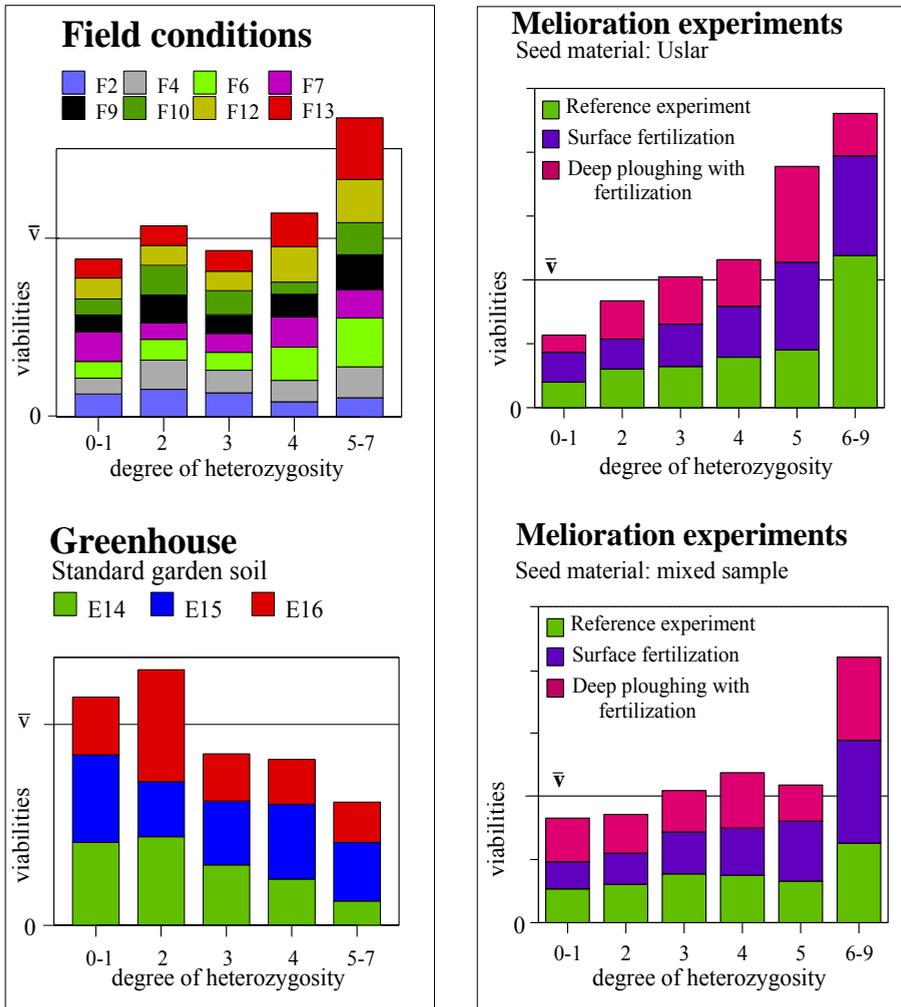


Abb. 2-33. Viabilitäten v und deren Mittelwert \bar{v} von Buchensämlingen unter verschiedenen Umweltbedingungen der Aussaat (nach Finkeldey und Ziehe 2004, Ziehe 2007). Die Buchensämlinge wurden nach ihren individuellen Heterozygotiegraden differenziert. Diese sind jeweils als Anzahl heterozygot besetzter unter den zehn inventierten Genloci angegeben.

Auf der linken Seite der Abb. 2-33 zeigt sich, dass unter acht Freilandvarianten (Darstellung oben) die Viabilität der verbliebenen Sämlinge je nach dem individuellen Heterozygotiegrad an den untersuchten Enzym-Genloci höher war. Hier waren offensichtlich die Generalisten unter den Multilocus-Genotypen gefragt, während im Gewächshaus (Darstellung unten) Spezialisten unter den Sämlingen

mit geringeren Heterozygotiegraden den Überlebensvorteil hatten. Allerdings lag die durchschnittliche Viabilität nach Aussaat im Freiland bei nur wenigen Prozenten, im Gewächshaus dagegen um 70 %, was weniger Spielraum für selektionsbedingte Veränderungen genetischer Strukturen ließ.

Auf der rechten Seite der Abb. 2-33 zeigt sich sowohl nach Aussaat von Buchkern einer einzigen Population (Uslar, oben) wie nach Aussaat eines Gemischs (unten), dass im Durchschnitt von drei Freiland-Varianten, besonders aber in der Kontrollbehandlung ohne vorherige Bodenmelioration, die am meisten heterozygoten Sämlinge die größte Viabilität besaßen. An Waldstandorten mit ihren vielfältigen Stressfaktoren hatten die Generalisten also eindeutig den Überlebensvorteil. Ferner ist der Schluß auf adaptive Relevanz der inventierten Genloci unter den gegebenen Bedingungen erlaubt. ♦

Am Beispiel der Buche zeigte sich demnach, dass im allgemeinen Heterozygotie für eine flexible Reaktion auf heterogene Umweltbedingungen wesentlich und daher für das Überleben förderlich ist. Dagegen kann unter homogenen Bedingungen Homozygotie durchaus einen Vorteil besitzen. Mit Blick auf die künstliche Verjüngung von Waldbeständen (vgl. Kapitel 11.3) ist festzuhalten, dass unter den einheitlich günstigen Anzuchtbedingungen viele homozygote Individuen die ersten Lebensjahre zunächst überstehen, nach ihrer späteren Ausbringung in die weniger günstigen und heterogenen Lebensbedingungen im Wald aber erhöhte Mortalität zeigen. Es ist anzunehmen, dass wegen ihres geringeren Heterozygotiegrades in erster Linie die aus Selbstbefruchtung hervorgegangenen Individuen – aber sicher nicht nur diese – dem nunmehr erhöhten Umweltdruck zum Opfer fallen. Je nach genetischer Ausstattung haben Sämlinge unterschiedliche Fähigkeit, zu überleben und sich weiterzuentwickeln (vgl. Kapitel 11.3.2).

An den Ergebnissen des Beispiels 2-12 ist erkennbar, dass die Heterozygotie, d. h. die genetische Variation im Individuum, größere Flexibilität bewirkt; nicht erkennbar ist jedoch, ob die Heterozygotie gerade an den inventierten Enzymgenloci die größere Flexibilität bewirkt. Vielmehr können die dort beobachteten Heterozygotiegrade Anzeiger für Heterozygotie in anderen, ebenfalls oder noch mehr anpassungsrelevanten, Teilen des Genoms sein. Andererseits ist bei gegebener genetischer Vielfalt und Diversität eine durch Selbstbefruchtung und andere Formen der Verwandtenpaarung bewirkte Verminderung der Heterozygotie *im gesamten Genom gleich* zu erwarten, so dass in diesem Falle die untersuchten Enzymgenloci demzufolge als repräsentativ für das gesamte Genom gelten dürfen.

An einem bereits im Jahre 1978 identifizierten Genlocus LAP-A der Buche fand Kim (1985), dass der Besitz eines Allels A_2 einen Überlebensvorteil für Sämlinge bedeutete. Bei Keimung im Gewächs war das Allel in homozygotem Zustand vorteilhaft, während unter den zum Vergleich im Wald angezogenen Sämlinge mehr heterozygote Träger des Allels überlebten (vgl. Kapitel 9.4). Szmidt und Muona (1985) stellten am Beispiel der Kiefer fest, dass im Durchschnitt drei-

er Populationen in Embryonen die anfangs positiven Fixierungskoeffizienten an 13 polymorphen Enzymgenloci bis zum Stadium 9- bis 11jähriger Jungbäume in zwei Feldversuchen übereinstimmend abnahmen und geringfügig negative Werte annahmen; der ursprüngliche Homozygotenüberschuss war also durch Selektion im Gelände mehr als abgebaut. Es gibt inzwischen zahlreiche weitere Belege für die Bedeutung der Heterozygotie für das Überleben der Bäume.

2.8 Ertragsbestimmende und anpassungsrelevante Teile des Genoms

Von grundlegender Wichtigkeit ist genetische Variation naturgemäß an den für die Anpassung relevanten Genorten. Insbesondere sind bei Umweltänderungen der Besitz und die Häufigkeit derjenigen allelischen Varianten entscheidend, welche die Angepasstheit erhöhen. Ferner sind diejenigen Bereiche des Genoms von besonderem Interesse, welche an der Bildung des forstlichen Ertrags beteiligt und daher für bestimmte Verfahren der Züchtung von Bedeutung sind (Finkeldey und Hattemer 2007, Gailing 2010, Gailing *et al.* 2010).

Im Falle stetiger Variation phänotypischer Merkmale ist die Identifikation solcher Chromosomenabschnitte hilfreich, die mit Markergenen assoziiert sind. Anhand einer großen Anzahl von Markergenenloci, deren Lage auf bestimmten Chromosomen durch Kreuzungsversuche oder Kopplungsanalysen ermittelt wird, lassen sich Kopplungskarten aufstellen. Werden nun sowohl Markergenenloci inventiert als auch die Ausprägung interessierender phänotypischer Merkmale unter möglichst einheitlichen Umweltbedingungen beobachtet und stellt sich heraus, dass in – hinreichend großen – Kreuzungsfamilien bestimmte Merkmalsausprägungen öfter mit einem bestimmten Genotyp an Markergenenloci assoziiert sind, liegt der Schluss auf die gemeinsame Vererbung der Markerallele und der an der Merkmalsausprägung funktional beteiligten Allele nahe. Es wird dann erwartet, dass sie auf den Chromosomen nahe benachbart sind. Das bedeutet, dass die Markergenenloci und mindestens einer der an der Ausprägung des phänotypischen Merkmals beteiligten Genloci, sog. QTL (engl. **quantitative trait loci**), auf dem gleichen Chromosom liegen, also gekoppelt sind (Vornam *et al.* 2010). Durch diese Analyse lässt sich die chromosomale Lage wichtiger QTL relativ zu Markergenenloci grob kartieren (Finkeldey und Hattemer 2007, *loc cit.* Chapter 12.6.4). QTL können durchaus auf mehreren verschiedenen Chromosomen auftreten und größere Bereiche des Genoms umfassen. Identifiziert sind die QTL damit nicht und die Kartierungsergebnisse gewinnen erst dann an Gewicht, wenn sie in mehreren Kreuzungsfamilien Konsistenz zeigen und damit auf andere Familien oder gar Populationen übertragen werden können. Die Bedeutung der QTL-Kartierung für die eventuell effizientere künftige Methodik der züchterischen Auslese liegt damit auf der Hand. Gleiches gilt für QTL, welche für die natürliche Anpassung relevant

sind und bei der Auswahl von Genressourcen (Kapitel 6.2) berücksichtigt werden sollten.

Gailing *et al.* (2005, 2008, 2010) gelang zunächst auf dem Wege der Kopplungsanalyse die Kartierung der kontrollierenden Genloci komplexer, anpassungsrelevanter Merkmale wie Stomatadichte und Laubaustrieb bei Eichen. Aus Spaltungsanalysen molekularer Markergenloci hatten Scotti-Saintagne *et al.* (2004) Kopplungskarten abgeleitet, die das Genom von *Quercus robur* in einem gewissen Grade abdecken. Auf dieser Grundlage war den Autoren die Kartierung solcher Gene gelungen, welche an der Kontrolle des Austriebstermins der Eiche beteiligt sind. Dieses Merkmal ist adaptiv, ontogenetisch stabil ausgeprägt und zeigt große Variation sowohl in als auch zwischen Populationen. Ähnlichkeiten der Spaltung zwischen dem Genotyp an Markergenloci und der Verteilung des quantitativen Merkmals Austriebstermin in Kreuzungsnachkommenschaften erlaubten sodann den Schluss auf die Position der QTLs, die das quantitative Merkmal steuern. Gailing *et al.* (2005) fanden, dass diese Ergebnisse auf andere Nachkommenschaften von *Q. robur* und auch auf solche Nachkommenschaften übertragbar sind, welche *Q. petraea* als einen Elter haben.

Das Haupthindernis für die QTL-Kartierung ist die lange Generationsdauer der Bäume (für Paarvergleiche wäre sie jedoch belanglos) und die Ungewissheit über die allelische Variation der Kreuzungseltern (Gailing 2010). Daher gebührt der Assoziationskartierung für die Eingrenzung der QTL-Regionen der Vorzug. Gailing *et al.* (2010) stellten Verfahren der Kopplungsanalyse der genomweiten Assoziationsanalyse gegenüber. Da das Ausmaß allelischer Variation in Kreuzungsfamilien begrenzt ist, bedient man sich auch der Assoziationskartierung anhand von Stichproben aus Populationen (Neale und Savolainen 2004). Bei der Assoziationsanalyse ist gegenüber der Kopplungskartierung eine größere Anzahl von Markergenen erforderlich; ein besonderer Vorteil molekulargenetischer Marker ist ihre potentiell unbegrenzte Anzahl. Sind die verwendeten genetischen Marker kaum an der Kontrolle der phänotypischen Auslesemerekmale beteiligt, basiert der Ausleseeerfolg vorwiegend auf Kopplungsungleichgewichten in der Population. Diese Ungleichgewichte unterliegen unter generativer Reproduktion je nach Rekombinationsrate dem Verfall (vgl. Hattmer *et al.* 1993, *loc. cit.* Kapitel 10.4). Daher gilt es, die Assoziation zwischen Markergenotypen und Merkmalsausprägungen in jeder Generation neu zu analysieren. Bisherige Erfolge erforderten hohen Aufwand; vor allem wegen der Eventualität nur vermeintlich kausaler Zusammenhänge sind sie bisher noch nicht ganz zufriedenstellend (Gailing 2010).

Im Zusammenhang mit dem Klimawandel wird die Suche nach Methoden dringlich, mit welchen adaptive Gene im Genom aufgespürt werden können. Damit werden die durch den Klimawandel induzierten biologischen Reaktionen zu einem wichtigen Forschungsgebiet der ökologischen Genetik.

Wie der Austriebstermin bei den Eichen von adaptiver Bedeutung ist, so wird die Effizienz ihres Wasserverbrauchs in der Zukunft noch größere Bedeutung er-

langen. Merkmale der Spaltöffnungen sind entscheidend sowohl für die Toleranz gegen wechselnde Verfügbarkeit von Wasser als auch gegen wechselnde Konzentrationen von CO₂ in der Atmosphäre. Die Spaltöffnungen regeln den Gasaustausch (Entlassung von Wasserdampf sowie Aufnahme von CO₂) und reagieren auf Licht, atmosphärische CO₂-Konzentration, Temperatur und Verfügbarkeit von Wasser. Wiederum bei Eichen gelang die Kartierung von QTLs, die sowohl für Stomata-dichte als auch für Wachstum kontrollierend sind (Gailing *et al.* 2008). Die straffer genetischer Kontrolle unterliegende Stomatadichte erwies sich in besonderer Weise durch einen QTL in Kopplungsgruppe 11 bedingt. Die Kenntnis der genetischen Variation, die der Beschaffenheit der Stomata zugrunde liegt, wird im Zeitalter des Klimawandels künftig eine große Hilfe bei der Einschätzung des adaptiven Potentials von Baumpopulationen sein. Die Relevanz von Markern für Selektion und Anpassung muss in einem formalen Verfahren geprüft werden (Gailing *et al.* 2010).

Feststellungen über das Ausmaß genetischer Variation in einer Pflanzenart erfordern genetische Inventuren, welche sich künftig mit Vorteil auch auf anpassungsrelevante Gene erstrecken. Diese Gene lassen sich heute mit Methoden der Genomik ermitteln. Es handelt sich dabei um spezifische Stressresponsgene, welche etwa durch Frost oder Trocknis induziert werden. Sie sind evolutionär alt, in hohem Maße konserviert und kommen daher in vielen Pflanzenfamilien vor. Deren in molekulargenetischen Datenbanken veröffentlichte DNA-Sequenzen erlauben die Identifikation von Genen mit bekannter physiologischer Funktion (sog. Kandidatengene) in allen Pflanzen, so auch in Bäumen (Krutowsky und Neale 2005, Neale 2007). Seit der vollständigen Sequenzierung der Genome von Modellpflanzen (*Arabidopsis thaliana*, *Populus* sp.) ist die Suche nach solchen Genen auch bei Waldbäumen möglich. Vor großmaßstablichen Inventuren empfehlen sich allerdings empirische physiologische Tests der genetischen Kontrolliertheit des Stressrespons. In Ermangelung derartiger Erkenntnisse haben viele heute vorgenommene Beurteilungen der Anpassungsfähigkeit nur vorläufigen Charakter. Dennoch bieten Inventuren auch neutraler Marker wie der (nicht exprimierten) Mikrosatelliten wertvolle Grundlagen, weil sie wegen ihrer großen Variation Rückschlüsse auf die Verbreitung genetischer Information im Allgemeinen erlauben. Von zunehmender Bedeutung sind jedoch genetische Varianten wie SNP's (single nucleotide polymorphisms) mit potentieller Funktion.

Nach Krutowsky und Neale (2005) werden Assoziationsanalysen mit molekulargenetischen Markern künftig von sehr großer Bedeutung für die Generhaltung bei Waldbäumen sein, weil sie die Bedeutung genetischer Varianten für die Anpassung von Populationen an Licht- und Temperaturverhältnisse sowie die Effizienz ihres Wasserverbrauchs erkennen lassen. Im Falle von Resistenz (*Fraxinus*, *Ulmus*) ist für Infektionstests die Wahl des Inoculums entscheidend.

3. Anthropogene Veränderungen der Biodiversität

3.1 Natur der Veränderungen von Biodiversität

Die Anwesenheit des Menschen auf der Erde hat mannigfache Auswirkungen auf andere, sowohl pflanzliche als auch tierische, Populationen und Arten. Änderungen der Biodiversität treten teilweise global, andere nur regional auf. Dazu kommt eine Vielzahl örtlicher Veränderungen, deren Auswirkung von geringerer Bedeutung ist. Die Wirkungen auf Pflanzen sind je nach deren Vorkommen unterschiedlich. Sie sind am stärksten bei ohnehin seltenen Arten; diesen gelten daher in erster Linie Schutzbemühungen. Nach Rabinowitz *et al.* (1986) charakterisiert man Pflanzenarten je nach der Ausdehnung ihres weiten oder begrenzten Verbreitungsgebiets, der stark oder weniger stark ausgeprägten Spezifität ihrer Habitatsprüche sowie ihrem großen oder geringen örtlichen Populationsumfang (vgl. Kapitel 6.1). Die Wirkungen menschlicher Einflüsse auf ein Ökosystem bzw. eine Pflanzenart sind also je nach den Attributen ihrer Verbreitung möglicherweise sehr verschieden.

Bei der Betrachtung anthropogener Veränderungen der Biodiversität, welche ganz überwiegend Minderungen darstellen und somit abträglich sind, gilt das Augenmerk sowohl der Art menschlicher Einwirkung als auch der Art ihrer genetischen Konsequenzen. Man trennt zwischen deterministischer und stochastischer

Bedrohung. Erstere ist langfristiger Natur, herrscht großräumig und betrifft mit einem bestimmten Selektionsdruck alle Individuen einer Art mehr oder weniger gleich; letztere besteht punktuell in Form genetischer Drift und zunehmender Grade von Inzucht (Allendorf und Luikart 2007, *loc. cit.* p. 10). Genetische Drift und Selektion treten auch gemeinsam auf. Im Rahmen des Millennium Ecosystem Assessment wurden nach Mutke und Barthlott (2008) global die fünf Hauptursachen der Bedrohung von Biodiversität (Habitatzerstörung, Umweltverschmutzung, Übernutzung, Verschleppung von Arten und globaler Klimawandel) aufgeführt; deren Gewicht ist für einzelne Organismengruppen verschieden.

Der Beschreibung des Zustands menschlichen Einflüssen unterliegender Baumpopulationen legt man mit Vorteil gewisse Indikatoren zugrunde, welche auch Veränderungen erkennen lassen. Zur Quantifizierung dieser Indikatoren bedient man sich bestimmter physisch-demographischer und populationsgenetischer Parameter als Verifikatoren. In dem Versuch einer Veranschaulichung in Abb. 3-1 ist etwa gezeigt, dass sich sowohl Waldzerstörung als auch Habitatzerstückelung durch die Verminderung der Populationsgrößen auf den Indikator genetische Variation auswirken (Boyle 2000a, b). Dieser Indikator wird gemessen durch die in Kapitel 2 behandelten Variationsparameter, die als Verifikatoren dienen. Nur unter gewissen Umständen läßt die Populationsgröße einen Rückschluss auf das Ausmaß der Variation zu (vgl. Kapitel 6.3). Zur Variation gehört nicht nur die durch Inventur genetischer Marker beobachtete Variation, sondern auch die Variation adaptiver (anpassungsrelevanter) phänotypischer Merkmale (die genetischer Kontrolle unterliegen müssen, wenn ihre Inventur Relevanz besitzen soll).

Habitatzerstückelung wirkt sich erschwerend auf den Genfluss und auf den Umfang der Reproduktion aus. Der Genfluss aus Nachbarpopulationen erhält eine andere genetische Qualität, wenn jene künstlich mit Vermehrungsgut ganz anderer Populationen begründet wurden. Für die Pollenverbreitung ist in Abb. 3-1 das Attribut ‚effektiv‘ verwendet, d.h. in einem genetischen Zusammenhang ist die Verbreitung nur des Pollens relevant, der zu Befruchtung führt; das in dieser Abbildung auch im Zusammenhang mit der Populationsgröße auftauchende Attribut ‚effektiv‘ bezieht sich dort auf die Anzahl der Individuen der Population, welche wesentlich an der Reproduktion beteiligt sind (vgl. Beispiel 7-1). Es ist die effektive Populationsgröße, welche das Ausmaß genetischer Drift bestimmt.

Die Typen menschlicher Einflussnahme sind in Abb. 3-1 aus Platzgründen nur teilweise dargestellt. So mussten die Prägung des Reproduktionssystems durch den Menschen und selektive Nutzung ebenso wie die Auswirkungen anderer Eingriffe unerwähnt bleiben.

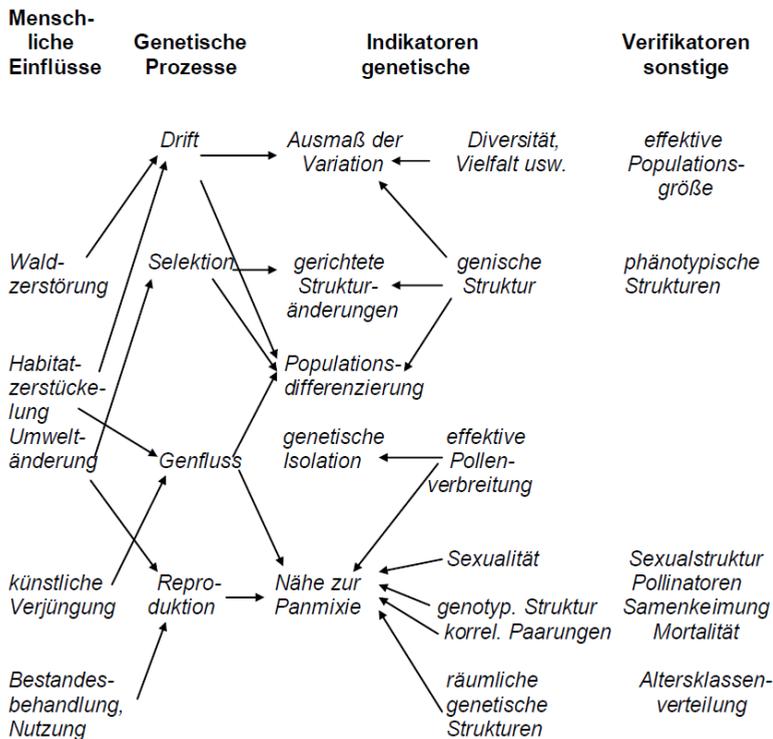


Abb. 3-1. Einige anthropogene Einflussfaktoren auf die genetischen Systeme und die genetischen Strukturen von Baumpopulationen, ihre Indikatoren und Verifikatoren (nach Finkeldey und Hattemer 2007).

Ledig (1992) legte einer Darstellung menschlicher Einflüsse auf die genetische Diversität in Waldökosystemen der gemäßigten Zonen eine Klassifikation zugrunde, welche Jordan (1986) auch für tropische Waldökosysteme verwendete. Stern und Roche (1974, *loc. cit.* Chapter VI) hatten bei der Betrachtung menschlicher Einflussnahme ihr Hauptaugenmerk auf forstliche Ökosysteme gerichtet. Nachfolgend werden direkte (in Kapitel 3.2) bzw. indirekte Einwirkungen (in Kapitel 3.3) getrennt behandelt, da ihre genetischen Auswirkungen durchaus unterschiedlich sein können. Menschliche Einflüsse auf die Verbreitung von Wald in Europa hat Bradshaw (2004) durch Beispiele belegt und diskutiert; auch in Europa ist die Entwicklung des Waldanteils an der Landfläche durch Entwaldung gekennzeichnet, auch wenn der Waldanteil (in veränderter Baumartenzusammensetzung) seit einem Jahrhundert wieder zunimmt. Savolainen und Kärkkäinen (1992) sowie Lefèvre (2004) haben genetische Folgeerscheinungen des menschlichen Einflusses

auf Baumpopulationen analysiert und allgemeine Konsequenzen für Zielsetzung und Methodik der Generhaltung abgeleitet.

3.2 Direkte menschliche Einwirkungen auf Populationen

3.2.1 Beseitigung von Wald

Die Entwaldung zur Änderung der Bodennutzung für die Nahrungsmittelerzeugung (Überführung in Acker- und Weideland) bewirkt in großem Maßstab das Verschwinden von Wald und damit von Baumpopulationen, in welchen anpassungsrelevante genetische Varianten zumindest zu vermuten sind (Ledig 1992). Man hat geschätzt, dass sich gegenüber dem Zustand vor 8.000 Jahren, d.i. vor stärkerer Einflussnahme des Menschen, die Waldfläche bis heute auf etwa die Hälfte verringert hat und sich mit zunehmender Geschwindigkeit weiter verringert (Geburek 2001); derzeit sind noch etwa 30 % der globalen Landesfläche mit Wald bedeckt.

In den sieben Jahrzehnten seit dem Ende des Zweiten Weltkrieges ist global mehr Waldfläche zu Äckern und Weiden umgewidmet worden als schätzungsweise in den 200 Jahren zuvor. Die derzeitigen jährlichen Verluste an Waldfläche bezifferte die FAO im Jahre 2010 auf 5,2 Mio ha, d.i. 10 ha pro Minute. Angaben hierüber sind mit gewissen Unsicherheiten belastet, da es keine operationale Definition von Wald gibt; die Zahlen sind gleichwohl alarmierend. Röhrig und Bartsch (1992, *loc. cit.* p. 12f.) gaben eine von THEODOR SCHMUCKER stammende funktionale Definition sowohl von Bäumen als dem hervorstechendsten Kennzeichen von Wald sowie von Wald selbst wieder: *„Ein Baum ist ein freitragendes Holzgewächs, über etwa 5 Meter hoch und dabei alle Kräuter überwachsend; Bestandesbildner der endgültigen, bleibenden Klimax-Pflanzengesellschaft in jedem baumfähigen Klima; höhere Ansprüche an das Klima stellend als manche anderen Pflanzentypen und dabei in Grenzonen fehlend; ausdauernd und altwerdend, oft fruchtend; ausgezeichnet durch akropetale Wachstumsförderung, im Prototyp, wenigstens in der Jugend, sogar monokorm; eine dynamische Kampfform im Kampf ums Dasein.“* Wald ist sodann diejenige Pflanzenformation, deren Landschaftserscheinung durch Bäume geprägt wird. Hierzu gehört eine gewisse Dichte der Bäume, die nach Störungen eine Entwicklung zu einem geschlossenen Baumbestand ermöglichen kann.

Besonders stark ist derzeit der Verlust an artenreichen tropischen Wäldern, welche schätzungsweise 80 % der Biodiversität des Planeten bergen. Mit dem Tempo der Entwaldung zur Erzeugung von Nahrungsmitteln und zur Brennholzgewinnung kann die Wiederaufforstung entwaldeter Flächen weltweit nicht im Entferntesten schritthalten; Wald verschwindet mit weit höherer Geschwindigkeit, als er durch Wiederaufforstung entsteht. Dieser Wald ist natürlich nicht der gleiche wie der vormalige. Dies gilt auch für die in Zunahme begriffenen (nach Schätzungen der FAO um jährlich etwa 0,1 %) Laub- und Nadelwälder der gemäßigten Zonen. Erst recht sind artenreiche Waldgesellschaften in ihrer ursprünglichen

Zusammensetzung nicht wiederherstellbar, ein artenreicher Regenwald etwa lässt sich nur ein einziges Mal kahlschlagen.

Seit etwa 2.500 Jahren ist der Rückgang des Waldes hauptsächlich auf die Ausweitung der landwirtschaftlich genutzten Fläche zurückzuführen. Neben der Umwandlung in Ackerfläche macht der Anstieg des Konsums von Fleisch und Milch die Umwandlung von Wald in Weideland immer profitabler. Diese Änderung der Bodennutzung bedeutet für Bäume meist den dauerhaften Habitatentzug. Ein Teil der durch Entwaldung gewonnenen Anbaufläche geht durch Erosion bzw. Verdichtung für die Nutzung wieder verloren. Da der gegenwärtige Bedarf an Pflanzenöl das Aufkommen stark übersteigt, werden in Südamerika, besonders aber in Südostasien, die Anbauflächen von Ölpalme und Kakaobaum enorm ausgeweitet. Gleiches gilt für Soja. Die Vergrößerung der Anbaufläche geht dort so gut wie ausschließlich zu Lasten von Naturwald. Der Erzeugung von Biokraftstoff fallen riesige Flächen artenreicher tropischer Wälder zum Opfer, indem sie für Kulturen von Zuckerrohr, Ölpalme und Mais herangezogen werden. Die durch die Beseitigung von Wald oder anderen Vegetationsformen verursachte Zunahme des Ausstoßes von Treibhausgasen und der Beitrag zum Klimawandel sind je nach Art der Bodenkultur verschieden.

Durch das rasche Wachstum der Weltbevölkerung (von 2,8 Mia im Jahre 1950 bis 6 Mia im Jahre 2000) geht die landwirtschaftliche Nutzfläche pro Kopf statistisch stark zurück. Standen im Jahre 1950 pro Kopf noch 5.100 qm Nutzfläche zur Verfügung, waren es im Jahre 1975 noch 3.100 qm und im Jahre 2000 noch 2.700 qm; für das Jahr 2050 wird die Größe dieser Nutzfläche gar auf nur noch 1.600 qm beziffert, d.i. etwa ein Sechstel eines Hektars.

Die Dauerhaftigkeit veränderter Bodennutzung gilt auch für den Bau von Siedlungen und Verkehrswegen; allein in Deutschland wird jährlich eine Fläche von vierzigtausend Hektar, d.i. mehr als hundert Hektar täglich, versiegelt und damit dem Lebensraum freilebender Arten endgültig entzogen (vgl. Kapitel 3.2.4).

Mit dem Rückgang von Wald verschwinden auch Arten. Schon bei der Beseitigung einzelner Populationen besteht das Risiko des Verlustes genetischer Varianten, und zwar sind solche Verluste teilweise endgültig, da genetische Varianten im Allgemeinen nicht homogen über das Verbreitungsgebiet von Arten verteilt sind. Daneben ist die Verminderung der Populationsdichte für solche Verluste verantwortlich. Waldzerstörung vor allem durch brandrodende Landnehmer bewirkt den Verlust ganzer Populationen und führt besonders in artenreichen Waldgesellschaften vor allem der niederen Breiten zur Bedrohung bzw. zum Verschwinden von Arten. Dieser Prozess geht heute vor allem in den niederen Breiten mit großer Geschwindigkeit vor sich.

Von starkem Rückgang sind auch die in 124 Ländern vorkommenden ökologisch als auch ökonomisch bedeutungsvollen Mangrovenwälder betroffen (FAO 2007); sie sollen als Beispiel dienen, wenngleich auch hier definitorische und methodische Schwierigkeiten bei der Erfassung zu bedenken sind. Die gegenwärtige

Fläche von 15,2 Mio ha gehört vorwiegend zu Asien und Afrika. Hiervon ging in den zweieinhalb Jahrzehnten zwischen 1980 und 2005 ein Fünftel, das sind 3,6 Mio ha, verloren. Dass die jährlichen Verluste eine schwach fallende Tendenz aufweisen, wird als Anzeichen zunehmender Aufmerksamkeit der Öffentlichkeit gedeutet. Bezeichnenderweise fällt unter den Ursachen für Verluste die Entnahme von Holzprodukten (v.a. Brennholz) weniger ins Gewicht. Vielmehr ist die Konversion der Küstenflächen zu Aquakulturen und zur Schaffung von Infrastrukturen für den Tourismus die Hauptursache.

3.2.2 Übernutzung von Wald

Bei der Nutzung artenreicher Wälder sind primär Schlüsselarten von Verlusten betroffen. Zumindest wird durch die heutige Form der Nutzung das Artenspektrum stark verändert, wie Hattemer und Melchior (1993) an einem von Lamprecht (1986) angeführten Beispiel verdeutlichten. Würden in einem speziellen venezolanischen Feuchtwald alle Bäume mit Brusthöhendurchmesser >60 cm gefällt, reduzierte sich deren Anzahl insgesamt auf etwas weniger als die Hälfte. Für einige Arten wie *Hura crepitans* bedeutete dies eine Reduktion der starken reproduzierenden Bäume auf 90 %, für andere wie *Cedrela odorata* und *Swietenia macrophylla* auf 50 %, für *Pithecellobium saman* aber auf nur 25 %. Dieses Nutzungssystem hatte Dawkins (1960) für den Wald als ruinös bezeichnet; man vgl. hierzu Kapitel 13.2. Auch wenn nicht jedwede Nutzung sogleich als Katastrophe zu betrachten ist, ist doch die sorgfältige Analyse der genetischen Folgen der Nutzung angezeigt. Finkeldey und Hattemer (2007, *loc. cit.* Kapitel 10.2) haben eine Reihe einschlägiger Beispiele zusammengestellt; die in den letzten Jahren gelungene entscheidende Verbesserung der experimentellen Möglichkeiten lassen derartige Analysen zu.

Der Übernutzung vor allem artenreicher tropischer Wälder (dazu gehören nicht zuletzt die illegalen Einschläge) dürften zumindest regional auch Baumarten zum Opfer fallen. In unseren Breiten mit geringerem Artenreichtum betrifft starker Rückgang bzw. Verlust namentlich Restpopulationen seltener Baumarten (Geburek 2005b).

3.2.3 Verschleppung und Verfrachtung von Populationen und Arten

Verschleppte oder verfrachtete Arten (ein Unterschied besteht eigentlich nur in der Intention des Menschen) sind gebietsfremd und stellen einerseits eine Anreicherung der örtlichen Biodiversität im neuen Habitat dar, können beim Fehlen wirksamer Konkurrenten durch die Verdrängung einheimischer Arten jedoch Verarmung der Biodiversität bewirken.

Gebietsfremd ist gem. Bundesnaturschutzgesetz (§7 BNatSchG, Anonymus 2009) eine wild lebende Pflanzenart, welche in dem betreffenden Gebiet in freier Natur nicht oder seit mehr als 100 Jahren nicht mehr vorkommt.

Für eine Gruppe dieser Arten wurde durch das BNatSchG (Anonymus 2009, *loc. cit.* §7 Abs. 2 Nr. 9) ein Rechtsbegriff geschaffen: Arten sind invasiv, wenn ihr Vorkommen außerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebiets für die dort vorkommenden Ökosysteme, Biotope oder Arten ein erhebliches Gefährdungspotential darstellt. Für Arten, von welchen diese Gefährdungen ausgehen, wurden bereits in der CBD (Anonymus 1993b, *loc. cit.* Art 8 h) Maßnahmen vorgesehen. Diese Definitionen beziehen sich in erster Linie auf Arten, aber auch auf Populationen.

McNeely (2011) hat die Umstände der Verfrachtung biologischer Arten und die Auswirkungen auf Ökosysteme, auch den Menschen (*Heracleum montegazianum*, *Ambrosia artemisiifolia*), analysiert. Diesen Autor beschäftigten vor allem die invasiven Arten, welche zur Gewinnung neuer Habitats und zur kontinuierlichen und dauerhaften anthropogenen Ausdehnung ihres Verbreitungsgebiets besonders befähigt sind (Mack *et al.* 2000). Dass solche Arten ihr Habitat besonders leicht erweitern können, beruht unter anderem auf der Ähnlichkeit ihrer spezifischen Umweltansprüche mit denen in ihrem neuen Siedlungsgebiet und ihrem hohen Reproduktionspotential. Da diese für den Etablierungserfolg wichtige Ähnlichkeit (abgesehen von den näheren Umständen der Verfrachtung) *a priori* kaum sicher erkennbar ist, leiteten Klingenstein *et al.* (2005) die Notwendigkeit frühzeitiger und dauerhafter Beobachtung gebietsfremder Arten durch geeignetes Monitoring ab. Prävention ist allemal leichter als die Beseitigung von Schäden. Diese Autoren beurteilten die absichtliche Einfuhr bzw. unbeabsichtigtes Einschleppen nach der Zerstörung von Lebensräumen (vgl. Kapitel 3.2.1) als die zweitgrößte Gefährdungsursache für die Artendiversität.

Eine invasive Art ist das aus Asien eingeführte Drüsige Springkraut (*Impatiens glandulifera*: Balsaminaceae), das 1839 als Gartenpflanze nach England und von dort aus in weite Teile der Welt verbracht wurde; seit 1854 hat es sich in Deutschland stark ausgebreitet (Nehring *et al.* 2013). Nicht zuletzt wegen seiner großen Samenproduktion und seiner effizienten Chorologie kann es rasch größere Populationen entwickeln. Die an ihrem säuerlichen Geruch schon von Weitem erkennbare Pflanze wird mehr als 2 m hoch. Hierzulande besiedelt sie mittlerweile so gut wie alle Flusstäler; diese sind für die Fernausbreitung auf dem Wasserwege besonders günstig. Das Springkraut verdrängt als invasive Art viele heimische Arten aber nicht nur an Wasserläufen; vor zwei Jahrzehnten hatte sich diese Situation teilweise noch anders dargestellt (Schuldes 1995, Sukopp 1995).

In Deutschland werden der Anteil gebietsfremder Arten und die von ihnen ausgehenden Gefahren für die heimische Biodiversität für so bedenklich angesehen, dass entsprechende gesetzliche Regelungen getroffen wurden und werden. So übertrifft nach Sukopp (1995) die Anzahl neophytischer Farn- und Blütenpflanzen in Deutschland die der heimischen wildwachsenden Arten um das Fünffache. Ganz offensichtlich können sich viele Neophyten stark ausbreiten, obgleich sie ursprünglich kaum örtlich angepasst gewesen sein konnten. In Mitteleuropa sind

Neophyten unter den Waldbäumen die Douglasie (Knoerzer *et al.* 1995), weltweit bestimmte Arten von *Pinus*, *Eucalyptus* und *Casuarina* gebietsfremden Ursprungs. Die erstmals in den 90er Jahren des 19. Jahrhunderts in Deutschland eingeführte Douglasie ist stellenweise häufig anzutreffen, sie reproduziert erfolgreich auch ohne Zutun des Menschen. Nehring *et al.* (2013) bezeichneten sie als invasive Art mit negativen ökosystemaren Auswirkungen aufgrund ihres Verdrängungspotentials. Gleiches gilt für die Robinie.

Unter den Holzpflanzen gilt ferner die aus Nordamerika eingeschleppte Spätblühende Traubenkirsche, *Prunus serotina*, als invasive Art (Kowarik 1995). Sie steht nach Nehring *et al.* (2013) auf der sog. ‚Schwarzen Liste‘ in der Unterkategorie ‚Managementliste‘. Seitz *et al.* (2007) legten eine Zusammenstellung zahlreicher Beispiele von Konsequenzen der Verfrachtung von Pflanzenarten, auch Holzpflanzen, vor und diskutierten die Kollateralschäden an der genetischen Variation einheimischer Arten.

Da nach §7 Abs. 2 Nr. 3 BNatSchG unter dem Begriff ‚Art‘ auch Unterart oder Teilpopulation einer Art oder Unterart zu verstehen sind, könnte hierdurch nicht nur der Exotenanbau, sondern auch die planmäßige Anwendung von Ergebnissen der forstlichen Provenienzforschung (Kap. 6.5 und 10.3.1) grundsätzlich in Frage gestellt werden. Im Sinne einer Minimierung bzw. naturverträglichen Gestaltung des menschlichen Wirkens als Ziel des Naturschutzes ist das Verbringen gebietsfremder Pflanzen nach Klingenstein *et al.* (2005) grundsätzlich abzulehnen. Indessen ist der Anbau von Pflanzen in Forst- und Landwirtschaft von der gesetzlichen Genehmigungspflicht ausgenommen (vgl. §40 Abs. 4 BNatSchG).

In manchen Fällen ist die Benennung einer Art als gebietsfremd bzw. invasiv nicht eindeutig, womit sich Warren (2011) und Chew (2011) auseinandersetzten. Es ist demnach nicht unbedingt gerechtfertigt, alle gebietsfremden Pflanzenarten oder bereits verfrachtete Populationen als eine Verfälschung der Flora zu bezeichnen (vgl. McNeely 2011, Frenz *et al.* 2009). Florenverfälschung besteht in der *wesentlichen* Veränderung des Artenbestandes eines Gebiets durch Ansiedlung oder Einschleppen einer oder mehrerer Arten bzw. ihrer Populationen.

Handelt es sich bei eingeschleppten Arten um Parasiten oder Phytophagen, sind die Schäden an der autochthonen natürlichen Biodiversität teilweise erheblich. Insofern sind Quarantänemaßnahmen für den Schutz der Biodiversität unerlässlich (Stephan 1996, Byrne 2000). Wurden mit Baumarten auch deren Parasiten verfrachtet, sind Störungen des Wirt-Parasit-Verhältnisses zu erwarten, wie sich dies im Falle der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) und des Erregers der Nadelschütte, des Schlauchpilzes *Rhabdocline pseudotsugae* erwiesen hat (Stephan und Geburek 2005). Im natürlichen Verbreitungsgebiet spielt der Pilz als Erreger der Nadelschütte keine Rolle, hat in Europa vor allem bei Inlandsformen der Douglasie aber Epidemien hervorgerufen. Als Ursache wurden die mit der Verschleppung veränderten Umweltverhältnisse von Wirt und Parasit verantwortlich

gemacht. Stephan (1996) berichtete über diesen und weitere derartige Fälle. Bei einheimischen Parasiten liegt eine andere Situation vor als bei exotischen, da deren neue Wirtspflanzen kaum über wirksame Resistenz verfügen. Carney *et al.* (2000) berichteten über die Folgen der Einschleppung des Pilzes *Cryphonectria parasitica* (Murr.) Barr. mit Pflanzenmaterial asiatischer Kastanienarten für die im Osten Nordamerikas heimische *Castanea dentata*; diese ökologisch wertvolle Baumart wurde in wenigen Jahrzehnten so gut wie völlig ausgelöscht (Carney *et al.* 2000).

Unsere wichtigsten Kulturpflanzen stammen von Arten ab, die in ganz anderen Regionen heimisch sind. Viele dieser Arten wurden schon in der Römerzeit aus dem Mittelmeerraum nach Mitteleuropa verfrachtet. Von den Baumarten stammt der Kulturapfel ursprünglich aus Asien; sein Anbau in Mitteleuropa ist seit dem 12. Jhdt. belegt. Auch die Kulturkirsche stammt aus Asien; sie wird seit zwei Jahrtausenden in Mitteleuropa angebaut. Der Anbau der Kulturbirne in Griechenland ist wohl mindestens so alt; dieser Baum kam wie die anderen Obstbäume über Kriegszüge und Siedlungstätigkeit der Griechen aus Asien in den Mittelmeerraum und von dort durch die Römer nach Mitteleuropa. Ähnliches gilt für die Kulturpflaume.

Aus aller Welt gibt es gut untersuchte Beispiele von offensichtlich hohem Anpassungsvermögen neophytischer Pflanzenarten. Besonders einige invasive Arten sind an ihr neues Habitat offensichtlich ungleich besser angepasst als an dasjenige, in welchem sie ihre Evolution durchlaufen haben. Darüber hinaus stammen die Populationen einiger dieser Arten erwiesenermaßen von ganz wenigen verfrachteten Individuen ab, so dass die Chancen für ihren Fortbestand zunächst gering gewesen sein dürften.

Neben den Folgen für die Biodiversität im neuen Lebensraum interessiert also die Situation der betreffenden Arten bzw. Populationen selbst. Verfrachtung ist für die betroffenen Arten und Populationen im Allgemeinen mit einer plötzlichen Änderung der Umwelt verbunden. Sie erfolgte und erfolgt bei Waldbäumen nach Anbauversuchen im Zuge der in Kapitel 3.2.5 angesprochenen künstlichen Bestandsbegründung planmäßig nicht nur in angrenzende Habitate, sondern ggfs. über große Distanzen und über steile ökologische Gradienten hinweg.

Nach Laikre und Ryman (1996) wurden in Schweden noch in den Jahren 1950 bis 1984 etwa 2 Mio Fichten als allochthones Vermehrungsgut gepflanzt; der Großteil war mitteleuropäischen Ursprungs. Wie Krabel *et al.* (2010) berichteten, war in einigen europäischen Ländern wie Frankreich, Italien, Spanien und Deutschland der Import von Vermehrungsgut, besonders Saatgut, in der Vergangenheit je nach Baumart umfangreich und hält weiterhin an; hierfür werden aus den letzten Jahren Mengenangaben gemacht. Ein europäisches Dokumentationssystem TREEBREEDEX gibt jetzt Auskunft <treebreedex.eu> über den erfolgten Transfer von Vermehrungsgut über Landesgrenzen hinweg. Vollständigkeit der Angaben über dessen Verbleib ist nicht einfach herzustellen, da die Verwendung freigestellt ist, Nachweise teilweise fehlen und gewisse Anteile der Verjün-

gung gesetzlicher Regelung gar nicht unterliegen. Gründe für den Transfer von Vermehrungsgut waren vorrangig die Wuchsüberlegenheit ortsfremden Materials, örtliche Saatgutknappheit und Kostenvorteile (Krabel *et al.* 2010). Anhand einiger Beispiele ließ sich nachweisen, dass die aus ortsfremdem Vermehrungsgut unbekanntem Ursprungs aus möglicherweise ganz anderen Klimaregionen entstanden Bestände in Gemengelage mit vermutlich autochthonen Populationen wachsen.

Handel mit Forstsaatgut währt schon seit Jahrhunderten. Eine heutige Population kann also früh von ihrem Ursprungsort weg und seither mehrfach verfrachtet worden sein, oder dieser Vorgang liegt erst *eine* oder vielleicht *zwei* oder *drei* Generationen zurück. In jedem Falle ist eine solche Population heute als allochthon zu betrachten; denn ungeachtet der Anzahl der Generationen während ihres Verbleibs im heutigen Habitat war der Vorgang der Naturverjüngung mindestens einmal unterbrochen. Florengeschichtlich belegte Wanderungen bzw. Ausweitungen des Habitats in Reaktion auf Klimaänderungen bedeuten zwar einen weit kürzeren Verbleib im heutigen als den seit der Eiszeit durchwanderten Habitaten. Diese Wanderungen müssen mit erfolgreicher Anpassung verbunden gewesen sein.

In diesem Zusammenhang ist auf einen Unterschied der Terminologie in Naturschutz und Forstgenetik hinzuweisen. Baumpopulationen in Mitteleuropa werden in der Forstgenetik weniger als heimisch, sondern als autochthon bezeichnet, wenn sie sich seit der nacheiszeitlichen Rückwanderung über die Generationen hinweg ausschließlich natürlich verjüngt haben oder doch naturverjüngt wurden; ihr derzeitiges Habitat ist also ihr Ursprungsgebiet. Trifft dies nicht zu, sind sie allochthon. Die Definition ‚heimisch‘ ähnelt der von ‚autochthon‘. In §7 Abs. 2 Ziff. 7 BNatSchG wird bei Definition der heimischen Art auf die Erhaltung ‚über mehrere Generationen als Population‘ abgehoben. Im Falle annueller Pflanzen ist dies ein kurzer Zeitraum. Bei Bäumen als langlebigen Holzpflanzen erstreckte sich dieser Zeitraum kaum über den seit dem Einsetzen künstlicher Verjüngung von Beständen überhaupt. Es mag daher etwas anspruchsvoll anmuten, den für Autochthonie kritischen Zeitraum gar auf den ‚seit der nacheiszeitlichen Rückwanderung‘ auszudehnen. Nach Kapitel 6.2 bedarf es also für die Betrachtung einer Population als autochthon starker Hinweise auf die Abwesenheit künstlicher Verjüngung im Habitat einer Population. Kunstverjüngung bedeutete wohl immer auch Verfrachtung; denn nach Beseitigung von Altbäumen (Kahlschlag) mit dem vorher geernteten Vermehrungsgut den Folgebestand an der gleichen Stelle künstlich zu begründen, wäre sehr ungewöhnlich. Damit wird bereits der Status autochthon ausgeschlossen und die Population folglich als allochthon bezeichnet. Die in der Definition der heimischen Art enthaltene Voraussetzung, dass sie sich als Population ‚ohne menschliches Zutun‘ erhalten hat, ist wohl mit ‚natürlich‘ gleichzusetzen.

Der Begriff der Autochthonie ist in erster Linie an der Abstammung rezenter Populationen orientiert. Sähe man vom Kriterium der Naturverjüngung ab und

stützte sich wesentlich auf das Vorkommen einer Population während einer gewissen Zeitdauer in einem Gebiet, so bliebe – in genetischer Hinsicht wenig zweckmäßig – die Abstammung unberücksichtigt. Von autochthonen Populationen *erwartet man* im Allgemeinen, dass sie nicht nur an ihr derzeitiges Habitat besonders gut angepasst, sondern auch besonders anpassungsfähig sind, da sie ein Minimum an menschlicher Einwirkung erfahren haben dürften. Es ist allerdings denkbar und durch empirische Befunde auch bestätigt, dass dies keineswegs immer der Fall ist (vgl. Namkoong 1969). Mit der Natur und den Eigenschaften autochthoner Populationen auch unter dem Aspekt ihrer Anpasstheit haben sich Kleinschmit *et al.* (2004) sehr eingehend auseinandergesetzt.

Kowarik und Seitz (2003) weisen auf die unter mitteleuropäischen Verhältnissen dem Begriffspaar autochthon – allochthon innewohnende Problematik mit der Begründung hin, dass ‚autochthon‘ im strengen Wortsinn eben doch eine in erster Linie regional-florensgeschichtliche Bedeutung habe und so gut wie alle autochthonen Populationen ihre Entwicklung in ihrem heutigen Habitat erst seit der nacheiszeitlichen Rückwanderung durchlaufen haben. An dem etymologischen Dilemma (das altgriechische Wort ‚chthon‘ bedeutete nun einmal ‚Boden‘ oder ‚Erde‘) eines in die forstliche Fachliteratur vieler Sprachen eingeführten Begriffs ist leider kaum etwas zu ändern. Es ist aber darauf hinzuweisen, dass die Dauer örtlicher evolutionärer Prozesse in autochthonen Baumpopulationen erheblich länger war, als dies bei allochthonen Populationen überhaupt der Fall sein kann; insofern ist der Unterschied zwischen ‚autochthon‘ und ‚allochthon‘ markant. Wohl weiß man aus dem Studium der Variation extranuklearer DNA viel über die Refugien einiger mitteleuropäischer Holzgewächse während der letzten Eiszeit und über die Rückwanderwege der Refugialpopulationen. Die Umweltverhältnisse von Baumpopulationen in dem Zeitraum davor sind wohl weniger gut bekannt. Man betrachtet also den Einzug von Populationen in ihr derzeitiges Habitat gewissermaßen als ‚Stichtag‘. Dieser liegt ohnehin lange genug vor dem Einsetzen massiver menschlicher Einflüsse.

Neuerdings diskutierte Fronia (2009) den Begriff der Autochthonie, riet von dessen Verwendung ab und empfahl anstatt ‚autochthon‘ den Ausdruck ‚gebietsheimisch‘. Dieser Autor bezieht sich in Anlehnung an das BNatSchG (Anonymus 2009, in §7 Abs. (2) Ziff. 7) wohl auf einen geschichtlichen Zeitraum. Freilich mag der gebietsheimische Zustand einer langlebigen Art leichter festzustellen sein als der autochthone Zustand einer Population, und in der Praxis kann ‚gebietsfremd‘ leichter handzuhaben sein. Nur handelt man sich mit dem Wortbestandteil ‚gebiet‘ die Schwierigkeit von dessen Definition ein – wenn der Begriff über den reinen Wortsinn hinaus etwas hinsichtlich zu erwartender Anpasstheit implizieren soll.

Der Begriff der Autochthonie hebt also weniger auf die geschichtliche Einheit des Habitats aufeinanderfolgender Generationen einer Population als vielmehr auf die Abstammung ab. Ohnehin impliziert Naturverjüngung das ununterbrochene Vorkommen im heutigen Habitat; entscheidend hieran ist aber neben der Belas-

sung der Population in ihrem Habitat und damit der geschichtlichen Einheit des Habitats die Naturverjüngung, welche in ihren genetischen Implikationen angesichts der auch in dieser Schrift skizzierten Folgen menschlicher Einwirkungen der natürlichen Reproduktion am nächsten kommen dürfte.

3.2.4 Zerstückelung und Degradierung

Erst in geschichtlicher Zeit wurde im Zuge veränderter Bodennutzung der Wald auch in Europa zerstückelt oder fragmentiert. Dies brachte den Verlust ganzer Populationen vor allem der seltenen Baumarten mit sich.

Zerstückelung stellt oft die Vorstufe der Beseitigung von Wald dar; sie geht mit der durch die Holznutzung verminderten Dichte (Ausdünnung) der fragmentierten Populationen einher und beeinflusst deren Reproduktionssystem. Darin besteht im Verbund mit den örtlich begrenzten Populationen eine genetische Degradierung. An Größe zunehmende Abstände zwischen den verbliebenen, an Größe abnehmenden, Fragmenten unterbrechen den Paarungskontakt und die Verbreitung von Samen. Je nach Quantität und Reichweite des Genflusses kann dies zum Anstieg des Inzuchtkoeffizienten in den Populationsfragmenten führen (Finkeldey und Hattermer 2007, *loc. cit.* Kap. 13). Young and Boyle (2000) diskutierten die durch Waldzerstückelung in Gang gesetzte genetische Dynamik. Kramer *et al.* (2008) machten darauf aufmerksam, dass die Grenzen von Waldfragmenten nicht notwendig auch die Grenzen von Populationsfragmenten der Bäume darstellen – entscheidend sind Pollen- und Samentransport und die Konnektivität der Fragmente. In einer zusammenfassenden Untersuchung der Ergebnisse von hundert Studien zur Genetik der Habitaterstückelung fanden Vranckx *et al.* (2012) zwar negative Effekte der Zerstückelung auch bei Holzgewächsen. Diese sind hier jedoch geringer als die bei krautigen Pflanzen; Ursache ist die effektivere Pollenverbreitung.

Namentlich für viele flugunfähige Landtiere bedeuten breite bzw. vielbefahrene Verkehrswege die Zerstückelung ihres Habitats. Wird sich dieses Problem mit dem hier und da einsetzenden Bau kostspieliger Grünbrücken als wichtiger Habitatkorridore auch nur langsam verringern lassen, so sind diese kostspieligen Maßnahmen doch sehr zweckmäßig und zu begrüßen: Im Jahre 2010 gab es in Deutschland 40 derartige Bauwerke, weitere sind im Bau und beschäftigen die Diskussion in der örtlichen Bevölkerung.

3.2.5 Kunstwälder und Kunstpopulationen

In den Industrieländern wurde Wald nicht nur in großem Maßstab gerodet und in landwirtschaftliche Nutzfläche konvertiert. Auf den für die Landwirtschaft oder für Siedlungen nicht nutzbaren Flächen entstanden ausgedehnte Pflanzungen wirtschaftlich wichtiger Baumarten außerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebiets – meist auf ärmeren Standorten. Auch dadurch wurden manche seltene Baumarten

bis auf geringe Reste zurückgedrängt (Kleinschmit 1993). Im Gefolge der Nutzung werden zwar verringerte Populationsgrößen wieder aufgefüllt; doch wirkt sich deren Modalität auf die effektive Größe vom Menschen genutzter Populationen aus (vgl. Kapitel 10.4 und 11.3).

Im Zuge der Nutzung und künstlichen Neubegründung von Wald wurden verbliebene natürliche Wälder in großem Umfang durch Kunstbestände mit ganz anderer Struktur ersetzt. Dabei war großräumiger Transfer von Vermehrungsgut üblich, ohne dass auf dessen Ursprungsort bzw. die Ausgangsbestände geachtet worden wäre; dem Preis von Vermehrungsgut kam größte Bedeutung zu (Hattemer und Müller-Starck 1988b). Die daraus entstandenen Bestände (im Allgemeinen allochthone Populationen) unterscheiden sich genetisch von den ursprünglichen autochthonen Populationen (Gömöry 1992, Hosius *et al.* 2006) und sind an ihre derzeitigen Standorte wohl kaum besser angepasst als jene.

Künstlich wird Biodiversität dort hergestellt, wo eigens dazu angezogene Pflanzen zur Anreicherung oder Wiederherstellung einer Baumflora bzw. eines Ökosystems eingesetzt werden. Jedoch lässt sich schon ein nicht besonders artenreicher Mangrovenwald (vgl. Kapitel 3.2.1) in identischer Zusammensetzung auf künstlichem Wege kaum wiederherstellen. In Bangladesch, China (Gao *et al.* 2009) und Vietnam hat man damit begonnen, diese Flächen mit einem stark eingeschränkten Artenspektrum wiederaufzuforsten.

Tiere selten gewordener oder in der Landschaft einmal fast verschwundener Arten wie Uhu und Wanderfalke wurden zum Zweck der Bestandsstützung bzw. Wiedereinbürgerung in Gefangenschaft angezogen und freigelassen. Auch hierbei entstanden künstliche Populationen, doch blieb im Interesse der Arterhaltung keine andere Wahl; der Erfolg gibt solchen Maßnahmen Recht. Zunächst galt es, eingetretene Verluste an Populationsgröße und Konnektivität von Restpopulationen auszugleichen.

Wie im Zusammenhang mit Abb. 3-1 bereits erwähnt, verändert der aus künstlich begründeten Beständen eingetragene effektive Pollen die genetische Struktur der verbliebenen autochthonen Populationen; hierauf wird in Kapitel 6.2 im Zusammenhang mit dem Begriff der Autochthonie zurückzukommen sein.

Beispiel 3-1 berichtet von einer Entwicklung des nicht nur gegendweise in Mitteleuropa, sondern heute weltweit verbreiteten, Klonanbaus in Plantagen auf Standorten, die ehemals von anderen Baumarten bzw. Populationen besetzt waren.

Beispiel 3-1. Verteilung von Pappelpflanzgut auf Klone. Auf dafür geeigneten Standorten auch abseits der Flussauen wurden und werden Pappelbestände mit vegetativem Vermehrungsgut begründet. Je nach den mit dem Anbau bestimmter Pappelklone (größenteils Arthybriden) gemachten Erfahrungen, Einbußen durch Epidemien, und in Reaktion auf Anbauempfehlungen kann das Spektrum angebauter Klone bei gegebener Rechtslage in Form von (früher) Anerkennung bzw.

(derzeit) Zulassung wechseln. Diese Zulassung ist gem. Forstvermehrungsgutgesetz (siehe Kapitel 14.3) erforderlich, da Pflanzgut vegetativ vermehrter Sorten nur nach entsprechender versuchsmäßiger Prüfung als Geprüftes Vermehrungsgut in Verkehr gebracht werden darf. Nach Zahlenangaben anderer Autoren stellte Hattmer (1978) die Entwicklungstendenz des in der damaligen Bundesrepublik Deutschland klonvermehrten Sortiments von Schwarzpappelklonen der des in Österreich vermehrten Sortiments gegenüber. In Deutschland beschränkte sich die Erhebung zudem auf Pflanzgut, welches ein sog. Markenetikett trug.

Der Klon *Populus × euramericana* cv. ‚Robusta‘ fiel in der dokumentierten Neunjahresperiode in Deutschland von 58 % Marktanteil auf 5 % zurück. Während ein weiterer vielfach nachgefragter Klon cv. ‚Regenerata D‘ seinen Anteil von etwa 30 % behielt, nahmen andere Klone zu. Im Jahre 1962 entfielen immer noch 73 % des Qualitätspflanzgutes auf ganze sechs Klone. Gleichzeitig war in Österreich während einer etwas längeren Periode die Entwicklung von einem breitgefächerten Spektrum zu einer Konzentration auf eine geringe Anzahl von Klonen zu verzeichnen. Im Jahre 1975 entfielen 88 % des Pflanzgutes auf gerade einmal sechs Klone.

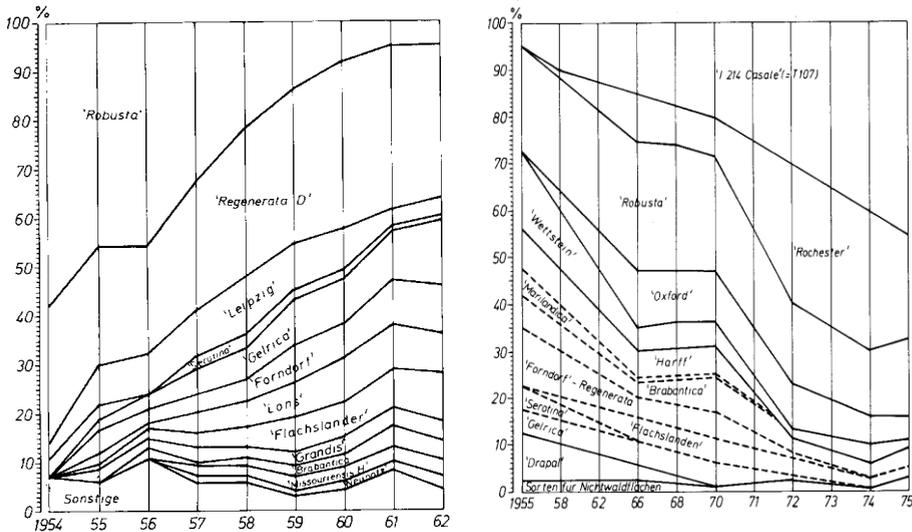


Abb. 3-2. Verteilung von Pappelpflanzgut auf einzelne Klone während einer gewissen Zeitspanne. Links: damalige Bundesrepublik Deutschland von 1954 bis 1962 (nach Fröblich 1964); rechts: Österreich von 1955 bis 1975 (nach Günzl 1976).

Ganz ohne weiteres sind die beiden Darstellungen in Abb. 3-2 indessen nicht zu vergleichen; denn in Österreich umfasste das Sortiment nicht nur Hybriden der Sektion *Aigeiros*, sondern auch Sektionshybriden mit *Tacamahaca*. Ferner waren

spätestens im Jahre 1978 in Deutschland insgesamt 50 Klone nach damaligem Recht anerkannt. Die Angaben in Abb. 3-2 demonstrieren nur die damals vergleichsweise geringen Klonanzahlen im Großteil des Sortenspektrums bzw. Veränderungen der Marktanteile der Klone.

Im Jahre 2012 waren nach Angaben der Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung insgesamt 77 Klone zugelassen (www.ble.de). Darunter sind beispielsweise 26 Klone der Sektion *Aigeiros*, neun der Sektion *Tacamabaca* und 30 der Sektion *Leuce* (jeweils reine Arten und Hybriden); hinzu kommen vier intersektionelle Hybriden. Auch in Österreich sind heute mehr als 70 Klone zugelassen. Die gesamte Anzahl zugelassener Klone ist nach wie vor also begrenzt. Die Anzahl der in einer bestimmten Plantage örtlich verwendeten ist sicher geringer; die Bundesanstalt empfahl den Anbau der Klone in Mischung. ♦

3.2.6 Hybridisierung und Introgression

Hybridisierung ist ein in der Evolution besonders von Pflanzen beobachtetes Phänomen, welches durch anthropogene Umweltänderungen und durch die Verfrachtung von Populationen stark zugenommen hat. Ein Beispiel für Tiere sind die Wildkatze und die Hauskatze (Gehle und Herzog 2012).

Durch menschliche Einwirkung wurden und werden Baumarten zwischen Ländern und Kontinenten verfrachtet, so dass allopatrische Arten (der gleichen Gattung) in Paarungskontakt treten können. Einen Nachkommen oder Nachfahren aus Paarung von Pflanzen verschiedener Artzugehörigkeit, im Ausnahmefall auch Rassenzugehörigkeit (vgl. Beispiel 2-5), bezeichnet man als eine Hybride. Durch Hybridisierung und durch Paarung der Hybriden mit Individuen einer oder beider Ausgangsarten werden Gene einer Art dem Genvorrat einer anderen zugeführt. Man bezeichnet diesen Genfluss zwischen Populationen verschiedener Arten als Introgression (Anderson und Hubricht 1938). Allendorf *et al.* (2001) bezeichneten auch Paarung zwischen Individuen aus Populationen der gleichen Art als Hybridisierung; jedenfalls ist üblich, Paarung zwischen Wildpflanzen und ihren Kulturformen als Hybridisierung zu bezeichnen. Im Gefolge der Entstehung von Hybriden leidet die Reinheit fremdbefruchtender Arten. Beispiele sind die Introgression der europäischen Platane, *Platanus orientalis*, durch die nordamerikanische Sykomore, *P. occidentalis*, und die der europäischen Schwarzpappel, *Populus nigra*, durch die nordamerikanische *P. deltoides* (vgl. Beispiel 3-2). Seltene Arten sind durch Hybridisierung mit häufigeren Arten besonders bedroht (Carney *et al.* 2000).

Grundlegend für Feststellungen über die Tatsache und den Umfang von Introgression durch verfrachtete Arten sind Methoden der Identifizierung sowohl der reinen Arten als auch kürzlich entstandener Hybriden. Ein Allel A_i , welches nur eine der Ausgangsarten besitzt, bezeichnet man in diesem Zusammenhang als ein *privates Allel*; die andere Art besitzt dann nur die Allele A_j , A_k , usw. Ist die eine Ausgangsart auf das private Allel A_i fixiert, so sind die Hybriden an der Trägerschaft dieses Allels sicher erkennbar; der Genlocus A bzw. das Allel A_i sind damit

diagnostisch und erlauben die Identifikation. Wie man sich leicht vorstellen kann, erfordert die Auffindung einer allelischen Variante von diagnostischem Wert umfangreiche Inventuren in den fraglichen reinen Ausgangsarten. Bei der Paarung von Hybriden untereinander spalten die Allele A_i bzw. A_j , A_k usw. auf und noch ein Viertel der Nachkommen trägt Allele nur einer der beiden Ausgangsarten; nach Paarung einer Hybride mit einem artreinen Individuum tragen die Nachkommen zur Hälfte nur Allele dieser Ausgangsart. Daher ist ab der ersten Hybridgeneration für das Erkennen von Hybriden erst der Allelvorrat mehrerer Genloci hinreichend, und mit zunehmender Anzahl der Generationen wird die Inventur von zunehmend mehr Genloci erforderlich, worauf Benetka *et al.* (1999) hinweisen. Allendorf *et al.* (2001) haben am Beispiel der Salmoniden verschiedene Typen von Hybridisierung und Introgression charakterisiert, Wege zu ihrer Erkennung beschrieben und auf mögliche Konsequenzen hingewiesen. Klingenstein *et al.* (2005) haben Introgression durch gebietsfremde Pflanzenarten als ‚schleichende Florenverfälschung‘ bezeichnet.

Tab. 3-1. Einige Beispiele für die Identifikation von Baumarten und ihrer Hybriden bzw. von Wildarten und ihren Kultursorten mittels genetischer Marker.

Arten	Methode	Autoren
<i>Populus deltoides</i> , <i>P. nigra</i> und <i>P. × euramericana</i>	cp-DNA-RFLPs RAPDs Alloenzyme RFLPs, Alloenzyme Mikrosatelliten	Vornam <i>et al.</i> (1994) Vornam und Franke (1997) Janßen (1997), Heinze (1998), Storme <i>et al.</i> (2004) Holderegger <i>et al.</i> (2005)
<i>Larix europaea</i> , <i>L. kaempferi</i>	Alloenzyme	Bergmann und Ruetz (1987) Häcker und Bergmann (1991)
<i>Ulmus minor</i> , <i>U. laevis</i>	Alloenzyme	Gehle und Krabel (2001, 2002)
<i>Tilia cordata</i> , <i>T. platyphyllos</i>	Alloenzyme	Fromm (1999), Fromm und Hattermer (2003)
<i>Malus sylvestris</i> , <i>M. × domestica</i>	RAPDs Alloenzyme	Vornam und Gebhardt (2000) Wagner und Weeden (2001) Wagner <i>et al.</i> (2004)

Es besteht also nicht nur die Schwierigkeit, einen einzelnen Samen oder Baum als Hybride erster Generation zu erkennen, sondern auch eine allgemein verwendbare Methode zur Erkennung von Hybriden zu entwickeln. Ausgangspunkt der genetischen Untersuchung ist zunächst jedoch die morphologische Zuordnung von Individuen zu reinen Arten bzw. die Erkennung morphologischer Zwischenformen. Die morphologische Zuordnung wird später nach und nach durch genetische Verfahren abgelöst.

Zur Ermittlung der Möglichkeit von Hybridisierung überhaupt sind zunächst Kreuzungsversuche angezeigt. Erst die Ergebnisse genetischer Inventuren erlauben sodann die Einschätzung des tatsächlichen Umfangs der Introgression. In Mischbeständen wird der Anteil der Nachkommen nach artfremder relativ zu arteigener Paarung eingeschätzt. Je nach Mischungsanteilen der Baumarten kann artfremder Pollen in der Konkurrenz mit arteigenem Pollen unterlegen und der Anteil der Hybridnachkommen demzufolge gering sein (Carney *et al.* 2000).

Die Unterscheidung von Arten und die Identifikation von Hybriden mit molekulargenetischen Methoden sind denen anhand morphologischer Merkmale letzten Endes überlegen und heute selbstverständlich geworden. Anders als im Zeitalter der Enzymgenloci als alleinigen genetischen Markern ist für die Untersuchung mit molekulargenetischen Markern Frischmaterial in Form von Blüten bzw. Früchten nicht mehr erforderlich; Herbarmaterial ist ebenso gut geeignet. Zwar versteht sich der Zugang zu einem Labor, doch ist man mit der Materialgewinnung unabhängig von der Jahreszeit bzw. vom Alter der Objekte.

In Tab. 3-1 sind einige Beispiele gelungener Identifizierung reiner Arten und ihrer Hybriden angeführt. In einigen dieser Fälle werden im Rahmen der Züchtung auf dem Wege der Kreuzung Hybriden künstlich hergestellt, so in der Gattung *Eucalyptus*. Hybriden zwischen der Europäischen und der Japanischen Lärche entstanden auf den Britischen Inseln vor langer Zeit spontan, sie entstehen heute auch in eigens dafür angelegten Samenplantagen. Der dort tatsächlich entstehende Hybridanteil an der Nachkommenschaft lässt sich mit genetischen Markern überwachen.

Hybridisierung kommt auch natürlich und je nach Pflanzenfamilie auch zwischen sympatrischen Arten vor, wenn hier auch verbreitete Paarungsbarrieren existieren. Sympatrische Arten hybridisieren nur in geringerem Umfang und hauptsächlich nach empfindlicher Störung ihres Habitats. Bei den Eichen (Curtu *et al.* 2007a) und den Linden (s. Tab.3-1) gibt es mittlerweile sichere Methoden der Zuordnung von Individuen zu reinen Arten bzw. zu Hybriden. In diesen beiden Gattungen sind Hybriden nicht so häufig wie früher angenommen (Fromm 2001, Finkeldey 2001b, Neophytou 2012). Curtu *et al.* (2007b) analysierten einen an Eichenarten reichen rumänischen Wald. Dort waren die Bäume der fünf vertretenen Arten nicht mehr oder weniger regellos verteilt, sondern traten in Gruppen auf, was als Hinweis auf Anpassung an etwas unterschiedliche Habitats (Mikrostandorte) gelten darf (Curtu, mdl. Mitt. 2011). Angesichts der sehr effizienten Samenverbreitung der Eichen ist zu vermuten, dass Eicheln zwar auch unter Bäumen anderer Eichenarten auf den Boden fallen, dass die Etablierung von Jungwuchs jedoch sehr von Bodenunterschieden abhängig ist. Auch die Ulmen, die wegen ihrer starken Dezimierung durch das Ulmensterben Gegenstand von Schutzmaßnahmen sind, neigen zu Hybridisierung, wie Gehle und Krabel (2001, 2002) in genetischen Untersuchungen festgestellt haben; hier gelang es, die einheimischen Arten zu unterscheiden bzw. die Artreinheit fraglicher Individuen zu beurteilen.

Beispiel 3-2. Introgression zwischen europäischer und nordamerikanischer Schwarzpappel. Anders als die nordwestamerikanische Douglasie, die zu einem wichtigen Faktor europäischer Forstwirtschaft geworden ist, traf die wegen ihrer hohen Wüchsigkeit um die Wende des 17. und 18. Jhdts. eingeführte nordamerikanische Schwarzpappel, *Populus deltoides* Marsh., in Europa auf eine kompatible Art, *P. nigra*. Beide Arten sind diözisch und anemophil.

Nach künstlicher Bestäubung kann Pollen von *P. nigra* bei weiblichen Exemplaren von *P. deltoides* effektiv werden (Melchior und Seitz 1968). Künstlich übertragener Pollen von *P. deltoides* keimt zwar auf den Narben von *P. nigra*, doch setzt nach der Befruchtung hohe Zygotensterblichkeit ein – ein Phänomen, das DOBZHANSKY als Hybridschwäche bezeichnete. Den Hybriden gab man die Bezeichnung *P. × canadensis* oder *P. × euramericana*. Wie Melchior und Seitz (1968) in ihren Experimenten ebenfalls feststellten, ist die Kreuzung in reziproker Richtung nicht erfolgreich: Nach Bestäubung von *P. nigra* mit Pollen von *P. deltoides* blieb der Samenanatz gänzlich aus; dagegen entstanden aus Kreuzung von Bäumen beider reinen Arten mit Hybriden in beiderlei Richtung teilweise zahlreiche Sämlinge; dies wurde von Fossati *et al.* (2003) bestätigt.

Die Einstufung von Kreuzungseltern als artrein erfolgte auch hier anfänglich anhand des morphologischen Befunds. Die später zur Hybriderkennung verwendeten Alloenzyme erlaubten bereits die Identifikation von F₁-Hybriden und eines Teils der F₂-Hybriden. Janßen (1997) charakterisierte eine Reihe von Enzymgenloci hinsichtlich ihrer Eignung zur Artbestimmung von Schwarzpappeln bzw. ihrer Hybriden. An einem Sortiment von 126 Klonen gelang die Zuordnung so gut wie immer (120 Fälle) in Übereinstimmung mit dem morphologischen Befund.

Wie Mejnartowicz (1991) fand, wird auch bei Pappeln die DNA der Chloroplasten maternal vererbt. Eine aus einer Hybriden identifizierte Sonde kodiert nach Vornam *et al.* (1994) für ein im Photosystem II involviertes Gen, welches mittels seiner RFLPs zum Nachweis auch der Paarungsrichtung diene. Im Zusammenhang mit den Ergebnissen von Melchior und Seitz (1968) erhöht dies wesentlich den Grad der Sicherheit bei der Untersuchung von Introgression. Die meisten Hybriden der F₂ und späterer Generationen dürften erst in Kombination mit variableren molekulargenetischen Markern in der DNA sowohl des Kerns als auch der Plastiden erkannt werden (Janßen 1997). Nach Tabbener und Cottrell (2003) sind nukleare Mikrosatelliten aufgrund ihrer Homologie in der Sektion *Aigeiros* als Hybridmarker tauglich.

Holderegger *et al.* (2005) verwendeten neben zwei nuklearen DNA-Markern den von Vornam *et al.* (1994) entwickelten cpDNA-Marker zur Prüfung von 304 vermutlich artreinen schweizerischen Schwarzpappeln. Bis auf acht Bäume erwiesen sich in vollständiger Übereinstimmung mit dem Resultat von Alloenzymanalysen alle als *P. nigra*. Die Zuordnung der untersuchten Bäume aufgrund morphologischer Merkmale hatte bereits die Sicherheit dieser Methode gezeigt. Eine

besonders ausführliche Beschreibung der Methoden zur Identifizierung hat Heinze (1998) vorgelegt.

Die Häufigkeit von Introgression wird unterschiedlich beurteilt. In tschechischen Mischbeständen von *P. nigra* und *P. × euramericana* fanden Benetka *et al.* (1999) anhand von Enzymgenloci unter den Nachkommen weiblicher *P. nigra* keine, welche *P. × euramericana* als Pollenelter haben konnten. Schon Melchior und Seitz (1968) hatten aber gezeigt, dass sowohl Bäume von *P. nigra* wie auch solche von *P. deltoides* in beiderlei Richtung mit *P. × euramericana* kreuzbar waren. Die Vermutung lag nahe, dass sie auch untereinander paaren können. Tatsächlich fanden Vanden Broeck *et al.* (2004) unter 34 Samen einer weiblichen *P. nigra*, welche von mehreren *P. × euramericana* eng (in 5 m Abstand) umringt war, 32 Samen, welche einen der umstehenden *P. × euramericana*-Hybriden als Pollenelter haben mussten. Dieses Ergebnis wurde damit erklärt, dass die nächsten männlichen Bäume von *P. nigra* kilometerweit entfernt wuchsen und arteigener Pollen somit knapp gewesen sein muss. Je nach den Umständen kann also Introgression mehr oder weniger häufig eintreten, und das allgemeine Risiko für Introgression ist schwer einzuschätzen. Grundsätzlich kann Introgression von den verbreitet angebauten Hybridpappeln drohen (Tabbener und Cottrell 2003).

Heinze und Lickl (2002) kamen aufgrund auch demographischer Befunde zu dem Ergebnis, dass von massiver Introgression kaum gesprochen werden kann, und dass diese je nach den Umständen allenfalls 5 % pro Generation betragen kann. Tabbener und Cottrell (2003) kamen ebenfalls zu dem Ergebnis, dass Introgression selten sein dürfte (vgl. Beispiel 12-1).

Fossati *et al.* (2003) berichteten von der Untersuchung artspezifischer molekularer Marker in norditalienischen Populationen von *P. nigra*. Einzelne eindeutig als Hybriden erkannte Altbäume gehen dort auf Pflanzung zurück. Sie sind heterozygot für alle artspezifischen Marker und stellen daher künstlich hergestellte Hybriden dar. Junge Nachkommen Europäischer Schwarzappeln trugen in keinem Fall Allele, welche für *P. deltoides* diagnostisch sind. Als mögliche Ursachen für die ausgebliebene Introgression führen die Autoren asynchrone Blüte, Konkurrenzüberlegenheit arteigenen Pollens und frühe Selektion gegen Hybriden an; auch lägen keine experimentellen Ergebnisse über die Transportweiten effektiven Pollens vor. Diese Autoren bezweifelten den angeblich durch Introgression bedrohten Status von *P. nigra* als reine Art. Nichtsdestoweniger ist dieses Risiko vorhanden und könnte je nach den örtlichen Bedingungen in der Zukunft an Bedeutung gewinnen. ♦

Ein Sonderfall liegt bei Wildarten aus der Familie der Rosaceen und deren Kultursorten vor. In den Gattungen *Malus* (vgl. Tab. 3-1), *Pyrus* und *Prunus* sind die natürlichen Restvorkommen einheimischer Arten dem Introgressionsdruck aus ausgedehnten Anbauten von Kulturformen ausgesetzt, welche ihrerseits wenigstens teilweise Hybriden darstellen (vgl. Kapitel 12.2). Die in diesen Fällen schwie-

rige Erkennung von Arten und ihren anthropogen entstandenen Hybriden sowie die noch schwierigere Erkennung von Nachkommen und Nachfahren aus Paarung mit Kultursorten sind die unersetzliche Grundlage für alle Bemühungen um Artreinheit. Wie man sich hier die evolutive Entstehung der zur Identifikation benutzten Unterschiede vorzustellen hat, ist unklar. Möglicherweise stammen diagnostische Gene der Kultursorten von ganz anderen Ausgangsarten, oder diese kamen sehr selten auch in der Wildart vor, haben aber ihre wesentlich größere Häufigkeit erst im Zuge von Domestikation und Züchtung erlangt. Zu Bemühungen um die Erhaltung bzw. Wiederherstellung von Artreinheit vgl. die Kapitel 12.2 und 12.4.

3.2.7 Unsachgemäße Methoden der Züchtung

Ebenso wie unsachgemäße – und nur solche – Methoden der Züchtung bzw. der großmaßstablichen Verwendung ihrer Produkte eine Bedrohung der genetischen Variation von Baumpopulationen darstellen können, ist die Züchtung von Waldbäumen als Mittel der Ertragssteigerung von Wald indirekt als Instrument des Schutzes noch vorhandener Naturwälder anzusehen; die Hebung des Ertrags künstlich begründeter Bestände entlastet schließlich Naturwälder von der Holznutzung.

Unter welchen Umständen Züchtung insbesondere von Baumpopulationen deren genetischer Variation abträglich ist, kommt auf den Einzelfall an, wie im Kapitel 10.6 noch auszuführen ist; dort kommt auch das – leider nicht immer ganz spannungsfreie – Verhältnis zwischen Züchtung und genetischem Ressourcenschutz zur Sprache.

3.2.8 Entwicklungen bei Kulturpflanzen und Haustieren

Neben der allgemein als natürlich angesehenen Biodiversität gibt es eine anthropogene, die auf dem Wege der Züchtung bewusst hergestellt wurde oder auf andere Weise im Zuge der Domestikation entstanden sein kann. Die Biodiversität der Kulturpflanzen und ihrer Sorten sowie die der Haustiere und ihrer Rassen sind von Bedeutung nicht nur im Sinne einer Sicherung vor Versorgungsengpässen der Bevölkerung, sondern auch im Sinne von Anpassung der landwirtschaftlichen Produktion an die wechselnden Anforderungen des Marktes. Auch dieser Teil der Biodiversität ist vom Rückgang erfasst. Die Anzahl der Kulturpflanzen- und Haustierarten ist ebenso stark zurückgegangen wie die ihrer Sorten bzw. Rassen. Nur 30 Kulturpflanzenarten decken bereits mehr als 90 % des Nahrungsbedarfs der Menschheit, obwohl es einmal Zehntausende solcher Arten geben soll. Die Ernährung der heute 6,7 Mia Menschen beruht zu mehr als der Hälfte auf vier Pflanzenarten: Weizen, Reis, Kartoffel und Mais. Die konventionelle Landwirtschaft konzentriert sich immer stärker auf leistungsstarke Sorten dieser Arten. Wurden in China noch 1949 etwa zehntausend Reissorten angebaut, sind es heute

allenfalls nur noch etwa tausend (Mutke und Barthlott 2008). Den Bedarf an tierischen Nahrungsmitteln decken heute zu 90 % gerade einmal 14 Hochleistungsrassen von 40 Nutztierarten, obwohl bei der FAO mehr als 8.000 Rassen registriert sind. Statistisch verliert der Mensch jeden Monat eine solche Rasse. Von den 13 Mio Rindern in Deutschland gehören 97 % nur noch vier der einheimischen Rinderrassen an, deren Anzahl einmal 35 betragen hat.

3.3 Indirekte menschliche Einwirkungen

Vom Menschen unbeabsichtigte, nichtsdestoweniger in Kauf genommene, Änderungen besonders der physischen Umwelt bedeuten veränderten Selektions- und Anpassungsdruck auf biologische Populationen. Diese anthropogenen Umweltänderungen laufen in Zeiträumen ab, die wesentlich kürzer sind als die evolutionären Zeiträume, in welchen sich Baumpopulationen – hierzulande seit der nacheiszeitlichen Rückwanderung – an ihre heutige Umwelt angepasst haben. Ebenso wie die Verschleppung von Parasiten und Phytophagen (vgl. Kapitel 3.2.5) zogen in Baumpopulationen schädliche Immissionen Änderungen genetischer Strukturen nach sich (Geburek 2005b). Tzschacksch (2012a, b) zeigte anhand von Feldbeobachtungen an Propflingen mit Fichte genetisch kontrollierte Unterschiede in Immissions- und damit einhergehender Trockenheitstoleranz. In den 70er bis zu den 90er Jahren des vorigen Jahrhunderts führte der Ausstoß von SO₂ und anderer Immissionen zur direkten Schädigung von Assimilationsorganen der Bäume und zu Bodenversauerung. Der durch sauren Regen im Wald angerichtete Schaden hatte bzw. hat vielleicht noch immer genetische Implikationen (Geburek 2000a). Dabei zeigte sich die für Baumpopulationen große Bedeutung der Heterozygotie.

Neben dieser zeitweiligen Vergiftung der Atmosphäre macht sich Schadstoffanreicherung auch in Böden bemerkbar. Beispielsweise besteht nur etwa ein Prozent des globalen Wasservorrats in Süßwasser. Ein hoher Anteil an dessen Verbrauch entfällt auf die Landwirtschaft in trocken-heißem Klima. Wandelt man dort Wälder in Agrarland um, können mit steigendem Grundwasser Salze in den Oberboden gelangen. Bei starker Bewässerung werden überdies Natrium- und Chloridionen aus dem Grundgestein herausgelöst. In den südostasiatischen Flussdeltas stellt Salz durch den angehobenen Meeresspiegel ein Problem dar. Man rechnet mit einem durch solche Schäden verursachten Verlust von Anbaufläche im Umfang von etwa 3 ha je Minute. Zwar sind die Pflanzen evolutionär einmal im Meer entstanden, doch haben die meisten Pflanzen, insbesondere unsere Nutzpflanzen, die Anpasstheit an Salzböden verloren (zu den Ausnahmen gehört *Populus euphratica*). Dieses – künstlich entstandene – Kompartiment der Biodiversität ist damit von einer Einschränkung bedroht, welche Folgen für die künftige Ernährung der Menschheit besitzt. Salztolerante Sorten wichtiger Kultur-

pflanzen wie Reis oder Weizen konnte die Züchtung bis heute nicht zur Verfügung stellen; bei diesen Arten ist auch Dürretoleranz gefragt.

Während die kurzwellige Sonnenstrahlung ungehindert auf die Erdoberfläche trifft, behindert die Anreicherung dieser Spurengase die langwellige Abstrahlung, wodurch sich die Atmosphäre erwärmt. Dieser Treibhauseffekt wurde erstmals 1824 durch Jean Baptiste Fourier in seinen „Bemerkungen zur Temperatur des Erdballs und des Planetensystems“ beschrieben. Durch den Befund, dass Kohlendioxid, Wasserdampf und Ozon in der gasförmigen Hülle unseres Planeten die abgestrahlte Wärme zurückhalten, untermauerte John Tyndall 1859 Fouriers These. Im Jahre 1896 gelang Svante Arrhenius die Quantifizierung der Erderwärmung durch den Kohlendioxidgehalt der Atmosphäre, indem er die Strahlungswirkung dieses Gases feststellte und auf seine Wirkung als Rotlichtbarriere (selective absorption) hinwies (Arrhenius 1896). Er erhielt für seine Erkenntnisse 1903 den Nobelpreis.

Das Leben auf unserem Planeten wird durch diese Infrarotstrahlung erst ermöglicht. Im Zuge der großmaßstablichen Verwendung fossiler Brennstoffe seit dem Beginn der Industrialisierung gelangen nun aber gewisse Spurengase in größerem Umfang in die obere Atmosphäre. Im Jahre 1957 erklärte Charles David Keeling den Zusammenhang zwischen diesem Vorgang und dem Anstieg der Erderwärmung. Seit den 50er Jahren des vorigen Jahrhunderts herrscht nun Gewissheit darüber, dass der anthropogen verstärkte Ausstoß von Spurengasen den Strahlungshaushalt der Atmosphäre im früher vermuteten Sinne entscheidend beeinflusst. Dieser hauptsächlich auf dem Ausstoß von Kohlendioxid (CO_2) bei der Verbrennung fossiler Brennstoffe beruhende Treibhauseffekt wird verstärkt durch den Ausstoß anderer Gase wie Methan (CH_4) aus Wiederkäuerherden und Nassreisfeldern; er trägt ein Fünftel zum Treibhauseffekt bei. Ein weiteres Fünftel wird der Emission von CO_2 durch die globale Entwaldung zugeschrieben. Chemisch hochaktive Stickoxide (NO_x) bzw. Fluor-Chlor-Kohlenwasserstoffe (FCKW) greifen die Ozonschicht an. Zwischen 1990 und 2008 sind die Emissionen von CO_2 um 40 % gestiegen, davon allein seit dem Jahre 2000 um 30 %. Das Entweichen gigantischer Mengen von Treibhausgasen aus den auftauenden Permafrostböden, welche derzeit eine Senke für CO_2 darstellen, zöge eine Beschleunigung der Erderwärmung nach sich. Die Erwärmung kühlerer Regionen hat aber nicht einfach eine Verbesserung der Wachstumsverhältnisse der dortigen Waldbaumpopulationen zur Folge, worauf Koski (2000) hinwies.

Größere Mengen des in die Atmosphäre ausgestoßenen Kohlendioxids werden von den Ozeanen aufgenommen und bewirken deren Versauerung. Dies hat Folgen für die marine Lebewelt, die in vielen Ländern große Bedeutung für die ohnehin prekäre Ernährungssituation der menschlichen Gesellschaft haben.

Klimawandel und damit auch Klimaerwärmung hat es im Laufe der Erdgeschichte immer gegeben. Es gab Zeiten mit höherem CO_2 -Gehalt der Atmosphäre; die derzeit beobachteten Veränderungen sind nichtsdestoweniger alar-

mierend. In den vergangenen hunderttausend Jahren schwankte der CO₂-Gehalt der Atmosphäre zwischen 180 und 280 ppm; er beträgt derzeit 385 ppm.

Die Temperatur ist seit dem Beginn der Industrialisierung vor 150 Jahren auf der Nordhälfte des Globus um 0,6°C gestiegen. Außer aus der Verbrennung fossiler Energieträger wird der CO₂-Gehalt der Atmosphäre gespeist aus der Karbonatverwitterung, aus Vulkanismus und der Atmung sowie Verwesung biologischer Organismen. Seit der Mitte des 18. Jhdts. ist die CO₂-Menge um gut 38 % angestiegen; allein in der Dekade von 2000 bis 2009 betrug der Anstieg fast 2 %. Ein strafbarer Kausalzusammenhang zwischen CO₂-Gehalt und Temperatur wird vielfach bezweifelt. Äußerungen von Skeptikern zufolge wird die CO₂-Steuerung der Temperatur nur deshalb angenommen, weil bislang keine andere Erklärung existiert. Wenn die Unterscheidung zwischen natürlichen und anthropogenen Schwankungen der Zusammensetzung der Erdatmosphäre auch schwierig bliebe – die Tatsache zunehmender Erderwärmung bleibt bestehen. Zumindest werden natürliche Vorgänge durch anthropogene Emissionen verstärkt.

Die Erwärmung der Atmosphäre bedingt das Abschmelzen der polaren Eisschilde und des Eises in höheren Lagen der Gebirge. Die arktische Eisbedeckung ist seit 1980 um 30 % zurückgegangen; dort gehen – mit zunehmender Tendenz – jährlich riesige Mengen von Eis verloren. Eine Folge ist die Veränderung der Abstrahlung der Erdoberfläche, die zu einer Beschleunigung der Erderwärmung beiträgt. Im Verbund mit der Wärmeausdehnung der Ozeane steigt der Meeresspiegel jährlich um etwa 3 mm. Bis zum Jahre 2050 befürchten manche Experten einen weiteren Anstieg um einen halben, bis zum Ende des Jahrhunderts um einen ganzen Meter. Dies führt zur Überflutung küstennaher Gebiete und wird Millionen Menschen aus ihren dortigen Siedlungsgebieten vertreiben; besonders in den Tropen leben viele Menschen in weniger als einem Meter Seehöhe. Von den Folgen für die dortige menschliche Bevölkerung einmal abgesehen, führt dies zuallererst zur massiven Bedrohung der Mangrovenwälder. Für die Eventualität des Abschmelzens des gesamten Grönlandeseis wäre gar ein Anstieg um mehrere Meter zu befürchten.

Man versucht, das künftige Klima bestimmter Teile der Erde mithilfe von Klimamodellen vorauszusagen. Voraussagen für die fernere Zukunft (hundert oder zweihundert Jahre) werden natürlich weniger genau. Dennoch sind diese Modelle und die darauf aufbauenden Szenarien die einzige Möglichkeit, Einblicke in unsere Zukunft zu gewinnen. Anhand von Messdaten aus den vergangenen Jahrzehnten ließen sich die verwendeten Prozessmodelle auch verifizieren, so dass – bei aller gegenüber Sensationsmeldungen angebrachten Skepsis – auf diese Vorgänge aufmerksam zu machen ist. Die erforderlichen Messdaten wurden an Klimaarchiven gewonnen, in denen Änderungen der Temperatur bzw. des CO₂-Gehalts der Atmosphäre dokumentiert sind (Korallenriffe, Meeressedimente, Jahrringe von Bäumen, Luftblasen in Eiskernen usw.).

Mithilfe von Klimamodellen hat man auch aus den heutigen Verbreitungsgren-

zen biologischer Arten deren Klimaansprüche abgeleitet und daraus auf deren künftige Verbreitungsgrenzen sowie die der zugehörigen Ökosysteme geschlossen. Das Klima ist jedoch nur ein Teil der Umwelt. Biotische Systeme sind mindestens so komplex, und deren klimabedingte Veränderungen sind bisher weit weniger untersucht als das Klima. So finden in diesen Modellen die genetische Differenzierung von Populationen und deren Anpasstheit an unterschiedliche Klimabedingungen keine Berücksichtigung. Den vielfältigen genetischen Implikationen des globalen Wandels in den Umweltverhältnissen von Pflanzenpopulationen gelten heute angestrenzte Bemühungen der genetischen Forschung.

Einige Gebiete erwärmen sich schneller als andere; die Folgen des globalen Klimawandels sind also regional verschieden. Die von der Erderwärmung vermutlich weniger betroffenen Gebiete sind die Siedlungsräume der Industrienationen, welche aber durch ihren Ausstoß von Treibhausgasen die Hauptverursacher des Klimawandels sind. Neben dem allgemeinen Temperaturanstieg hat der Treibhauseffekt weitreichende Folgen für die Menge der Niederschläge, aber auch deren Verteilung auf die Jahreszeiten. Ein weiteres Austrocknen der Subtropen führte dort zu großer Trinkwasserknappheit. Klimafolgen wie etwa die Destabilisierung des indischen Sommermonsuns oder die weiterhin an Stärke zunehmenden Niederschlagsschwankungen in der Sahelzone würden die Lebensbedingungen von Hunderten von Millionen Menschen bedrohen. Zumindest für unseren Teil der Welt werden zwar mehr winterliche, dafür aber weniger sommerliche, Niederschläge erwartet. Dies wiederum führt zu sommerlichen Dürreperioden, Überschwemmungen und Erosion. Allgemein nimmt die Neigung zu extremen Niederschlägen zu. Es herrscht mehr Wind mit höheren Geschwindigkeiten. Damit wächst die Gefahr, dass Brände außer Kontrolle geraten; zahlreiche Katastrophenberichte der letzten Jahre bekräftigen diese Befürchtung.

Sollte der gegenwärtige und für die Zukunft prognostizierte Klimawandel Skeptikern zufolge nicht durch menschliches Zutun verursacht sein, so bleiben doch die vielfältigen Folgen für die belebte Welt, besonders der veränderte Selektionsdruck auf Pflanzen und Tiere, ein Problem.

Aufgrund umfangreichen Monitorings von Schadstoffablagerung bzw. Mortalität stellen Lorenz *et al.* (2005) fest, dass der Zustand des heute vorhandenen, derzeit etwas zunehmenden, europäischen Waldes (noch) keinen Anlass zur Sorge gibt. Nichtsdestoweniger unterliegt der Wald vielfältigen Einflüssen des Menschen und erfordert die Reduktion von Schadfaktoren.

3.4 Genetische Konsequenzen großräumiger Umweltänderung für Baumpopulationen

Ändert sich die globale Umwelt oder doch die einer ganzen Population stark, ist diese Veränderung von einiger Dauer, oder tritt gar eine Kombination verschiedener Arten von Stress (Karnosky *et al.* 2000) ein, eröffnen sich ihr grundsätzlich

drei Möglichkeiten: Auswanderung, Anpassung oder Aussterben. Aitken *et al.* (2008) haben die vom Klimawandel für Baumpopulationen zu erwartenden Folgen einer vergleichenden Untersuchung unterzogen. Wir betrachten hier den Fall einer Population, deren sämtliche Individuen einem räumlich homogenen Umweltdruck ausgesetzt sind.

3.4.1 Wanderung

Die Wanderung von Populationen in ein besser geeignetes Habitat hat sich im Verlauf der Erdgeschichte auch bei Pflanzen vielfach vollzogen, wie sich aus Pollenfunden bzw. Makrofossilien rekonstruieren ließ. Im Zusammenhang mit der Vereisung ihres Habitats haben Baumpopulationen über Breitengrade und Seehöhen hinweg weite Entfernungen in ihre Refugien und danach in ihre heutigen Habitate überwunden. Diese Wanderung erfolgte nicht notwendig in breiter Front in jeweils angrenzende Habitate, sondern sie war begleitet von der Bildung teilweise weit voranschreitender Avantgarden, deren begrenzter Genvorrat erst später durch Zufuhr aus dem des nachrückenden ‚Feldes‘ wieder ergänzt wurde.

Indessen überschritten die nach der Vereisung pro Jahr zurückgelegten horizontalen Strecken kaum 100 Meter. Die während des derzeitigen Klimawandels für die Anpassung erforderliche Wandergeschwindigkeit übertrifft die der geschichtlich belegten nacheiszeitlichen Rückwanderung der Baumarten bei weitem. Angesichts geringer natürlicher Wanderungsraten soll dieser Prozess durch Maßnahmen nach dem Modell der ‚assisted colonization‘ (vgl. Kapitel 8.3) künstlich gestützt werden. Diese künstliche Migration wäre mit verändertem Selektionsdruck verbunden, worauf in Kapitel 3.4.2 zurückzukommen ist. Unter dem Druck des globalen Klimawandels werden etwa Verfrachtungen in kühlere, niederschlagsreichere Habitate in Richtung der derzeitigen vertikalen Baumgrenze diskutiert. Angesichts geringer Wanderungsraten diskutierten Aitken *et al.* (2008) auch komplexe Modelle großmaßstablicher derartiger Maßnahmen.

Die von Populationen im Laufe ihrer Evolution zurückgelegten weiten Wanderstrecken sind heute für viele Arten nicht mehr möglich. Namentlich für Baumpopulationen sind dieser Wanderung heute in dicht vom Menschen besiedelten Gebieten bzw. Kulturlandschaften enge Grenzen gesetzt. Im Zuge der Umgestaltung der Landschaft sind die Nachbarhabitate ihrer Populationen oft beseitigt, zerstückelt oder überhaupt nicht mehr erreichbar.

3.4.2 Anpassung

Der in Populationen vor sich gehende evolutionäre Anpassungsprozess beruht auf der Häufigkeitszunahme solcher genetischer Varianten, die ihren Trägerindividuen erhöhte Fitness verleihen, und hat somit einen Selektionsprozess zur Voraussetzung. Das Anpassungsvermögen von Populationen, d.h. ihre Anpassungskapazität, ist genetisch kontrolliert. Es beruht auf der Präsenz solcher genetischer

Varianten, welche einmal durch Mutation entstanden sind, anfänglich geringe Häufigkeit besaßen und im Lauf von Generationen an Häufigkeit zunehmen konnten. Selektion greift in verschiedenen ontogenetischen Stadien an. Entscheidend ist eine je nach Genotyp unterschiedliche Überproduktion von Nachkommen; der dadurch entstandene Überhang wird nachfolgend wieder abgebaut, wobei sich die genotypisch unterschiedliche Viabilität auswirkt (vgl. Abb. 1-2). Voraussetzung für das Ingangkommen gerichteter Selektion ist also Variation an adaptiv relevanten Genorten. Ob ein allmählicher evolutionärer Anpassungsprozess gelingt, hängt indessen nicht nur von der Anpassungsfähigkeit der Populationen (s. Kapitel 6.2) ab, sondern auch von der Stärke des mit der Umweltänderung verbundenen Selektionsdrucks sowie von der Geschwindigkeit der Umweltänderung relativ zur Generationsdauer der Population. Der Klimawandel weist verschiedene Korrelate der Erderwärmung auf. Die Geschwindigkeit des heute beobachteten Klimawandels ist im Verhältnis zur Generationsdauer von Waldbäumen besonders hoch. Vielen Baumpopulationen, deren langsame Generationenfolge hinter der Geschwindigkeit der derzeitigen Veränderung des Selektionsdrucks der Umwelt besonders weit zurückbleibt, stehen also einschneidende biologische Folgen des Klimawandels bevor. Die Geschwindigkeit des gegenwärtigen anthropogenen Temperaturanstiegs in Mitteleuropa übertrifft die der nachweislichen Erwärmung um etwa das 10fache.

Aitken *et al.* (2008) referierten verschiedene, auch eigene, Modelle zum Verständnis der Grenzen, welche der Anpassung gesetzt sind. Diese bestehen in der Eigenart des Selektionsdrucks und seiner Änderungen, in dem Modus der genetischen Kontrolle der Fitness, der durch hohen Umweltdruck immer wieder reduzierten Populationsgröße und dem dadurch implizierten Variationsverlust. Selektionsdruck wird nicht nur direkt durch die Änderung von Temperatur und Feuchtigkeit ausgeübt, sondern auch durch andere, konkurrierende, Arten, Phytophagen und Parasiten ausgelöst; die Populationsstärke letzterer wird in unseren Breiten durch das Ausbleiben starker Winterfröste gefördert. Der von der biotischen Umwelt ausgehende Anpassungsdruck kann den von der Erderwärmung ausgehenden übersteigen. Hinzu kommt die zunehmende Häufigkeit extremer Witterungen.

Wie bereits in Kapitel 1.2 erwähnt, können gerichtete Prozesse der Anpassung an einen bestimmten Umweltfaktor zum Verlust an genetischer Variation führen und damit Einbußen von Anpassungsvermögen an abermals veränderte Umweltbedingungen zur Folge haben. Dass eine anpassungsrelevante genetische Variante bei nicht allzu starkem Selektionsdruck im Laufe einer nicht zu großen Anzahl von Generationen keinem übergroßen Verlustrisiko durch Drift ausgesetzt ist und in einer hinreichend großen Anzahl von Individuen realisiert werden kann, setzt eine gewisse Mindesthäufigkeit voraus, die man einmal bei etwa 0,02 angesetzt hat (Finkeldey und Gregorius 1994). Die Entstehung besser angepasster Individuen in ausreichendem Umfang hängt auch von der Ausgangshäufigkeit der fitness-

liefernden genetischen Varianten ab. Sind diese selten, bedarf es unter Umständen vieler Generationen, bis Genotypen mit höherer Fitness in nennenswertem Umfang gebildet werden können. Ferner verlangsamt sich der Anpassungsprozess in dem Maße, in dem Angepasstheit auf dem Zustand mehrerer Genloci beruht.

Je nach Art der Genwirkung auf die Fitness und damit die Selektionskoeffizienten der einzelnen Genotypen kann Selektionsdruck allerdings auch bewirken, dass nicht einzelne Allele auf Kosten anderer immer häufiger werden, sondern dass – bei Fitness-Vorteil Heterozygoter – irgendwann ein Stillstand dieser Entwicklung in Form eines durch die Selektion selbst aufrechterhaltenen stabilen Gleichgewichts führt.

Die Fähigkeit von Genotypen zur phänotypischen Reaktion ihres Stoffwechsels auf Umweltänderungen bezeichnen wir als ihre physiologische Plastizität (Schlichting 2002). Bradshaw (1965) hatte die Plastizität eines Genotyps als das Ausmaß verstanden, in dem sich die von ihm in verschiedenen Umwelten gebildeten Phänotypen unterscheiden. Der Phänotyp umfasst auch die Fitness, d.h. seine Viabilität und den Umfang seines Gametenbeitrags zur Folgegeneration. Damit ist physiologische Anpassung von ganz unmittelbarer Bedeutung für das Überleben und das Ausmaß der Reproduktion (Finkeldey und Mátyás 2000).

Die Bedeutung physiologischer Anpassung für Populationen liegt auch in der Geschwindigkeit, mit der sie bei gegebenem Genotyp im Lauf der Ontogenese – ohne Generationswechsel – eintreten kann. Ein evolutionärer Anpassungsprozess kommt nur dann in Gang, wenn die an der Ausprägung der Plastizität beteiligten Merkmale auch genetischer Kontrolle unterliegen. Die evolutionäre Anpassung durch genetische Selektion in Populationen setzt erst ein, wenn die Grenzen der Plastizität der Individuen überschritten werden. Wie Finkeldey und Mátyás (2000) betonen, führt physiologische Anpassung zunächst nicht zu Änderungen genetischer Information und ist daher von evolutionärer Anpassung sorgfältig zu unterscheiden. Indessen spielen sowohl genetische wie auch physiologische Anpassungsprozesse eine Rolle bei der Auswahl von Genressourcen (vgl. Kapitel 6.2).

3.4.3 Aussterben

Wo sowohl der Anpassung als auch der Wanderung Grenzen gesetzt sind, stellen diese beiden Vorgänge keine echten Alternativen dar. Sind die Grenzen sowohl der Wanderung als auch der Anpassung erreicht, steigt das Risiko der Extinktion; einige Arbeiten über ökologische und demographische Einflussgrößen der Extinktion wurden durch Hattemer (2005) referiert. Ebenso wie das Werden ist auch das Vergehen von Populationen und Arten ein Phänomen der Evolution. Im Zuge massiver Beeinträchtigung biologischer Populationen ist heute aber zu befürchten, dass Extinktionen von Arten gegenüber ihrer Entstehung weitaus überwiegen und dass somit ständig Verluste an Biodiversität eintreten. Schon das Verschwinden einer Population kann für die betreffende Art den Verlust angepasster genetischer

Information bedeuten, welcher einen Schritt auf dem Wege zum Verlust der Art darstellt.

Bei dieser stark vereinfachten Darstellung von Alternativen der Reaktion auf eine deterministische Umweltänderung darf nicht vergessen werden, dass besonders eine starke Umweltänderung zunächst die Größe und Dichte der Population verringert. Neben demographischen Risiken bedeutet dies auch die Minderung der Wahrscheinlichkeit für Mutationen. Die Zerstückelung von Pflanzenpopulationen bedeutet örtlich den Schwund ihrer genetischen Variation und Anpassungsfähigkeit, welchem Genfluss nicht mehr so leicht entgegenwirken kann. Dies bringt auch stochastische genetische Folgeerscheinungen mit sich. So gehen dem demographischen Prozess der Extinktion im Allgemeinen ein driftbedingter Schwund der genetischen Variation und eine Zunahme der Inzucht voraus (Gaggiotti und Hanski 2004). Für die Zukunft gilt es, die Anzeichen drohenden Aussterbens von Populationen zu erkennen.

Mögen die hier referierten Szenarien auch auf heuristischen Modellen oder mehr oder weniger unsystematischen Beobachtungen beruhen, so wird doch ihre Aktualität zunehmen und die Umsetzung in operationale Maßnahmen wird anstehen. Zur Schaffung experimenteller Grundlagen sind die Suche nach toleranzliefernden genetischen Varianten durch Assoziationsstudien (vgl. Kapitel 2.8) sowie speziell geplante Provenienzversuche (Kapitel 6.5 und 10.3.1) dringlich. Aber auch nach Stützung der Modelle durch empirische Daten wird die Voraussage genetischer Konsequenzen des Klimawandels mit Unsicherheiten belastet bleiben.

3.5 Artenverlust

Man hat die Gesamtzahl heute lebender Arten sehr unterschiedlich eingeschätzt; allgemein geht man von einer Anzahl von 10 bis 20 Millionen (darunter etwa 350.000 Pflanzenarten) aus und verkennt dabei nicht, dass diese Anzahl ständig dramatische Verluste erleidet. Nach Angaben des World-Wide Fund for Nature (WWF) sind derzeit 34.000 Arten bedroht. Nach – sehr groben – Schätzungen sterben pro Tag zwischen 50 und 150 Arten aus. Nach der 2008 auf dem Kongress der Weltnaturschutzunion (International Union for the Conservation of Nature, abgek. IUCN) in Barcelona vorgelegten Roten Liste bedrohter Tiere und Pflanzen waren fast siebzehntausend von vierundvierzigtausend untersuchten Arten in Gefahr, und zwar 1.300 mehr als noch im Jahre vorher. Schwerpunkt der Untersuchung waren Säugetiere, unter denen es natürlich auch „Gewinner“ wie den afrikanischen Elefanten gibt – sofern es gelingt, Wilderer fernzuhalten. Derzeit umfassen die Roten Listen weltweit fast 24.000 Tier- und Pflanzenarten.

Mit dem Rückgang der Waldfläche muss der Verlust vieler biologischer Arten einhergegangen sein und weiter einhergehen. Der Artenverlust ist zwar nicht das einzige, jedoch ein besonders markantes, Anzeichen für Verluste an Biodiversität. In vielen Teilen der Welt ist der Artenschwund direkte Folge des menschlichen

Bevölkerungswachstums. Dieses Wachstum ist noch immer im Steigen begriffen und wird nach Schätzungen des Department of Economic and Social Affairs der Vereinten Nationen (ESA, Anonymus 2001) im Jahre 2050 bei 9 Mia Erdbewohnern kulminieren. Wie Sisk *et al.* (1994) feststellten, ist die Verarmung der globalen Biodiversität die unvermeidliche Folge des Missbrauchs natürlicher Ressourcen.

Einer genauen Bezifferung des vermutlich enormen Artenschwunds von ca. 1 % jährlich stehen methodische Schwierigkeiten entgegen (Finkeldey und Hattermer 1993). So ist die heutige Artenvielfalt nur ihrer Größenordnung nach bekannt; erst recht gilt dies für die ursprüngliche, d.h. beim Einsetzen massiver menschlicher Einwirkung bestehende. Darüber hinaus ist die Dokumentation des Verschwindens einer Art mit Unsicherheiten verbunden. Beispielsweise stellte sich bei der Inventur von Amphibienarten – der taxonomischen Gruppe mit dem höchsten Anteil bedrohter Arten – in Madagaskar, einem Zentrum der Artenvielfalt, heraus, dass der Umfang nachgewiesenen Artenschwunds durch die Neuentdeckung von Arten stark verwischt und teilweise überkompensiert werden kann. Es wird vermutet, dass in anderen Teilen der Tropen die Vielfalt der verschiedensten biologischen Arten bisher unterschätzt wurde. Ein großer Teil von Arten kommt in stark zerstückelten Tropenwäldern noch heute vor. Ohne deren eingehende Inventur ist eine Einschätzung des Artenschwunds also kaum möglich, d.h. ohne genaue Angaben aus periodisch wiederkehrenden Erhebungen sind Aussagen über Ausmaß und Geschwindigkeit der Abnahme der Biodiversität unsicher. Angaben hierüber variieren sehr nach taxonomischen Gruppen, Festlands- bzw. Inselarten usw. Bei aller Unsicherheit ist die Größenordnung vereinzelter Angaben doch alarmierend. Besonders auffallende oder gar ästhetisch schöne Arten wie bestimmte Bäume, Tagfalter oder Vögel (etwa die Eisvögel) können als wichtige Zeiger dienen, doch sind andere, unauffällige, Arten möglicherweise von erheblich größerer ökologischer Bedeutung.

Wilson (1992) beziffert den jährlichen Rückgang der Artenzahl allein in den Tropenwäldern auf 50.000; für die Amazonas-Regenwälder wird mit einer besonders starken Abnahme der Artenvielfalt gerechnet. Für Amphibien, Vögel und Säugetiere schätzt man, dass die Aussterberate im abgelaufenen Jahrhundert das mindestens 10fache der natürlichen Rate betragen hat. Ist schon der Verlust einer genetischen Variante endgültig, so trifft dies erst recht auf eine einmal verlorengegangene biologische Art zu. Der Verlust von Arten betrifft nicht zuletzt Bäume (Stern und Roche 1974); ein Viertel der Nadelbaumarten ist bereits heute als bedroht eingestuft.

Unter Benutzung verschiedener Methoden haben Thomas *et al.* (2004) für etwa 20 % der Erdoberfläche das durch den globalen Klimawandel und dessen mannigfache Folgeerscheinungen bedingte Extinktionsrisiko einiger biologischer Artengruppen geschätzt. Diese Autoren halten global bis zu 38 % der von ihnen untersuchten Arten bis zum Jahre 2050 zum Aussterben verurteilt; sie stellen

überdies fest: „*Returning to near pre-industrial global temperatures as quickly as possible could prevent much of the projected, but slower-acting, climate-related extinction from being realized.*“ Auch Aitken *et al.* (2008) referierten entsprechende Voraussagen für verschiedene Regionen der Erde.

4. Schutz der Biodiversität

Aus der Tatsache, dass Biodiversität keine feststehende Größe darstellt, sondern dass sie neben natürlichen Veränderungen auch gravierenden anthropogenen Veränderungen unterliegt und noch unterliegen wird, ergibt sich unmittelbar der Gedanke an ihren Schutz. Ansätze hierzu sind unterschiedlich motiviert. Schutzmaßnahmen erfüllen bestimmte Aufgaben und beziehen sich auf konkrete Bedrohungen der Biodiversität.

4.1 Motive

Wie in der Präambel des Übereinkommens über die biologische Vielfalt (CBD, Anonymus 1993a) zum Ausdruck kommt (s. Kapitel 14.1), gibt es verschiedene Motive für den Biodiversitätsschutz. Biodiversität ist das Produkt der biologischen Evolution, welche die Vielfalt der Populationen und Arten hervorgebracht hat und welche bis heute anhält. Ihr Schutz ist durch ethische, ökologische, ökonomische und mittlerweile rechtliche Verpflichtungen motiviert (DRZE 2008). Ethisch motiviert sind im Grunde alle Bemühungen um die Erhaltung von Biodiversität um ihrer selbst willen aus der Achtung vor der belebten Umwelt des Menschen heraus. Unter diesem Aspekt verdienen alle Elemente der belebten Welt unsere Aufmerksamkeit und unsere Bemühungen in gleichem Maße.

Die Erhaltung der Biodiversität vor allem der Schlüsselarten von Ökosystemen, insbesondere der Baumflora, hat starke ökologische Argumente für sich; denn Biodiversität ist die Voraussetzung für das Funktionieren von Ökosystemen. Beim Aussterben von Organismenarten gehen mit den genetischen Ressourcen auch Ökosystemdienstleistungen verloren. Nicht zu verkennen ist schließlich die Biodiversität als Grundlage menschlichen Lebens auf unserem Planeten überhaupt. Der Schutz der Biodiversität kann unmittelbar menschlichen Interessen dienen, darf dabei aber natürliche Belange nicht unberücksichtigt lassen. Auch ökonomische und ökologische Motive und Ziele sind kaum ganz klar zu trennen; sie sind teilweise eng verquickt.

Rein ökonomisch motiviert ist augenscheinlich die Generhaltung bei Kulturpflanzenarten und Haustierrassen; hierfür gibt es mit Blick auf die nachhaltige Ernährung der Weltbevölkerung allerdings auch einen gewichtigen ethischen Grund. Rein ästhetisch sind Erhaltungsbemühungen sicher nur im Falle weniger Arten motiviert.

Die Abwägung zwischen verschiedenen Motiven, möglichen Wertzuweisungen sowie Lösungen daraus resultierender Konflikte hat viele Autoren beschäftigt. Eriksson *et al.* (1993) skizzierten einige dieser Gedanken, ohne konkrete Maßnahmen daraufhin zu untersuchen, inwieweit sie *allen* Anforderungen gerecht werden.

In ihrer Behandlung verschiedener Motive für Generhaltung im Allgemeinen betonen Kunin und Lawton (1996) über den Wert zu erhaltender Variation hinaus die Pflege eines Wissensgebiets um seiner selbst willen als wertvoll. Hoffen wir, dass es Eingang in das öffentliche Bewusstsein findet – und etwas bewirkt.

4.2 Aufgabengebiet des Biodiversitätsschutzes

Die Konsequenz aus der Bedeutung der Biodiversität und ihrer Bedrohung ist die Verpflichtung zur Erhaltung möglichst vieler, genetisch variabler, biologischer Arten. Wir unterscheiden drei große Aufgabengebiete, welche nach unterschiedlichen Graden der Konkretisierung von Maßnahmen verlangen.

4.2.1 Aufgabe (1): Die Bewahrung der globalen Biodiversität.

Der Schwund an Biodiversität findet seinen sinnfälligen Ausdruck im Rückgang der Anzahl lebender Arten. Schutz der Biodiversität bedeutet primär, diesem Rückgang Einhalt zu gebieten. Er bedeutet aber auch, diesen Schutz langfristig wirksam werden lassen und bereits der Einschränkung des Vorrats biologischer Arten an genetischen Varianten gegenzusteuern. Dieses Ziel verfolgt das Übereinkommen über die Biologische Vielfalt (s. Kapitel 14.1). Ein wichtiges Element der Erfüllung dieser Aufgabe (1) ist der Klimaschutz. Zur Begründung dient, dass globale Umweltänderungen nicht nur abträgliche Auswirkungen auf die globale Biodiversität haben, sondern auch unmittelbar Katastrophen für die menschliche Bevölkerung bedeuten können. Die Einrichtung von Schutzgebieten, wie sie in

Art. 8 des Übereinkommens über die Vielfalt erwähnt sind, ist ein wichtiges Instrument des globalen Biodiversitätsschutzes. Lindenmayer *et al.* (2006) gaben einen Überblick über die Vielzahl der denkbaren bzw. praktizierten Maßnahmen zum Schutz der Biodiversität.

Die Bewahrung vor allem der natürlichen Biodiversität als des Erbes der jetzt 3,5 Mia Jahre dauernden biologischen Evolution ist eine nicht rein wissenschaftliche Herausforderung, sondern geht alle an – dies umso mehr, als das hohe Tempo des heute zu beobachtenden Schwunds der Biodiversität durch den Menschen verursacht ist. Die Biodiversität ist als Gemeingut der Menschheit zu betrachten. Ihre ökonomische Bewertung durch Marktpreise ist nur für Teilbereiche möglich und überdies mit Unsicherheiten belastet.

Mit Verschärfung des Klimawandels und mit Zunahme des Bevölkerungsdrucks wird die Betrachtung bedrohter Ökosysteme in der Zukunft zunehmend an Bedeutung gewinnen und die Generhaltung einzelner Zielarten wird hier einzuordnen sein. Zwar sind Baumarten die Schlüsselarten von Waldökosystemen, doch umfassen diese oft nicht das gesamte für deren Stabilität erforderliche Artenspektrum. Mehr und mehr wird man Bemühungen um die Generhaltung von Zielarten (vgl. Kapitel 4.2.3) auf das Spektrum ihrer Begleitarten ausdehnen müssen. Mit diesen sind die Zielarten besonders in tropischen Wäldern eng vernetzt; so bietet ein diverses Spektrum von Begleitarten nicht nur die ganzjährige Nahrungsbasis für mutualistische Pollinatoren und Samenverbreiter, sondern es übt namentlich bei geringer Populationsdichte auch eine wichtige Brückenfunktion für diese Mutualisten aus.

Im Jahre 2010 beschloss die UN-Vollversammlung die Gründung eines Biodiversitätsrates, welcher die Entwicklung der globalen natürlichen Artenvielfalt wissenschaftlich erfassen und die Umweltpolitik auf diesem Gebiet beraten soll. Dieser Rat stellt ein Pendant des Weltklimarats dar. Die Vereinten Nationen haben den Zeitraum von 2010 bis 2020 zum Jahrzehnt der Biodiversität erklärt.

4.2.2 Aufgabe (2): Pflöglicher Umgang mit genetischer Variation

Pflöglicher Umgang mit genutzten und uns daher in besonderer Weise anvertrauten Arten und deren Populationen ist so zu verstehen, dass bei diesem Umgang ihr Vorrat an genetischen Varianten so weit wie möglich, jedenfalls ohne drastische Veränderungen, erhalten bleibt. Einen Vorrat an genetischen Varianten von tatsächlichem oder potentielltem Wert bzw. das Kollektiv seiner Trägerindividuen bezeichnet man als eine genetische Ressource. Diese Definition steht im Einklang mit der in Artikel 2 des Übereinkommens über die Biologische Vielfalt (Anonymus 1993a; vgl. Kapitel 14.1). Gegenstand der vorliegenden Schrift sind in erster Linie forstgenetische Ressourcen. Im Rahmen der Nachhaltigkeitsforderung (vgl. Kapitel 11.7) ist pflöglicher Umgang mit forstgenetischen Ressourcen besonders aktuell im Zusammenhang mit der Waldnutzung im weitesten Sinne, mit Domes-

tikation und Züchtung (Kapitel 10) sowie mit forstwirtschaftlicher Betätigung überhaupt (Kapitel 11).

Viele natürliche Populationen von Fischen werden stark genutzt und die Bestände nachträglich wenigstens teilweise auf künstlichem Wege wieder aufgefüllt. Dadurch werden zwar die vorherigen Populationsgrößen teilweise wiederhergestellt, nicht aber die effektive Größe dieser Populationen. Dies ist auf die Einschränkung der Elternschaft und die Variation der Nachkommenzahlen bei künstlicher Anzucht zurückzuführen. Laikre und Ryman (1996) wiesen auf die Parallelität im Umgang mit Fischpopulationen und Populationen von Waldbäumen hin (vgl. Kapitel 11.3).

Forensischen Methoden kommt Bedeutung bei der Kontrolle von Holzeinschlägen und des Handels mit Produkten des Waldes zu. Sofern genutztes Holz in den Handel gelangt, hofft man, künftig durch genetische Zertifizierung wenigstens in exemplarischen Fällen besonders illegaler Einschläge Herr zu werden, indem man Angaben des Inverkehrbringers zur Herkunft von Holz überprüfbar macht. Ziel ist die Ermittlung der geographischen Herkunft von Holz auf der Grundlage der Artzugehörigkeit und der Variation zwischen Populationen. Informationen hierüber lassen sich sodann mit dem Inhalt von Konzessionen vergleichen. Erste Ansätze zum genetischen Monitoring des Handels mit dem Holz der südostasiatischen Dipterocarpaceen sind erfolgversprechend (Indrioko 2005, Finkeldey *et al.* 2007, Nuroniah 2009, Rachmayanti *et al.* 2006, 2009). Voraussetzung für die Erfolgswirksamkeit ist natürlich, dass Kontrollen auch tatsächlich durchgeführt werden, wenn sie erst einmal möglich sein werden.

Wie auf die Morphologie von Fasern in Papier gestützte Kontrollen des WWF (WorldWide Fund for Nature) an deutschen Kinderbüchern ergaben, wurde für deren Herstellung teilweise Holz von *Shorea*- und *Rhizophora*-Arten verwendet; diese Baumgattungen sind vorerst ausschließlich in Naturwäldern zu finden. Nicht näher detaillierte Berichte sprechen von der Unterscheidbarkeit von Fasern aus Plantagen- und aus Urwaldholz.

4.2.3 Aufgabe (3): Generhaltung bestimmter Zielarten

Nicht nur die besondere Bedrohung einer biologischen Art, sondern auch ihr besonderer Wert als Schlüsselart eines Ökosystems lässt sie zum Gegenstand spezifischer Bemühungen werden; Schlüsselarten werden dadurch zu Zielarten der Generhaltung. Als Schlüsselarten bezeichnet man Arten, die eine maßgebliche Rolle im Artenspektrum spielen und durch andere nicht ersetzbar sind. Viele Baumarten stellen Schlüsselarten von Ökosystemen dar, sie bieten (neben der Erfüllung anderer Ökosystemaufgaben) Habitat, Nahrung und Mutualismen für Tiere, Mikroorganismen und andere Pflanzen sowie Güter für den Menschen. Im Rahmen konkreter Maßnahmen bedient sich die Generhaltung von Zielarten des

Instruments der Genressource in einem engeren Sinne¹⁰. Wir verstehen hierunter dasjenige biologische Material, das entweder eine bestimmte Variante genetischer Information oder doch deren mehrere bzw. besonders viele Varianten dieser Information trägt, oder von welchem diese Trägerschaft begründet zu erwarten ist (Ziehe *et al.* 1979). In der vorliegenden Schrift werden ganz überwiegend forstgenetische Ressourcen behandelt, d.h. solche von Holzgewächsen. Die Aufgabe (3) des Biodiversitätsschutzes bezieht sich auf die Erhaltung solchen biologischen Materials, das man eigens zu Genressourcen im Sinn dieser Definition erklärt hat. (Demgegenüber besteht Aufgabe (2) etwas allgemeiner im Schutz genetischer Ressourcen und nicht unbedingt so spezifisch im Schutz bestimmter Populationen oder gar Individuen). Eine Genressource stellt somit ein abgrenzbares Objekt aktiver Maßnahmen der Generhaltung dar.

4.2.4 Vergleich der Aufgaben

Die oben benutzte Reihenfolge der Aufgaben des Biodiversitätsschutzes bzw. der Generhaltung stellt keine Wertung dar. Der Aufgabe (1), welche derzeit verbreitet viel Aufmerksamkeit erfährt, wenn nicht sogar das Hauptaugenmerk auf sie gerichtet ist, gelten etwa der Klimaschutz und das Washingtoner Artenschutzabkommen.

Die heute allenthalben diskutierten bzw. ergriffenen Maßnahmen zu (1) stellen indessen ebenso wenig ein Alibi zur Vernachlässigung von (2) oder (3) dar wie umgekehrt. In dem Maße, in dem die Artenspektren von mehr und mehr Ökosystemen durch den Menschen genutzt werden, wird die Aufgabe (2) immer dringlicher. Sie hängt jedoch teilweise mit Aufgabe (1) zusammen; Berührungspunkte bestehen besonders beim Schutz der Ausgangsarten unserer Kulturpflanzen und deren genetischer Ressourcen. In einem forstlichen Zusammenhang wird Aufgabe (2) mit dem Rückgang der Tropenwälder und mit der zunehmenden Verknappung von Holz an Bedeutung gewinnen. Diesbezügliche Aspekte werden in den Kapiteln 11 und 13 behandelt.

Insbesondere der pflegliche Umgang mit Populationen (Aufgabe 2) und erst recht die Erhaltung von Genressourcen (Aufgabe 3) müssen eng an Genen und Genvorräten orientiert sein. Die als Aufgabe (3) bezeichnete Auswahl und Erhaltung forstlicher Genressourcen (im engeren Sinne) bestimmter biologischer Arten wird in den Kapiteln 6 bis 9 dieser Schrift beschrieben. Es handelt sich hier um spezielle Maßnahmen, die aber im Kontext mit der Lösung der Aufgaben (1) und (2) zu sehen sind.

¹⁰ Der rein sprachliche Unterschied zwischen einer genetischen Ressource und einer Genressource mag geringfügig erscheinen; doch sind die beiden Begriffe deutlich verschieden und treten im Rahmen dieser Schrift in durchaus verschiedenem Zusammenhang auf.

Den drei oben unterschiedenen Aufgaben ist gemeinsam, dass sie die Integration genetischer Kenntnisse in den Schutz der Biodiversität verlangen. Die genetische Fundierung der in diesem Rahmen ergriffenen Maßnahmen trägt entscheidend zu deren Langzeiterfolg bei (Allendorf und Luikart 2007).

5. Konzeption des Schutzes pflanzlicher Biodiversität bzw. der Erhaltung forstgenetischer Ressourcen

„The purpose of conservation is not to capture the present moment of evolutionary time, in which there is no special virtue, but to conserve material so that it will continue to evolve.“

(E. BENNETT 1968, nach FRANKEL 1970)

Die früheste Einsicht in die Notwendigkeit der Erhaltung genetischer Ressourcen schreiben manche Autoren dem russischen Pflanzengenetiker NIKOLAIJ IVANOVITSCH VAVILOV (1887-1943) zu, der Expeditionen in die ‚Genzentren‘, d.h. die Gebiete größter Variation der Ausgangsarten der Kulturpflanzen, unternahm und dort umfangreiches Material in Form von Saatgut sammelte (Vavilov 1997, herausgeg. von Rodin LE, Reznik S und Stapleton P). Ebenfalls in diesem Zusammenhang wäre CHARLES DARWIN (1809-1882) zu zitieren, in der in einem 1875 erschienenen Buch eine wichtige Voraussetzung für den Fortbestand von Tier- und Pflanzenpopulationen beschrieb. Darwin (1875) betrachtete das Beispiel in englischen Parks gehaltener Rudel des Damhirsches, der kein Nutztier im engeren

Sinne darstellt und daher auch nicht gezüchtet, d.h. künstlich ausgelesen wurde. Zeigten sich in geschlossenen Rudeln nach und nach Inzuchtschäden bei Vitalität, Körpergröße und Fertilität, so war dies nach Zufuhr vermutlich nichtverwandter Tiere (als ‚new blood‘ oder ‚foreign blood‘ bezeichnet) in geringerem Maße der Fall (*loc. cit.* Vol. II, Chapter XVII). Zwar gab Darwin keinen Hinweis auf die Ursächlichkeit geringer Rudelgröße für die Inzuchtschäden, doch ist bei endlichem, besonders bei geringem, Populationsumfang früher oder später Verwandtschaftspaarung die zwingende Konsequenz. DARWIN (1875, *loc.cit.* Vol II, Chapter XIX) bezeichnete daher die Praxis der Einkreuzung nichtverwandter Tiere, also ein aktives genetisches Management, als Kennzeichen des ‚ordentlichen‘ Betriebs eines Parks.

Das Verdienst von VAVILOV bestand in der Erkenntnis des Werts der genetischen Information der Ausgangsarten der Kulturpflanzen und in konkreten Maßnahmen zu deren Erhaltung als Ausgangsbasis für die Pflanzenzüchtung (vgl. Aufgabe (3) im Sinne von Kapitel 4.2.3). DARWIN ist als Vordenker anderer genetischer Belange (vgl. Aufgabe (2) im Sinne von Kapitel 4.2.2) anzusehen. Es ist müßig, die Verdienste dieser beiden herausragenden Forscher vergleichend zu bewerten oder gar gegeneinander aufzurechnen. VAVILOV war durchdrungen von der Idee, vorhandene Variation für die Pflanzenzüchtung und damit die verbesserte Ernährung der Menschheit zu nutzen. Er erhielt als Genetiker die Anerkennung seiner Zeitgenossen, wurde jedoch wegen seiner Idee zum Tode verurteilt, dann zu Zwangsarbeit begnadigt und fand einen tragischen Hungertod im Arbeitslager. DARWIN beschäftigten die genetischen Auswirkungen geringen Populationsumfangs am Beispiel der Haltungsbedingungen halb-domestizierter (vgl. Kap. 10.1) Tierarten. Ging es VAVILOV um die Rettung bedrohter und züchterisch nutzbarer Bestandteile der Biodiversität, so ging es DARWIN um die dauerhaft angemessene Behandlung von Populationen, in deren Lebensbedingungen der Mensch stark eingegriffen hat. Beide Bereiche sind feste Bestandteile der Erhaltung genetischer Ressourcen.

Die Erhaltung genetischer Ressourcen wird abgekürzt als ‚Generhaltung‘ bezeichnet. Der synonyme Ausdruck ‚Genkonservierung‘ soll keineswegs dazu verleiten, eine Parallele zur Haltbarmachung etwa von Kunstwerken herzustellen. Arbeitet der Konservator aus Achtung vor dem Werk an dessen Bewahrung, so arbeitet der Genkonservator aus Achtung vor dem Erbe der Evolution. Genkonservierung zielt aber ganz überwiegend nicht auf die Erhaltung in einem dauerhaft unveränderten Zustand ab, sondern lässt auch dynamische Prozesse zu bzw. fördert sie (vgl. die obige Vorbemerkung sowie Kapitel 7.1). In der Beurteilung von Franklin (1980) ist genetischer Wandel bei der Generhaltung sogar unvermeidlich: „*Change is inevitable, whatever approach one chooses.*“

5.1 Maßnahmen zur Erhaltung der globalen Biodiversität

Zum Schutz der globalen Biodiversität – siehe Aufgabe (1) in Kapitel 4.2.1 – werden verschiedene Wege beschritten; ganz obenan steht die Abkehr von der gegenwärtig verbreiteten Praxis im Umgang mit Biodiversität, nicht zuletzt der Klimaschutz.

Bereits in den 70er Jahren des vorigen Jahrhunderts tauchte nach der Stockholmer Konferenz der UN als entscheidende Maßnahme in diesem Zusammenhang die Begrenzung des globalen Temperaturanstiegs auf 2°C auf. Die Grenze bei gerade diesem Betrag besitzt natürlich ebenso wenig eine biologische Bedeutung, wie sie etwas über die Chancen der Einhaltung von Konventionen aussagt. Auch ohne dass sich eine straffe kausale Verknüpfung feststellen ließ, wird heute allgemein angenommen, dass die globale Erwärmung im Wesentlichen auf dem Ausstoß von Kohlenstoffdioxid und anderen Spurengasen beruht. Die Industrieländer tragen hierzu in großem Umfang bei. Daraus erwächst für viele gerade dieser Länder die Pflicht, ihre Emissionen drastisch zu senken.

Im Dezember 2015 wurde auf der Weltklimakonferenz in Paris zwischen 195 Ländern ein Klimavertrag geschlossen und von der Europäischen Union im November 2016 ratifiziert. Wenn auch zunächst eine weitere Steigerung der Erderwärmung zu erwarten ist, so umfasst der Vertrag doch die Verpflichtung zur Senkung des Ausstoßes von Spurengasen um einen festen Betrag. Für den Anstieg des Ausstoßes werden die Verwendung fossiler Brennstoffe und die Waldrodung verantwortlich gemacht. Als vorrangig wichtige Konsequenz sind alle Eingriffe in den Haushalt von Spurengasen auf ihre Klimaneutralität hin zu beurteilen und Emissionen zu begrenzen.

Eine entsprechende Resolution wurde jedoch weder auf der Klimakonferenz in Kopenhagen im Dezember 2009 noch auf der in Warszawa im November 2013 gefasst. Zwar wurde die Zweigradgrenze der Erderwärmung als Ziel künftiger Bemühungen anerkannt; eine Selbstverpflichtung zur Halbierung des globalen CO₂-Ausstoßes bis zum Jahre 2050 wurde jedoch nicht beschlossen.

Die Gründe waren vielleicht in der herrschenden Skepsis gegenüber Klimaprognosen und in dem Streben nach Vermeidung wirtschaftlicher Einschränkungen zu suchen. Um den derzeit ins Auge gefassten maximalen Anstieg um 2°C als Zwischenziel zu erreichen, müsste der weltweite Anstieg der Treibhausgase bis etwa 2050 mindestens halbiert werden und deutlich vor 2020 seinen Scheitelpunkt überschritten haben. Die Enquetekommission des Deutschen Bundestages empfahl bereits im Jahre 1990 einmal, dass ein westliches Industrieland wie Deutschland seine Emissionen bis zum Jahre 2005 (!) um 30 % senken sollte.

Derzeit besteht Fokussierung, wenn nicht gar Fixierung, auf den globalen Temperaturanstieg, also einen einzigen Klimaparameter. Die Einhaltung eines Anstiegs von $\leq 2^\circ\text{C}$ gegenüber der vorindustriellen Zeit durch Reduzierung der Industrieemissionen wäre natürlich sinnlos, wenn gleichzeitig die Entwaldung vor

allem der Tropenländer anhält; schließlich ist Wald ein effizienter Kohlendioxid-speicher. Ein globaler Forstwirtschaftsplan mit einer ökologischen Agenda besteht in Form von Redd (Reducing emissions from deforestation and degradation), worin der Schutz der Regenwälder einem internationalen Regime unterstellt wird. Ein Anteil von 12 bis 20 % des CO₂-Anstiegs in der Atmosphäre wird der Abholzung und der damit verbundenen Freisetzung von Kohlenstoff zugeschrieben. Besonders der Waldrückgang im Amazonasgebiet ist im Fokus der Weltöffentlichkeit; die Hälfte der globalen Regenwaldverluste war bis vor wenigen Jahren durch Rodung im Amazonasgebiet verursacht. Im brasilianischen Bundesstaat Mato Grosso hat sich Zeitungsberichten zufolge der Waldrückgang kürzlich stark beschleunigt; es werden jedoch wirksame Gegenmaßnahmen ergriffen. In dem Jahrzehnt von 1996 bis 2005 wurden jährlich zwanzigtausend Hektar Amazonaswald abgeholzt. Nach einem von Brasilien 2009 in Kopenhagen vorgelegten Bericht sank die brasilianische Abholzungsrate seit 2005 auf 60 % ihres vorherigen Werts. Diese Verlangsamung sollte durch ein Paket von vier Maßnahmen erreicht werden: Ausweitung der Schutzgebiete, die Einrichtung eines landesweiten Registers für Grundeigentum, die Vergabe von Lizenzen ökologisch verträglicher Landnutzung sowie finanzielle Anreize hierzu. Man darf hoffen, dass diese Maßnahmen konsequent durchgeführt werden.

Der 1988 gegründete Weltklimarat IPCC befürchtet bis zum Ende dieses Jahrhunderts einen Temperaturanstieg um 6°C, wenn nicht weltweit Maßnahmen zur Verminderung des Ausstoßes von Treibhausgasen ergriffen werden. In so kurzer Zeit dürfte sich zwar unsere Zivilisation kaum umpolen lassen, doch sind in jedem Falle nachhaltige Strategien zur künftigen Energiegewinnung vonnöten. Ein Betrag in der Umgebung der Zweigradgrenze der Erderwärmung ist nur erreichbar, wenn zunehmend mehr fossile Energieträger im Boden bleiben. Glücklicherweise sind Wind und Sonnenlicht so gut wie unbegrenzt verfügbar.

Konstanz des Klimas ist durch die Begrenzung der Emissionen allein nicht erreichbar. Auch kann der besonderen Bedrohung des Waldes durch den Klimawandel mit forstwirtschaftlichen Maßnahmen allein kaum wirksam begegnet werden. Schon unter diesem Aspekt ist nicht zu erwarten, dass mit Erreichen des erwähnten Ziels die im Gefolge des Klimawandels auftretenden Probleme endgültig gelöst wären.

Angesichts der schon vor der Klimakonferenz in Kopenhagen zu erwartenden zähen Verhandlungen entwarfen Edenhofer und Stern (Frankfurter Allgemeine Zeitung Nr. 283 vom 5. Dezember 2009) einen anschaulichen Vergleich:

„Eine Gruppe von zehn Personen wandert mit einem begrenzten Wasservorrat durch die Wüste. Zwei Teilnehmer der Expedition haben bereits die Hälfte ihres Wasservorrats verbraucht. Über die verbleibende Menge wird nun heftig gestritten. Soll der Rest unter allen zehn Personen gleich verteilt werden? Oder sollen diejenigen alles bekommen, die vorher noch nichts getrunken haben? Anstatt der in die Irre führenden Verteilungsfragen sollte nicht das Ziel in Vergessenheit geraten, daß die gesamte Gruppe der Wasser-

*knappheit dauerhaft entrinnen kann. Daber sollten sich die beiden, die sich bereits ausreichend mit Wasser gestärkt haben, auf den Weg machen, um eine Oase zu finden. Angesichts der berechtigten Hoffnung, daß die Gruppe eine Oase finden wird, ist es nur ein Gebot der Fairness, daß **alle** Mitglieder der Gruppe die Oase erreichen.“*

Eine etwas spezifischere und vor allem unmittelbare Wirkung hinsichtlich des Schutzes der Biodiversität ist vom Habitatschutz bestimmter Arten und Artengruppen sowie vom Schutz der Ökosysteme zu erwarten, in denen diese Arten vorkommen. Hier helfen Nutzungsverbote, zumindest Nutzungseinschränkungen oder doch wenigstens die Verhinderung illegaler Nutzung. Allgemein ist es ratsam, den Bezug zur Beseitigung der Ursachen für Verluste (vgl. Kapitel 3) herzustellen.

In einem auf die Verhältnisse in den USA zugeschnittenen Aufsatz betont Salwasser (1990) die Notwendigkeit, angesichts der Vielzahl der Bedrohungen biologischer Variation eine Prioritätenliste der bestehenden Aufgaben aufzustellen, sich auf bestimmte Aspekte der Biodiversität zu konzentrieren und die Bemühungen der vielen auf diesem Gebiet tätigen Institutionen und Organisationen zu koordinieren.

Im Rahmen des Schutzes pflanzlicher Biodiversität macht man sich die Möglichkeit der Einlagerung von Samen in Samenbanken¹¹ zunutze; Beispiel 5-1 berichtet über die Arbeitsweise einer entsprechenden Einrichtung, welche der Erhaltung pflanzlicher Artenvielfalt dient. Wenn die Situation es erfordert, sollen örtlich oder insgesamt verschwundene Arten wieder in die Natur eingeführt werden, um deren Überleben dort zu sichern.

Beispiel 5-1. Millennium-Samenbank für die Flora der Welt. Diese Samenbank ist eine Abteilung der 1759 gegründeten Royal Botanic Gardens in Kew, acht Kilometer vom Londoner Stadtzentrum entfernt. Die seit 1965 unterhaltene Einrichtung in Wakehurst Place, Sussex, besteht aus tief in den Boden eingelassenen Tresoren mit einer Fläche von insgesamt 900 m². Ziel ist die Konservierung von Samen der Hälfte der weltweiten Flora. Hier lagern bereits jetzt unter Temperaturen von -20°C Samenproben sehr vieler Pflanzenarten, darunter auch Holzgewächsen, aus den verschiedensten Ländern der Erde. Die Samen werden grundsätzlich von mindestens 50 Exemplaren der jeweiligen Art an einem Ort geerntet; im Durchschnitt werden 32.000 Samen pro Art gesammelt. Vor der Einlagerung werden sie bei 15 % Luftfeuchte getrocknet. Beim Absinken der Keimkraft eingelagerter Samen wird jeweils eine Neuaussaat erforderlich. Auch Kryptogamen stehen auf dem Programm der Einrichtung.

¹¹ Der Begriff wird oft mit Genbank gleichgesetzt; ein Unterschied besteht bei nicht über Samen vermehrten Pflanzen (vgl. Beispiel 5-5). Allgemein ist eine Genbank als eine Einrichtung zur Generhaltung (mit welchen Methoden auch immer) zu verstehen.

Zum Schutz vor Missbrauch durch Unbefugte werden die Proben lediglich mit Barcodes etikettiert. Die Sammlung erfolgt in enger Gemeinschaft mit örtlichen Botanikern unter strikter Beachtung der CBD (Anonymus 1993a, vgl. Kap. 14.1).

Angegliedert ist eine Forschungsstätte, die im Bemühen um die Erhaltung der durch Ausbeutung und Klimawandel bedrohten biologischen Ressourcen in der ersten Reihe steht. Methodische Arbeiten gelten derzeit vorrangig der Evolution der Keimruhe, der Messung des Verlustes an Viabilität und der Prüfung zahlreicher Temperatur- und anderer Variablen, welche die Erhaltung der Keimkraft beeinflussen können. Der Sinn einer solchen Einrichtung erschließt sich spätestens dann, wenn Samen auch für die Bestandsstützung in der freien Natur bereitgestellt werden.

Die Samenbank arbeitet mit mehr als hundert Organisationen in fünfzig Ländern zusammen. Durch die Ausbildung von Fachkräften trägt sie dazu bei, dass die gesteckten Ziele zum Schutz der Weltflora auch wirklich erreicht werden (www.kew.org). ♦

5.2 Objekte des Schutzes der Biodiversität

Während die Biodiversität zurückgeht, wird anhaltend darüber diskutiert, welche Objekte unter dem Aspekt der Langfristigkeit für die Erhaltung genetischer Ressourcen auch geeignet sind. Eine besondere Rolle spielt hierbei der Begriff der evolutionär tragfähigen Einheit (engl. *evolutionarily significant unit*, abgek. ESU) im Sinne von Ryder (1986). Dieser Autor verstand hierunter eine Teilmenge einer biologischen Art, deren genetische Eigenschaften sie für deren jetzige und künftige Generationen tragfähig machen. Welche Rolle den Befunden an genetischen Markern bzw. phänotypischen Merkmalen zukommt, blieb offen.

Nachfolgend werden einige weitere Konzepte zur Planung von ESUs skizzenhaft vorgestellt. Bei Waples (1991) ist die ESU eine Gruppe von Populationen, die von anderen Populationen der gleichen Art im Wesentlichen isoliert ist und einen wichtigen Teil des evolutionären Erbes der Art darstellt. Dieser Begriff ist nach Fraser und Bernatchez (2001) aus drei Gründen attraktiv: (a) Er erleichtert den Einbau verschiedener biologischer und ökologischer Kenntnisse ebenso wie den genetischer Strukturen. (b) Er ist zur Erhaltung von Teilen bereits definierter ESUs geeignet. (c) Er ist insofern flexibel genug für die Anwendung auf verschiedene biologische Arten, als deren reproduktive Isolation nicht vollständig sein muss. Leider sind Attribute wie ‚wesentlich‘ und ‚wichtig‘ für die Anwendung nicht ohne weiteres brauchbar.

Im ESU-Begriff von Moritz (1994) und anderen Autoren liegt die Betonung auf der Phylogeographie. Die ESU ist hier eine für mtDNA-Varianten reziprok monophyletische Population, welche an Kerngenloci bedeutende Divergenz von anderen Populationen aufweist. (Die mtDNA wird bei den meisten Organismen,

jedoch nicht bei den Gymnospermen, über die weiblichen Gameten vererbt.) Diese Definition ist rein genetischer Natur und erleichtert die Anwendung molekulargenetischer Erkenntnisse. Sie vermeidet auch das Dilemma einer Festlegung des Ausmaßes für Anpassungsprozesse hinreichender genetischer Variation, wenn auch reziproke Monophylie nicht eindeutig zu bestimmen ist. Der Begriff könnte Bedeutung für artenreiche tropische Baumfamilien wie die Bombacaceen oder Dipterocarpaceen (Indrioko 2005, Indrioko *et al.* 2006, Cao 2006, Cao *et al.* 2006) erlangen. Besonderes Gewicht liegt auf der biologischen Art – besonders deshalb, weil die mtDNA bei Pflanzen langsamer evolviert als bei Tieren und die Anzahl zu erhaltender Pflanzenarten somit etwas eingeschränkt ist. Auch Vogler und DeSalle (1994) favorisieren die phyletische Grundlage der ESU.

Crandall *et al.* (2000) verwarfen den auf phylogenetische Gegebenheiten gestützten Begriff der ESU. Vielmehr entwarfen sie die ESU als eine Ganzheit deutlich divergenter Populationen, welche unter Einwirkung von Genfluss durch das Zusammenspiel von Mutation, Drift und Selektion evolvierten. Das Konzept der adaptiven evolutionären Erhaltung besteht in sowohl begrifflicher wie operationaler Hinsicht. Die auf Tiere und Pflanzen gleichermaßen anwendbare Definition berücksichtigt die Bedeutung adaptiver Differenzierung, vereint genetische und ökologische Grundsätze und ist der experimentellen Überprüfung zugänglich.

Dem Begriff der ESU verwandt ist der der minimalen lebensfähigen Population (engl. **minimum viable population**, abgek. MVP) im Sinne von Shaffer (1981). Diese Definition verbindet die Aufrechterhaltung evolutionärer Prozesse mit der ökologischen Überlebensfähigkeit von Populationen und wurde von Gilpin und Soulé (1986) auf folgenden Nenner gebracht: Einerseits soll die MVP als isolierte Population in einem bestimmten Habitat eine Mindestgröße besitzen oder überschreiten, unterhalb welcher ihr Aussterben drohte; dies impliziert auch eine Altersstruktur in der Nähe des Gleichgewichts. Andererseits sollen kritische Eigenschaften der genetischen Struktur oberhalb einer Grenze bleiben, unterhalb welcher Inzucht oder der Verlust von Anpassungsfähigkeit das langfristige Überleben gefährdeten. Die Größe der MVP hängt also von einer Reihe demographischer, genetischer und ökologischer Faktoren ab, welche kaum vorhersehbaren Änderungen unterworfen sind. Selbstverständlich sind Überlegungen über die Mindestgröße der MVP nur *in terminis* der reproduktionseffektiven Größe sinnvoll.

Gilpin und Soulé (1986) messen diesem Konzept drei Vorteile bei: (a) das Wort ‚population‘ erinnert daran, dass die einzelne Population Gegenstand der Erfassung und Konservierung ist. (b) Das Wort ‚viability‘ betont den Fortbestand der Population über einen langen Zeitraum. (c) Das Wort ‚minimum‘ erinnert an kritische Zustände des Umfangs, der Altersstruktur und der genetischen Struktur einer Population, welche den Übergang von Existenz zu Extinktion bewirken (vgl. Übersicht bei Hattemer 2005). Eine kurze Diskussion findet sich bei Hunter und Gibbs (2007, *loc. cit.* p. 135 ff).

Die Feststellung einer gewissen Überlebenswahrscheinlichkeit setzt die einge-

hende Modellierung von Umständen der Bedrohung und möglichen Reaktionen der Art oder Population voraus (Burgman und Possingham 2000, Akcakaya und Sjö-gren-Gulve 2000). Lassen sich die Begriffe ESU und MVP auch nicht notwendig ohne weiteres operational anwenden, schaffen sie doch die Grundlage der Objektivierung wichtiger Entscheidungen, besitzen Relevanz für die Gesetzgebung und bieten Ansätze für die Auswahl genetischer Ressourcen. Ihre Betrachtung ist für erfolgreiche Planung von Strategien der Erhaltung unerlässlich und bietet Hilfen für Entscheider.

Anders als die Erhaltung der globalen Biodiversität bedarf die Erhaltung von Genressourcen und damit der genetischen Variation unterhalb der Artgrenze der Konzentration auf bestimmte Objekte. Konkrete Maßnahmen zur Generhaltung setzen an bestimmten Auswahleinheiten mit bestimmten Eigenschaften an (vgl. Kapitel 6).

Einen Abriss des gesamten Komplexes von Schutzobjekten vermitteln Henle *et al.* (1999) am Beispiel freilebender Tierarten unter Betonung auf dem Prinzip des Habitatverbunds. Eine Ausdehnung auf Pflanzen mit ihren doch sehr anderen Eigenschaften erläuterte Menges (1991). Frankham *et al.* (2014) mahnten die Integration genetischer Belange in diese Modelle an und kamen zu Erkenntnissen über weitaus höhere Mindestgrößen.

5.3 Maßnahmen zur Erhaltung forstlicher Genressourcen

Erfolg bzw. Misserfolg der besonders bei Waldbäumen zwangsläufig langfristigen Maßnahmen zur Erhaltung von Genressourcen zeigen sich erst in späteren Generationen, nachdem vielleicht bereits umfangreiche Mittel investiert wurden, andererseits ein eventueller Neubeginn mit verbesserter Methodik schwierig geworden sein mag. Zur Erreichung des Ziels bedarf es daher der Befassung mit den wissenschaftlichen Grundlagen.

Dieses Kapitel gilt vorrangig spezifischen und konkreten Maßnahmen der Erhaltung im Sinne der im Kapitel 4.2.3 spezifizierten Aufgabe (3). Soweit Maßnahmen mit Ziel (3) in den Schutz der globalen Biodiversität gem. Aufgabe (1) integriert sind, folgen sie den gleichen Grundsätzen. Die Erhaltung forstlicher Genressourcen muß in den Gesamtrahmen der Erhaltung genetischer Ressourcen eingeordnet werden und trägt zum wirksamen Schutz der genetischen Variation der Biodiversität bei.

Angesichts der Bedeutung, der Kostenintensität und vor allem der Langfristigkeit von Maßnahmen zur Erhaltung von Genressourcen ist eine sehr sorgfältige Planung erforderlich. Da der Verlust einer bestimmten genetischen Variante faktisch endgültig ist, können diese Maßnahmen kaum auf einen kurzen Zeitraum angelegt sein, sondern müssen für alle Zukunft wirksam bleiben. Führt eine Maßnahme nicht zu dauerhafter Generhaltung, war aller vorheriger Aufwand umsonst.

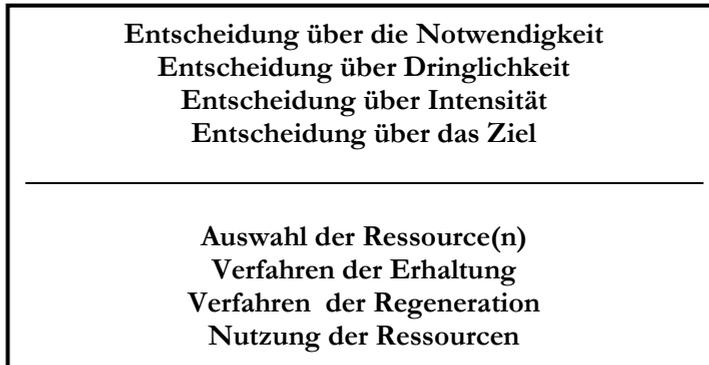


Abb. 5-1. Allgemeine Konzeption der Erhaltung von Genressourcen.

In der in Abb. 5-1 dargestellten allgemeinen Konzeption stehen zunächst Entscheidungen über die Notwendigkeit und Dringlichkeit (Kapitel 5.3.1) sowie die Intensität (Kapitel 5.3.2) an. Vane-Wright (1996) betont, dass hier nur Prioritäten zu setzen sind. (Ein bestimmtes Ziel ins Auge zu fassen, bedeutete aber nicht, andere Ziele ganz und für immer zu verwerfen.) Auf der so geschaffenen Grundlage lässt sich sodann ein bestimmtes Ziel formulieren (Kapitel 5.4) und schließlich der weitere Ablauf planen (Kapitel 5.5). Dieser umfasst sowohl die vier in Abb. 5-1 oben eingetragenen grundsätzlichen Entscheidungen als auch die spätere Wahl der Verfahren bei der Auswahl, Aufbewahrung und Regeneration der Ressourcen.

5.3.1 Entscheidung über Notwendigkeit und Dringlichkeit

Für die Aufnahme einer Erhaltungsmaßnahme sind keineswegs allein biologische Gründe maßgeblich, sondern auch solche wirtschaftlicher und politischer Art (vgl. Abb. 5-2). Der Grad und die Geschwindigkeit des Rückgangs einer biologischen Art bestimmen über Notwendigkeit und Dringlichkeit von Erhaltungsmaßnahmen. Nicht nur der Grad einer bestehenden Bedrohung, sondern auch die Beurteilung der Dringlichkeit von Maßnahmen gehört zu den vorbereitenden Entscheidungen. So ist besondere Eile geboten, wenn eine Population durch ein Bauvorhaben bedroht ist oder ihr das Habitat aus anderen Gründen demnächst entzogen werden wird. Gleiches gilt für Populationen in überalterten Beständen, deren Stabilität nicht mehr von langer Dauer sein wird. Ist etwa ein größeres Bauvorhaben geplant, wird in einer Inventur ermittelt, welche biologischen Arten und welche ihrer Populationen dort vorkommen bzw. in welchem Umfang ihr Habitat betroffen ist. Das Ergebnis entscheidet über die Notwendigkeit von Erhaltungsmaßnahmen, der Zeitplan des Bauvorhabens über deren Dringlichkeit. Ist wie in diesem Beispiel die Verfrachtung von Populationen in ein anderes Habitat vorzusehen, sind zeitraubende Vorbereitungen erforderlich.

Die ökologische Bedeutung der Existenz einer einzelnen biologischen Art ist schwierig zu beurteilen. Die Bedeutung einer Art richtet sich nach ihrer Funktion im Ökosystem, ihrer Stellung als Schlüssel- oder Begleitart sowie ihrer Häufigkeit, dem je nach Ökosystem sehr unterschiedlichen Umfang des gesamten Artenspektrums, der Häufigkeitsverteilung dieser Arten und dem Grade der ökologischen Austauschbarkeit von Arten (Crandall *et al.* 2000). Schon das Artenspektrum von Waldökosystemen ist von sehr unterschiedlichem Umfang; es variiert von geringen Anzahlen im borealen Wald oder in ariden Zonen bis zu den großen Vielfaltwerten tropischer Regenwälder. Die Messung der Artendiversität ist jeweils nur für bestimmte Örtlichkeiten oder Regionen, bestimmte taxonomische oder ökologische Artengruppen möglich (Mutke und Barthlott 2008) und erfordert mehr Aufwand als die genetische Inventur einer Population an einer begrenzten Anzahl von Genloci an einer gegebenen Stichprobe von Individuen.

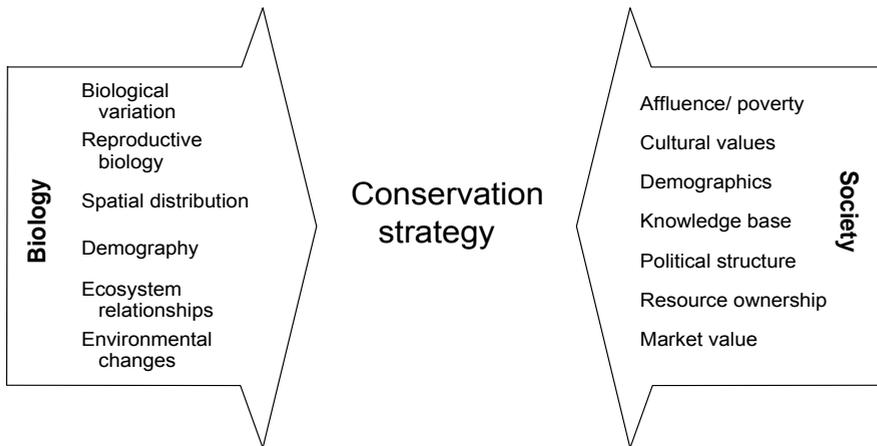


Abb. 5-2. Einfluß biologischer Gegebenheiten und politischer Bedingungen auf Entscheidungen über die Erhaltung genetischer Ressourcen (nach Rogers und Ledig 1996).

Auf die Frage nach der Bedeutung der Artendiversität für die Stabilität von Ökosystemen ist eine allgemeingültige Antwort nicht leicht zu geben. Es wird oft festgestellt, dass Ökosysteme durch ihre Biodiversität flexibler auf Umweltänderungen reagieren können. Das bedeutete die Absicherung der Lebensgemeinschaften auch gegen Störungen in Form von Verlusten, Invasionen oder Unterbrechungen von Nahrungsketten sowie Flüssen wichtiger Elemente und Wasser. Nicht ganz klar ist aber, ob in sehr diversen Ökosystemen jede Art ihren festen Platz hat, oder ob in Form einer gewissen Redundanz mehrere Arten eine ähnliche Funktion übernehmen können. In vielen Fällen übernehmen wohl mehrere Arten vergleichbare Funktionen.

Neben der systematischen und der genetischen Ebene ist also die funktionelle Ebene der Biodiversität zu bedenken. Für artenreiche Tropenwälder ist offensichtlich, dass nur ein umfangreiches, funktionell differenziertes, Artenspektrum in der Lage ist, die Nahrungsbasis für Bestäuber und Samenverbreiter ganzjährig zu sichern.

Maßgeblich für die Einleitung einer Erhaltungsmaßnahme sind der Grad der Bedrohung sowie die ökologische und die – aktuelle bzw. mögliche – wirtschaftliche Bedeutung einer bestimmten Baum- oder Strauchart bzw. ihrer Populationen. Da vieles dafür spricht, die Notwendigkeit und die Dringlichkeit gegeneinander abzuwägen, liegt der Gedanke nahe, die Erhaltung von Schlüsselarten mit hoher Priorität auszustatten, auch wenn sie aktuell nicht stark gefährdet sind. Im Allgemeinen dürften derzeit jeweils mehrere Zielarten zur Entscheidung heranstehen, so dass es gilt, Prioritäten zu setzen und eine Auswahl zu treffen, auch wenn mögliche Alternativen nur schwer gegeneinander abzuwägen sind.

5.3.2 Entscheidung über die Intensität

Wie die grundsätzliche Entscheidung über Notwendigkeit und Dringlichkeit von Erhaltungsmaßnahmen wird auch ihre erforderliche Intensität nach genetischen, ökologischen und ökonomischen Gesichtspunkten bemessen. So lange große Wissenslücken über die mögliche Erzeugung von Heilsstoffen aus Inhaltsstoffen vor allem tropischer Baumarten bestehen, ist grundsätzlich keiner dieser Arten wirtschaftliche Bedeutung abzuspüren. Mit Blick auf die Erhaltung anpassungsfähiger Waldökosysteme sind bei Entscheidungen über die Intensität von Maßnahmen bei Waldbäumen ökologische und genetische Gesichtspunkte von großem Gewicht.

Aus der Intensität eines Vorhabens ergibt sich der erforderliche Aufwand. Umgekehrt begrenzen oft die Kosten die Intensität von Maßnahmen. Für die Bewertung genetischer Ressourcen bietet die Ökonomik einen konzeptionellen Rahmen und erlaubt, Prioritäten bei deren Schutz zu setzen oder doch zu modifizieren. Die Vorstellungen vom ökonomischen Wert einer biologischen Art sind jedoch durchaus nicht eindeutig und natürlich marktabhängig. Baumgärtner und Becker (2008) diskutierten den (natürlich anthropozentrischen) ökonomischen Wertbegriff und das Konzept des Gebrauchswerts in Anwendung auf Komponenten der Biodiversität. Diese Autoren gingen dem Marktversagen als Ursache für Biodiversitätsverluste ebenso nach wie den Beiträgen der Ökonomik zum Biodiversitätsschutz.

Nicht zuletzt stellen die Anzahl der in eine Maßnahme einzubeziehenden Populationen einer biologischen Art und das bei ihrer Erhaltung tolerierte Verlustrisikogenetischer Varianten (Kapitel 7.3) nicht unerhebliche Kostenfaktoren dar; diese haben eine Rückwirkung auf die Intensität von Maßnahmen.

Bei der Erhaltung können Kosten für die Suche nach geeigneten Habitaten oder deren Schaffung anfallen. So sind Habitate der einheimischen Schwarzpappel nach der Regulierung vieler Flüsse dort kaum mehr vorhanden; denn die Samen dieser Art keimen nur auf dem Rohboden, den Überschwemmungen der Flussauen hinterlassen. Auch bei Waldbaumarten bestehen große Unterschiede in der Intensität etwa zwischen seltenen und verbreiteten Arten. Besonders bei selten gewordenen baumförmigen Rosaceen ist zunächst die Intensität von Maßnahmen hoch, um Restvorkommen zu sichern. Bei diesen Arten ist in weit größerem Umfang die Methodik künstlicher Vermehrung zu entwickeln und einzusetzen, als etwa bei den Fagaceen. Dazu kommen Kosten für die unabdingbare begleitende genetische Forschung, die daneben aber auch populationsgenetische Erkenntnisse und Leitlinien für die Erhaltungsmaßnahmen erbringt.

Die Intensität von Maßnahmen ist auf dem Umwege über die Kosten stark von der Interessenslage in der menschlichen Gesellschaft abhängig (vgl. Abb. 5-2). Von Vogelarten ist bekannt, dass besonders auffällige Arten wie etwa die Eisvögel weltweit viel größere Aufmerksamkeit auf sich lenken als weniger auffallende andere Singvögel. Bei den einheimischen Waldbäumen gibt es – von der Blüte entomophiler Arten wie der Rosaceen einmal abgesehen – kaum so große Unterschiede im Aussehen, die die Bereitschaft zu intensiveren und kostenaufwendigeren Maßnahmen positiv beeinflussen könnten.

Sind auf der einen Seite der biologische und ökologische Zustand sowie Umweltänderungen bestimmend, so sind es andererseits die verschiedensten Attribute der menschlichen Gesellschaft des Landes und ihrer demographischen Struktur, der Wissensstand, die Verfügbarkeit finanzieller Mittel, der genetischen Ressourcen beigemessene kulturelle Wert, politische Strukturen, besitzrechtliche Verhältnisse und schließlich der Marktwert der Ressourcen (vgl. Abb. 5-2). Die Hervorhebung möglicher Nutzung genetischer Ressourcen (vgl. Kapitel 12) stellt daher einen wichtigen Anreiz für die Finanzierung derartiger Vorhaben dar.

5.4 Entscheidung über das Ziel der Erhaltung forstlicher Genressourcen

All too often our systems of conservation are based on the economic interest of humans in the immediate future. We tend to disregard, and often mistreat, elements that lack economic value but that are essential to the stability of ecosystems, upon which our lives and the future of our species depend.“

(ALLENDORF und LUIKART 2007, *loc. cit.* Kapitel 1)

Mit jeder Maßnahme zur Erhaltung genetischer Ressourcen von Baumarten verfolgt man ein bestimmtes Ziel zur Erfüllung einer der in Kapitel 4.2 spezifizierten Aufgaben. Den verschiedenen Zielen entsprechend werden teilweise sehr verschiedene Methoden eingesetzt. Nachfolgend werden drei große Ziele erläutert.

5.4.1 Ziel (a): Erhaltung genetischen Ertragspotentials

Baumpopulationen mit bekannt hohem Ertrag in Form von Massenleistung bzw. Schaft- und Holzqualität gelten unter dem Aspekt wirtschaftlicher Nützlichkeit als besonders erhaltungswürdig. Da es sich beim Ertrag um die Ausprägung eines phänotypischen Merkmals handelt, welches Umwelteinflüssen unterliegt, lässt sich nur das genetische Potential für den Ertrag erhalten, wobei die hierfür verantwortlichen Gene im Einzelfall meist unbekannt sind.

Die Erhaltung von Genressourcen dieser Kategorie lohnt den Aufwand also nur, wenn die höhere Leistung etwa von Populationen, Familien oder Klonen auf solider experimenteller Grundlage, etwa durch Serien langfristiger Vergleichsversuche an mehreren Anbauorten, belegt ist. Das Ertragspotential ist ein (ökonomischer) Aspekt von Wert. Aber auch ein ästhetischer Wert lässt sich monetär beziffern (Beispiele 8-3 bzw. 12-9). Der monetäre Wert solcher Genressourcen richtet sich nach dem derzeitigen Bedarf und Interesse; er ist also in gewissem Umfang marktabhängig.

In der Züchtung von Baumpopulationen neigt man dazu, sowohl das Ausgangsmaterial von Züchtungsvorhaben als auch nach wenigen Generationen künstlicher Auslese erreichte Zwischenergebnisse als Genressourcen zu betrachten. Sie erfüllen zwar klar das Kriterium genetischer Ressourcen unter diesem Ziel (a). Andererseits ist zu bemerken, dass in dieser Betrachtungsweise aller Züchtung der Charakter einer Maßnahme der Generhaltung verliehen wird. Dies muss den Begriff der Generhaltung nicht unbedingt über Gebühr ausdehnen; wie in Kapitel 10 noch zu zeigen ist, bestehen zwischen Generhaltung und Züchtung Unterschiede und Gemeinsamkeiten. Vitalität und Massenleistung von Populationen kennzeichnen deren bisherige Angepasstheit, geben jedoch über die genetische Anpassungsfähigkeit an künftig veränderte Umweltbedingungen nicht unbedingt

spezifischen Aufschluss.

Man verfolgt dieses Ziel in erster Linie bei gepflanzten, wenn nicht sogar nur gezüchteten, Baumarten. Beispiel 5-2 beschreibt bestimmte Vorkommen einer neophytischen Baumart als Objekt der Generhaltung. Im Beispiel 5-3 wird der Hinweis gegeben, dass später Frühjahrsaustrieb von Populationen einheimischer Fichte einen gewissen Wert darstellt.

Beispiel 5-2. Westdeutsche Bestände der Douglasie. Die Ursprungsorte vor allem älterer deutscher Anbauten der nordamerikanischen Douglasie sind meist unbekannt. In genetischen Inventuren stellte sich aber heraus, dass an einer Komplexkrankheit (Leinemann 1998) leidende westdeutsche Bestände durchweg von Populationen im Landesinneren des nordamerikanischen Kontinents abstammen (vgl. Beispiel 2-5). Populationen nordwest-amerikanischer Koniferen wie der Douglasie ‚küstennaher‘ (d.h. westlich des Kaskadenkamms gelegener) Ursprungsgebiete haben sich im Anbau oder in Provenienzversuchen als besonders wüchsig und krankheitsfrei erwiesen, wie Leinemann (2002) sowie Leinemann und Hosius (2004) feststellten. Die von jenen Populationen abstammenden gesunden Altbestände erhalten dadurch den Rang genetischer Ressourcen (Maurer *et al.* 2003).

Die vorhandenen Informationen über die damaligen Ernteorte waren nicht sehr genau; vor allem sind die Verfahren der Ernte des für die Anbauversuche bestimmten Saatgutes wenig bekannt. Wie in vielen Fällen zu erfahren war, ist nach jahrzehntelanger Versuchsdauer die massierte Samenernte in den Ursprungspopulationen der ertragreichsten Provenienzen kaum mehr möglich: Die Waldnutzung im Ursprungsgebiet ist rapide fortgeschritten, in der Nachbarschaft der damaligen Erntebestände befinden sich mittlerweile Kunstbestände oder an die Stelle der seinerzeitigen Erntebestände sind gar künstlich begründete Folgebestände getreten. Maurer *et al.* (2003) berichteten in diesem Zusammenhang von der unabdingbaren Untersuchung der Rassenzugehörigkeit von Beständen vor deren Zulassung zur Saatguternte. Überdies dürften europäische Bestände eines gewissen Alters unter Umständen wenigstens etwas mehr an hiesige Umweltverhältnisse angepasst sein. Daher besitzen diese Populationen der Küstenrasse großen wirtschaftlichen Wert auch als Saatgutquelle. ♦

Beispiel 5-3. Spättreibende Fichten. Wie man aus Beobachtungen in Beständen, dem Verhalten von Klonen in der Baumschule und den verschiedensten Feldversuchen weiß, unterliegt der durch die Temperatursumme gesteuerte Termin des Frühjahrsaustriebs auch der Fichte (*Picea abies*) straffer genetischer Kontrolle. Zwar erfolgt der Frühjahrsaustrieb nach Einwirkung einer gewissen Kältesumme im vorausgegangenem Winter bzw. nach dem Empfang einer bestimmten Wärmesumme. Damit treibt die Fichte wie viele andere Holzpflanzen der gemäßigten und der borealen Zone keineswegs immer zum gleichen Datum aus, doch ist die den Austrieb auslösende Strahlungsmenge in hohem Maße vom Besitz

gewisser Gene abhängig. Auch bei der Fichte spielt der Austriebstermin eine Rolle sowohl für Angepasstheit als auch forstlichen Ertrag; vgl. Kapitel 2.7 im Zusammenhang mit den Eichen. Man könnte also die Erntebestände spätreibender Versuchsglieder dieser Baumart direkt als Kandidaten für die Generhaltung unter Ziel (a) betrachten, wenn ihr Austriebstermin das örtliche Spätfrostisiko gering erwarten lässt (Stern 1966). An diesem Beispiel wird ersichtlich, dass genetisch-physiologische Angepasstheit Voraussetzung für die Bildung forstlichen Ertrags ist. Angesichts der ontogenetischen Konstanz des Austriebsverhaltens lässt sich dieser Aspekt der Angepasstheit jedoch wesentlich früher beurteilen als der Ertrag. Wie Kleinschmit *et al.* (1996) gezeigt haben, zeigen phänologische Merkmale der Fichte sowohl große Variation in Populationen als auch Differenzierung dieser Populationen in Verbindung mit hoher Plastizität. Von besonderer Wichtigkeit an der Untersuchung Sterns (1966) ist die Herstellung der Verbindung zwischen genetisch kontrollierter phänotypischer Variation und den Anforderungen der Umwelt *in terminis* eines Schadensrisikos. ♦

Dem Ziel (a) dient das heute weltweit etablierte Netz von derzeit etwa 1.700 Genbanken landwirtschaftlicher Nutzpflanzen, in welchen Proben der Ausgangsarten, von Altsorten oder leistungsstarken Neusorten für die Nachwelt gesichert werden (Beispiele 5-4 und 5-5). Die Erhaltung von Kulturpflanzensorten dient in erster Linie der Erhaltung wertvollen Ertragspotentials.

Beispiel 5-4. Internationale Genbank für samenvermehrte Nutzpflanzen.

Eine im Jahre 2008 entstandene skandinavische Organisation NordGen hat sich die Erhaltung und nachhaltige Nutzung von Nutzpflanzen, Haustieren und Wald zum Ziel gesetzt. Die Zweckbestimmung einer dazu eingerichteten Genbank schließt die Sicherung der auf der Welt entstandenen Sorten von Nutzpflanzen ein. Die Trägerorganisation, der Svalbard Global Seed Vault (SGSV) des Global Crop Diversity Trust (mit Sitz in Bonn), hat ihren Sitz in Rom. Ihr gehört die norwegische Regierung als verantwortliche nationale Behörde an. Der Global Group Diversity Trust, eine Stiftung, finanziert sowohl den Betrieb der Genbank als auch Antransport und Einlagerung hierfür geeigneter Sammlungen. Für den Betrieb zuständig ist NordGen. Die Oberaufsicht hat ein internationales Beratergremium.

Die Genbank befindet sich beim Flughafen Longyearbyen auf Spitsbergen, der größten Insel des östlich von Grönland gelegenen, seit 1920 zu Norwegen gehörenden, Svalbard-Archipels (zwischen 74 und 81° n. Br.). Als einziges Holzgewächs kommt dort *Betula nana* vor. Die am Ende eines in den Fels getriebenen 150 m langen Tunnels befindlichen Tresorräume mit ihren dicken Stahlbetonwänden haben eine Kapazität von mehr als 4 Mio Akzessionen, d.i. mehr als die mit etwa 2 Mio bezifferte Kapazität aller ca. 1.700 für Kulturpflanzen eingerichteten Genbanken der Welt insgesamt. Die Anzahl der bisher eingelagerten Proben beläuft

sich bereits auf mehr als 900 Tausend. Alle Akzessionen werden gleichzeitig in zwei herkömmlich geplanten Genbanken eingelagert. Auch die beim Leibniz-Institut für Pflanzengenetik und Kulturpflanzen bestehende deutsche Genbank für landwirtschaftliche und gärtnerische Nutzpflanzen in Gatersleben (www.ipk-gatersleben.de) lagert dort Proben ein. Die Einsender betreiben Generhaltung auch auf dem Feld, um den Kulturpflanzen die Anpassung an die steigenden Temperaturen zu ermöglichen.

Die Einlagerung in den Tresoren erfolgt bei -18°C . Der in der Umgebung der Tresore etwa hundert Meter in die Tiefe reichende Permafrost bei $-3,5^{\circ}\text{C}$ schützt bei einem Ausfall der Technik vor einem verhängnisvollen Anstieg der Temperatur. Der Ort ist wohl sicher vor globaler Erwärmung und wegen seiner Seehöhe von $130\text{m} > \text{NN}$ auch bei einem Anstieg des Meeresspiegels. Wesentliches Kennzeichen ist die weitgehende Unabhängigkeit von der Stromversorgung für Kühlgeräte, einem Unsicherheitsfaktor von Genbanken in wärmeren Klimaten. Der irgendwann eintretende Keimkraftverfall der Samen zwingt zu regelmäßigem Austausch.

Die Einlagerung ist für sowohl staatliche als auch private Organisationen kostenfrei. Hinterlegte Proben verbleiben Eigentum des Einsenders. Die Einlagerung von Samen solcher Organismen, die mithilfe gentechnischer Methoden hergestellt wurden (**genetically modified organisms**, GMO) ist nach norwegischem Gesetz nicht erlaubt.

Die Einhaltung des hohen Sicherheitsstandards des Svalbard Seed Vault erhält besonderes Gewicht, wenn man den Verlust von Genbanken in anderen Teilen der Welt bedenkt, so in Nicaragua durch Erdbeben, in Liberia, Ruanda und Burundi durch Kriegseinwirkung in den 90er Jahren des vorigen Jahrhunderts sowie im Irak im Jahre 2004, auf den Fidschi-Inseln durch den Ausfall des Kühlsystems, in Afghanistan durch die Zerstörung seitens der Taliban, auf den Philippinen im Jahre 2006 durch einen Taifun.

Auch Samen nordeuropäischer Fichte und Kiefer wurden eingelagert. Man wird diese wie die in zehnjährigem Turnus eingelagerten Proben zum genetischen Monitoring verwenden. Das Interesse konzentriert sich auf Trends genetischer Strukturänderungen im Zuge von Waldbau und Züchtung ebenso wie die, welche mit Langzeitlagerung einhergehen. Daneben sollen Proben bedrohter Gehölzarten sowie Züchtungsmaterial eingelagert werden (Skrøppa und Fjellstad 2017). ♦

Andere Nutzpflanzen werden ihrer Vermehrung gemäß auf andere Weise gesammelt und aufbewahrt.

Beispiel 5-5. Genbank für knollenvermehrte Nutzpflanzen. Die Kartoffel stammt aus den südlichen Anden, wo ihr Anbau seit Jahrtausenden bekannt ist. Sie ist derzeit nach Weizen und Reis weltweit die dritt wichtigste Kulturpflanze. Sie verbraucht wenig Wasser, ihre Knollen sind reich sowohl an Nährstoffen als auch

Energie und finden deshalb auch Verwendung in der Industrie. Für diese Kulturpflanze wurde 1971 eine Genbank am Centro Internacional de la Papa in Lima eingerichtet. Von Anbauern an das Zentrum geschickte Proben dieser vegetativ durch Wurzelknollen vermehrten Pflanze werden bei Temperaturen zwischen 6 und 8°C eingelagert. Neben der Kartoffel werden Proben der ebenfalls seit Jahrtausenden kultivierten Süßkartoffel gesammelt; diese Pflanze stellt heute in Afrika südlich der Sahara einen besonders wichtigen Teil der menschlichen Ernährung dar. Schließlich werden auf diese Weise in Lima weitere, ebenfalls aus den Anden stammende, Knollenpflanzen erhalten; Samen dieser Pflanzen werden auch auf Spitsbergen gelagert.

Bis zum Jahre 2009 erfasste man insgesamt fast achttausend Proben, von welchen fast fünftausend kultivierte Sorten repräsentieren. Am Zentrum sind Wissenschaftler aus 25 Ländern tätig; seine Arbeit erstreckt sich auf 38 Staaten in Südamerika und Afrika, Asien und Osteuropa (www.cipotato.org). ♦

Eine Parallele zu Genbanken der Nutzpflanzen besteht in der heute in vielen Ländern betriebenen Erhaltung alter Nutztierassen, von denen weltweit 20 % als bedroht gelten. Namentlich im Falle des Hausrinds ist die Erhaltung von Rassen mit großem Aufwand verbunden.

Abschließend ist darauf hinzuweisen, dass die Erhaltung genetischer Ressourcen unter dem Gesichtspunkt ihrer Nützlichkeit keinesfalls als Utilitarismus gescholten und mit Verachtung belegt werden darf. Nur ist nicht zu verkennen, dass die zum Prinzip erhobene Nützlichkeit von Veränderungen am Markt ebenso abhängig ist wie der Grad der Anpasstheit vom Zustand der Umwelt.

5.4.2 Ziel (b): Erhaltung möglichst vieler genetischer Varianten

Unter diesem Ziel sollen möglichst viele genetische Varianten, mindestens aber möglichst viel Variation, erhalten bleiben. Wie in Kapitel 2.1 gezeigt wurde, sind diese beiden Attribute von Populationen keinesfalls identisch. Die Rangordnung von Populationen nach dem Ausmaß ihrer genetischen Variation kann sich je nach den zur Quantifizierung der Variation verwendeten Maßen erheblich verschieben.

Die Erhaltung möglichst vieler genetischer Varianten erfolgt zunächst ohne Kenntnis von deren adaptiver Bedeutung im Vertrauen darauf, dass sich unter vielen Varianten eben auch viele adaptive befinden. Im künftigen, global veränderten, Klima könnten ohnehin andere allelische Varianten vorteilhaft sein als unter den heutigen Klimabedingungen. Dazu gehören vielleicht auch Gene, welche die Resistenz gegen eingeschleppte Parasiten und Phytophagen fördern könnten. Denn der Klimawandel bringt Änderungen des Verhältnisses zwischen Populationen von Bäumen und denen ihrer Parasiten und Phytophagen mit sich (Kapitel 3.2.5). Wohl liegen im Erbgut durch Umweltbedingungen abrufbare genetische Varianten vor; sie können aber nur angeschaltet werden, wenn sie vorliegen.

Natürlich umfasst der erhaltene Teil der genetischen Varianten auch die sog. genetische Last, d.h. diejenige genetische Information, welche zumindest unter den derzeitigen Umweltverhältnissen die Fitness der Population vermindert. Sie muss in Kauf genommen werden.

Eine große Anzahl von Allelen an bestimmten Genloci hat Bedeutung für die Reproduktionskapazität und damit die Existenzsicherung von Populationen aus Angiospermenfamilien mit einem genetischen Inkompatibilitätssystem (Kapitel 1.3.3).

5.4.3 Ziel (c): Erhaltung von Anpassungsfähigkeit

Aus verschiedenen in Kapitel 2.7 angeführten Gründen resultiert die Priorität der Erhaltung der Anpassungsfähigkeit (Ziehe *et al.* 1979, Eriksson 1995, 2005a). Sie ist unverzichtbarer Bestandteil aller Generhaltung in Baumpopulationen, d.h. die Verfolgung anderer Ziele darf der Erhaltung der Anpassungsfähigkeit nicht zuwiderlaufen (Gregorius 1996a). Wie in den beiden vorigen Kapiteln bereits erwähnt, wird im Zeitalter des Klimawandels die Notwendigkeit, aber auch die Möglichkeit von Evolutions-, insbesondere Anpassungsprozessen in Baumpopulationen als besonders vordringlich beurteilt (Eriksson *et al.* 1993).

Angepasstheit von Populationen bezeichnet ihr Vermögen, in gegebener Umwelt zu überleben und zu reproduzieren. Unter Anpassungsfähigkeit von Populationen verstehen wir deren Vermögen, auch unter veränderten Umweltbedingungen zu überleben und zu reproduzieren. Die Erhaltung der genetischen Anpassungsfähigkeit verlangt aber nicht nach der Erhaltung von Variation an sich, sondern vorrangig nach der Erhaltung anpassungsrelevanter genetischer Information. Die Auswahl von Genressourcen anhand dieser Kriterien wird heute oder doch in naher Zukunft durch neue spezifische molekulargenetische Möglichkeiten im Bereich der Genomik erleichtert werden (vgl. Kapitel 2.8). Die Auswahl sollte aber auch die Ausprägung anpassungsrelevanter phänotypischer Merkmale berücksichtigen (vgl. Kapitel 6.2), sofern diese in hohem Grade genetischer Kontrolle unterliegen; die genetische Kontrolliertheit dieses Anpassungsvermögens muss in entsprechend geplanten Untersuchungen empirisch nachgewiesen sein.

Hängt das Ergebnis natürlicher Anpassungsprozesse auch von dem Grade und der Geschwindigkeit von Umweltänderungen ab, so gilt dies ebenso für den Erfolg von Bemühungen zur Erhaltung der Anpassungsfähigkeit (Finkeldey und Hattemer 2010).

Die Erhaltung genetischer Anpassungsfähigkeit muss ganz offensichtlich integrierter Bestandteil auch des Artenschutzes sein. Bei aller Verschiedenheit des Hauptaugenmerks beim Artenschutz und bei der Erhaltung genetischer Ressourcen darf eines nicht vergessen werden: Je seltener eine Art wird, desto wesentlicher wird die Erhaltung ihrer genetischen Anpassungsfähigkeit für ihren langfristigen Fortbestand. Wieviel, insbesondere wieviel anpassungsrelevante, genetische Variation für Anpassung und Angepasstheit von Populationen erforderlich ist, lässt sich ebensowenig generell beantworten wie die Frage nach der erforderlichen funktionalen Reichhaltigkeit des Artenspektrums für die Resilienz von Ökosystemen. Es gibt Beispiele für erstaunlich geringe genetische Variation offensichtlich angepasster Populationen sowie für erstaunlich geringen Umfang des Artenspektrums offensichtlich resilienter Ökosysteme. Im Zeitalter des Klimawandels liefert gegebenenfalls der Vergleich mit dem historischen Zustand (des Artenspektrums) eine Orientierungsmarke.

5.4.4 Vergleich der Ziele

„Since a genetically sound gene conservation program must be based on clearly defined objectives, it is surprising that objectives are rarely, if ever, explicitly expressed.”

(ERIKSSON *et al.* 1993)

Obgleich zahlreiche Verknüpfungen zwischen den in diesem Kapitel genannten drei Zielen bestehen, ist zunächst namentlich zwischen den Zielen (a) und (c) grundsätzlich zu unterscheiden: Ziel (a) wird unter dem Aspekt der Nützlichkeit (Ziehe *et al.* 1979, Ledig 1992, Geburek und Konrad 2008) angestrebt. Die Züchtung von Waldbäumen hatte ihre Wurzeln einmal in nutzenorientierten Provenienzversuchen; hieraus entwickelten sich allmählich weitere Schritte mit dem Ziel der Erhöhung des forstlichen Ertrags. Ziel (a) wird vorrangig bei den relativ wenigen weitverbreiteten Baumarten angestrebt, die auch züchterisch bearbeitet werden. Das Ziel (c) ist dagegen in besonderer Weise auf die ökologischen Verhältnisse von Baumpopulationen zugeschnitten. Es gibt eindeutig Überschneidungen zwischen diesen grundlegenden Zielen. So kann sich die Verfolgung von Ziel (c) offensichtlich auf die Erreichung von Ziel (a) positiv auswirken; denn Anpassungsfähigkeit umfasst auch das Potential, forstlichen Ertrag unter veränderten Umweltbedingungen zu bilden. Zur institutionellen Verknüpfung der Erhaltung forstgenetischer Ressourcen und der Züchtung von Waldbäumen vergleiche man Kapitel 10.6.

Ziel (c) erhält seine unmittelbare Bedeutung angesichts des raschen Klimawandels; denn die Züchtung von Waldbäumen muss das für sie geeignete Basismaterial aus der Gesamtheit der unter ökologischen Aspekten bewahrten genetischen Ressourcen beziehen. Das übergeordnete, aber zunächst nicht unbedingt

publikumswirksame, Ziel (c) muss in Form übersichtlicher Teilschritte dargestellt werden, wenn es öffentliche Resonanz finden soll.

Ziel (b) wird verfolgt unter dem Aspekt großer genetischer Variation oder genetischer Einmaligkeit (Geburek und Konrad 2008). Solange die im Hinblick auf das zukünftige Klima anpassungsrelevanten Gene nur in geringem Umfang bekannt sind, strebt man das Ziel (c) gewissermaßen auf dem Umweg über das Ziel (b) an. Man vertraut darauf, sich mit der Erhaltung genetisch besonders variabler Auswahleinheiten auch dem Ziel (c) zu nähern. Da die für die Inventur verwendeten genetischen Marker aber zu einem gewissen Anteil nicht spezifisch adaptiv sind, erfolgt die Auswahl im Vertrauen darauf, dass sich unter den zahlreichen erhaltenen genetischen Varianten eben auch viele adaptive befinden. Ein Argument für diese Vorgehensweise besteht darin, dass anthropogene Driftprozesse unterschiedslos Verluste an neutralen und adaptiven genetischen Varianten herbeiführen. Daher gebührt der Erhaltung von Variation durch Erhaltung großer effektiver Populationsumfänge grundsätzlich der Vorrang. Auch kann sich die adaptive Bedeutung von Genen mit der Veränderung der Umwelt durchaus ändern, wenn es sich nicht gerade um alte, evolutionär konservierte Stressgene handelt.

Bei aller Verschiedenheit der Ziele ist ihnen im Zusammenhang mit Baumpopulationen die Befähigung zur Evolution und damit die Aufrechterhaltung der Heterozygotie gemeinsam. Eriksson *et al.* (1993) weisen auf die Tatsache hin, dass Fortbestand von Populationen in einer nicht überschaubaren Zukunft Genotypen erfordert, die es gegenwärtig kaum gibt. Die wichtigsten für den Verlust an genetischer Variation und Heterozygotie verantwortlichen Faktoren sind neben Selektion unter homogenen Bedingungen (vgl. Kapitel 2.7) genetische Drift bei geringem Populationsumfang und Inzucht; diese beiden wirken unterschiedslos auf die Strukturen an allen Genloci ein. Daher kommt auch Markergenloci ohne Relevanz für Anpassung eine Monitorfunktion zu. Besteht Selektionsdruck, so gilt Gleiches auch für Genloci, welche infolge eines gewissen Anteils an Selbstbefruchtung mit anpassungsrelevanten Genen assoziiert sind, der Selektion aber nicht unterliegen (Ziehe 2007, Ziehe *et al.* 1990). Es sollte also möglich sein, bei Erfüllung der verschiedenen Aufgaben (Kapitel 4) und bei Verfolgung der verschiedenen Ziele Heterozygotie als wesentliche Eigenschaft von Baumpopulationen zu erhalten bzw. zu fördern. Andere Autoren erwähnten andere Kategorien von Zielen; so unterschieden Koskela *et al.* (2013) Zielsetzungen je nach Größe der genetischen Ressourcen.

Soulé (1985) hat Erhaltungsbiologie einmal als die Vermeidung von Extinktion und die Erhaltung der Biodiversität bezeichnet. Auch unter diesem Dach lassen sich alle drei hier betrachteten Ziele unterbringen.

5.5 Übersicht über den Ablauf von Erhaltungsmaßnahmen

Aus dem Zustand einer ins Auge gefassten Zielart ergeben sich zwangsläufig bestimmte Verfahrensweisen. Abb. 5-3 zeigt den zeitlichen Ablauf einer Maßnahme mit dem Ziel der Generhaltung einer in mehreren Populationen vorkommenden Zielart. Nachdem entschieden wurde, dass die Maßnahme sowohl notwendig als auch dringlich ist, fällt die Entscheidung über die Intensität der Maßnahme; diese richtet sich nach der Bedeutung der Art, ihrem Zustand und den verfügbaren Mitteln. In unserem Beispiel sei das Ziel die Erhaltung der Anpassungsfähigkeit.

Nach dem Ergebnis eingehender Erhebungen in mehreren Populationen der Zielart erfüllen etwa die beiden Populationen 1 und 5 die Auswahlkriterien von Genressourcen. Im Gegensatz zu Population 1 sei die Erhaltung auch von Population 5 *in situ* jedoch nicht möglich, so dass in diesem Fall auf ein Verfahren *ex situ* zurückgegriffen werden muss. Danach erst kann die eigentliche Tätigkeit zum Zweck der Erhaltung beider Populationen einsetzen.

Liegen nach erfolgter Auswahl keine zwingenden Gründe für die sofortige Einleitung von Erhaltungsmaßnahmen vor, erlaubt die Langlebigkeit von Waldbäumen im Einzelfall auch Aufschub; denn die Gefahr rascher Variationsverluste ist hier geringer als bei annualen Pflanzen. Im Zuge der genetischen Evaluierung für die Zwecke der Auswahl empfiehlt sich die Anlage einer Datenbank, in welcher von Anfang an alle wichtigen Informationen über die Genressourcen gesammelt werden (Kleinschmit 1993).

Spätestens, wenn Population 1 ihre Altersgrenze erreicht, wird ihre (natürliche) Regeneration aktuell; für die ganz anders aufbewahrte Population 5 ist eine andere (künstliche) Form der Regeneration und möglicherweise auch ein anderer Zeitpunkt vorzusehen als für die Population 1.

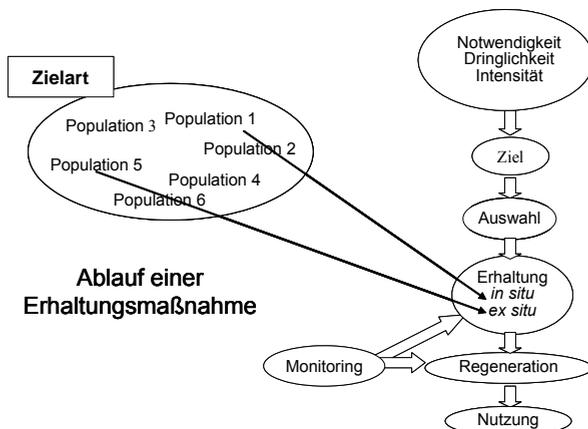


Abb. 5-3. Zeitlicher Ablauf einer Maßnahme zur Erhaltung forstlicher Genressourcen.

Genressourcen sind keine Museumsexponate. Bei aller Dynamik genetischer Strukturen müssen Genressourcen aber in einem Zustand erhalten werden, der einmal für ihre Auswahl maßgeblich war, und aus welchem heraus sie ohne Verluste regeneriert werden können; das Ergebnis dieser laufenden Beobachtung bzw. Überwachung hat sofortige Rückwirkung auf die Methode der Aufbewahrung, aber auch Konsequenzen für die Methoden der Regeneration. Schließlich kann die Nutzung erfolgen (s. Kapitel 12). Kann das Objekt der Generhaltung als gesichert gelten und ist es auch in das Stadium der Nutzbarkeit gelangt, ist eine Fortführung der Bemühungen in Form des Monitorings angezeigt. Beim genetischen Monitoring von Genressourcen lässt sich der Zustand der aufbewahrten, einem gewissen genetischen Management unterliegenden, Genressource mit dem vergleichen, der einmal vor der Auswahl erhoben wurde und für die Auswahlentscheidung herangezogen worden war.

6. Auswahl forstlicher Genressourcen

Von der richtigen Auswahl der Populationen bzw. Deme einer biologischen Art, welche als Genressourcen betrachtet werden bzw. als solche dienen sollen, hängt der Erfolg wichtiger und kostspieliger Bemühungen ab. Vor allem muss die Auswahl am Ziel der Maßnahme orientiert sein und das ausgewählte Material muss von vornherein sowohl ausreichend angepasst als auch – zur Erhaltung *in situ* – anpassungsfähig sein. Im weiteren Verlauf einer Erhaltungsmaßnahme mit diesem Ziel entscheiden unsere Kenntnisse des genetischen Systems der betreffenden Population über den Erfolg.

Bei häufigeren Arten stellt die Auswahl den ersten Schritt dar. Das Problem der Auswahl von Genressourcen stellt sich freilich nur, wenn es mehrere Vorkommen der Zielart gibt. Manche Arten sind bereits so selten geworden, dass eben gerettet werden muss, was noch zu retten ist. Stern und Roche (1974, *loc. cit.* Chapter VI) berichteten von Baumarten, auf welche dies zutrifft, und White *et al.* (2007, *loc. cit.* Chapter 10) präsentierten eine etwas neuere Zusammenstellung von Baumarten, die – bereits vor mehr als zwei Jahrzehnten – von der Ausrottung bedroht waren.

Die Ausführungen in diesem Kapitel sind vor allem bei Verfolgung des Ziels (c) relevant; hier werden vorrangig Populationen als Genressourcen ausgewählt.

Einen Katalog in Deutschland bzw. im Lande Brandenburg gefährdeter, d.h. in der Roten Liste aufgeführter, Gehölzarten gaben Kätzel und Becker (2014).

6.1 Auswahleinheiten

Vor allem für Maßnahmen zur Erhaltung von Anpassungsfähigkeit ist die Auswahleinheit grundsätzlich die in Kapitel 1.3.1 definierte Population; denn nur sie verfügt über das Potential zur Evolution – wenn bestimmte weitere Anforderungen erfüllt sind. Ein allen Maßnahmen zur Generhaltung gemeinsames Ziel ist ungeachtet der in Kapitel 5.4 diskutierten Unterschiede die Erhaltung, wenn nicht Vergrößerung, des evolutionären Potentials (Eriksson *et al.* 1993).

Rabinowitz (1981) und Rabinowitz *et al.* (1986) empfahlen, gewisse Eigenschaften der Verbreitung einer Pflanzenart gesondert zu betrachten, nämlich ihr geographisches Verbreitungsgebiet, ihre Standortspezifität und ihre örtlichen Populationsgrößen. So kann eine Art mit großem Verbreitungsareal durchaus kleine Populationen umfassen; sie ist dann zwar weit verbreitet, aber örtlich selten. Der Grund hierfür kann in den speziellen ökologischen Ansprüchen der Art zu finden sein. Auch stark vom Menschen dezimierte, degradierte und daher selten gewordene Arten können dieses Verbreitungsmuster aufweisen. Andererseits kann ein Endemit in nur einer einzigen, dafür aber großen, Population vorkommen. Es gibt eine große Variationsbreite von Vorkommen ein und derselben biologischen Art, welche als Genressourcen in Betracht gezogen werden können, jedoch andere Vorgehensweisen bei der Auswahl bedingen.

Eriksson *et al.* (1993) unterschieden fünf Kategorien natürlicher Pflanzenpopulationen, welche teilweise mit dieser Einteilung zusammenfallen:

- (1) Im einfachsten Fall umfasst bereits eine einzige Population die gesamte Art.
- (2) Die nächstkomplizierte Situation liegt bei einem Komplex in Paarungskontakt stehender großer Populationen und mehreren kleineren vor; letztere sind stärker, wenn auch nicht unbedingt vollständig, differenziert zu erwarten, beziehen aber genetische Information aus dem umfangreicheren Komplex. Diese Situation hat man bei einer Art zu erblicken, welche auf einer großen Landmasse und vorgelagerten Inseln verbreitet ist. Höltken *et al.* (2003) haben eine solche Situation in den Vorkommen der Esche auf dem skandinavischen Festland und vorgelagerten Inseln mit Genfluss durch Pollen und Samen erkannt; die Variation und Differenzierung der Populationen variieren je nach ihrer Größe und dem Grad ihrer Isolation.
- (3) Eine Art kann fast zur Gänze auf Inseln verbreitet sein, wie dies für *Pinus radiata* beschrieben ist. Diese Situation liegt auch vor, wenn eine Pflanzenart durch Zerstückelung ihres Habitats auf Einzelvorkommen verteilt ist. In Europa dürfte diese Situation auf die Eibe zutreffen.

(4) Der Genfluss zwischen Einzelvorkommen einer Pflanzenart in irgendwie gerichteter (etwa linearer) Anordnung kann mit dem Modell von Trittsteinen beschrieben werden. Hierbei stellt man sich die Entstehung einer Population aus einer benachbarten vor und Genfluss besteht überwiegend zwischen der jeweiligen Gründerpopulation und der unmittelbar aus ihr hervorgegangenen Population. Persson *et al.* (2004) haben dies für die Hasel beschrieben.

(5) Eine Pflanzenart kommt in einem mehr oder weniger zusammenhängenden großen Areal vor, in welchem markante Unterschiede wie etwa die zwischen distinkten Populationen nicht bestehen. Genetische Differenzierung und der Grad von Verwandtschaft sind Funktionen ihres geographischen Abstands. Diese Situation liegt bei der europäischen Kiefer, teilweise auch der Fichte, vor.

Schließlich ist bei teilweise weitverbreiteten, aber selten gewordenen Baumarten wie einigen baumförmigen Rosaceen oder der Eibe der Populationsverbund durch die Tätigkeit des Menschen weitgehend verlorengegangen. Der Status der Restvorkommen dieser Arten passt nicht unbedingt in die obigen Kategorien.

Bei der Generhaltung mit Ziel (a) können auch andere, kleinere Auswahleinheiten wie Familien oder Klone ihren Zweck erfüllen. Auch das einzelne Individuum kann im Ausnahmefall eine Einheit der Auswahl darstellen (vgl. die Kapitel 8.5 und 12.5).

Rotach (2000) diskutierte die Unschärfe des Begriffs ‚Seltenheit‘ und die Notwendigkeit, populationsbiologische und ökologische Parameter des Vorkommens zu betrachten, wenn die Gefährdung von Baumarten oder ihrer Populationen (auch solchen nicht eigentlich seltener Arten) beurteilt werden soll.

6.2 Evaluierung von Auswahleinheiten

Im Unterschied zu den Bemühungen um die Bewahrung der globalen Biodiversität (Kapitel 5.1) stellt für die Auswahl forstgenetischer Ressourcen und forstlicher Genressourcen i.e.S. ein bestimmter Katalog operationaler Indikatoren die Basis rationaler Auswahlentscheidungen dar. Dessen Beachtung ist umso wichtiger, je mehr die überhaupt zur Auswahl stehenden Populationen durch Stressfaktoren irgendwie gestört sind und die Reproduktion kaum mehr im Einklang mit Gleichgewichtserwartungen steht.

Man legt der Auswahl zunächst **Indikatoren** zugrunde, mit welchen nicht nur ein Zustand bzw. dessen Entwicklung geprüft, sondern auf welche auch eine Auswahlentscheidung gestützt werden kann (Boyle 2000b). Zur konkreten Überprüfung bzw. Quantifizierung dieser Indikatoren bedient man sich bestimmter physisch-demographischer und populationsgenetischer Parameter als **Verifikatoren**. Zum Beispiel lässt sich das Ausmaß genetischer Variation durch die gemeinsame Betrachtung einiger der in den Kapiteln 2.2 und 2.4 dargestellten Parameter als Verifikatoren zum Ausdruck bringen. Gregorius und Degen (2007) haben diese Begriffe ein-

gehend erläutert. Die zusammenfassende Beurteilung von Indikatoren und Verifikatoren verhilft schließlich zur Entscheidung darüber, ob das **Auswahlkriterium** erfüllt ist. Der Katalog von Indikatoren (vgl. Tab. 6-1) ist zwar universell, doch besitzen die Indikatoren im Einzelfall unterschiedliche Wertigkeit.

Ein erster **Indikator ist die Autochthonie** (vgl. Kapitel 3.2.3). Durch eine Reihe von Indizien lässt sich im Einzelfall die Annahme von Autochthonie erhärten; in einem strengen Sinne zu belegen ist sie natürlich nur in seltenen Fällen. Ist Autochthonie auch keinesfalls obligatorische Voraussetzung für die Auswahl von Genressourcen, so ist sie doch eine Eigenschaft von Populationen mit hoher Priorität und die materielle Grundlage aller Maßnahmen zu Ziel (c) der Generhaltung (vgl. Vander Mijnsbrugge *et al.* 2005). Tab. 6-1. Indikatoren genetischer Prozesse bzw. Zustände in Baumpopulationen und ihre Verifikatoren (nach Kätzler *et al.* 2005, Steiner *et al.* 2010).

Indikatoren	Verifikatoren
Autochthonie	Diverse; s. Text
Reproduktionssystem	Anteile der Sexualtypen diözischer Baumarten Anzahl und Verteilung potentieller Elternbäume Abundanz von Pollen- und Samenverbreitern Nähe zur Zufallspaarung bzw. Panmixie Korrelierte Paarungen Anteil der Selbstbefruchtung Hohlkornanteil Keimprozent Umfang vegetativer Reproduktion Effektive Anzahl der Inkompatibilitätsallele
Genetische Struktur, Ausmaß genetischer Variation und Anpassungskapazität	Populationsgröße Genetische Variation (Anteil polymorpher Genloci, genetische und genotypische Vielfalt, genetische Diversität) Heterozygotiegrad Homozygotenüberhang und Fixierungsindex Parameter anpassungsrelevanter genetischer Variation Ausprägung und Variation genetisch kontrollierter, anpassungsrelevanter phänotypischer Merkmale
Pollen- und Samenverbreitung sowie Genfluss	Pollenverbreitung Samenverbreitung Räumliche genetische Strukturen Genetische Differenzierung von Populationen Anteil effektiven Externpollens Samenmigration Differenzierung von Populationen in genetisch

	kontrollierten Merkmalen, besonders solchen mit Relevanz für die Anpassung
Gerichtete Selektion	Allelische und genotypische Strukturen verschiedener Deme (Altersklassen u.a.) Phänotypische Strukturen verschiedener Deme
Demographie	Altersklassenverteilung

Als Hinweise auf Autochthonie von Baumpopulationen dienen in Mitteleuropa üblicherweise sehr hohes Alter der Bestände und deren mangelnde Erschließung durch ältere Verkehrswege. Vander Mijnsbrugge *et al.* (2005) messen für Entscheidungen hinsichtlich der Autochthonie bei Holzgewächsen neben historischen auch pflanzengeographischen Quellen großen Wert zu. Beim Fehlen historischer Belege über Verfrachtung, Saat oder Pflanzung wird Autochthonie oft auch kurzerhand angenommen. Diese Annahme wird gestützt durch die bei einigen Baumarten wie der Buche und der Weißtanne herkömmlich angewendete Naturverjüngung. Unter den Bedingungen natürlicher Reproduktion stellen sich bei Beschränkungen des Pollen- und Samentransports nach einer oder mehreren Generationen in Populationen räumliche genetische Strukturen ein, d.h. die genetischen Varianten bzw. Genotypen sind nicht mehr zufallsmäßig über das Habitat verteilt, sondern sie treten geklumpt auf (vgl. Beispiel 2-2); dabei handelt es sich um Familienstrukturen. Diese dürfen als Indiz wenigstens für die Entstehung aus Naturverjüngung gelten. Sind im Zusammenhang mit den eiszeitlichen Refugien Rassen der betreffenden Baumart entstanden, so fügt sich die genetische Struktur autochthoner Populationen (besonders bezüglich uniparental vererbter genetischer Marker) in das räumliche Verbreitungsmuster dieser Rassen ein. Nicht zu vergessen sind die für einige Baumarten vorliegenden Ergebnisse über geographisch-genetische Variationsmuster wie Kline (s. Kapitel 2.4).

Populationen von Neophyten können nicht autochthon sein. Da zumindest in Mitteleuropa autochthone Populationen mancher Baumarten in großem Umfang dem Genfluss aus allochthonen Populationen ausgesetzt waren und sind, ist der Grad ihrer Autochthonie heute zu relativieren. Sie sind nach wie vor heimisch, aber nicht mehr in vollem Umfang autochthon (Petit *et al.* 2004). Erheblicher Genfluss aus allochthonen Populationen bedeutet, dass trotz Naturverjüngung diese anderen Populationen effektive Gameten beisteuerten und damit an der Reproduktion beteiligt waren. Erst recht ist unter dem Aspekt des Klimawandels Autochthonie nicht länger ohne weiteres mit besonders hoher Angepasstheit gleichzusetzen. Jedoch wird man zuallererst noch vorhandene autochthone Populationen genauer auf ihren Wert als genetische Ressourcen prüfen. Ob autochthone Populationen einer Art besonders variabel sind, hängt sehr von ihrer Größe (und deren natürlicher zeitlicher Dynamik) in dem nach der postglazialen Rückwanderung eingenommenen Habitat ab. Die auf großer Variation einer autochthonen Population beruhende genetische Anpassungsfähigkeit darf wohl erwartet

werden, doch bedarf eine Aussage über diese Eigenschaft ebenso wie die über bessere Anpasstheit an die Umweltverhältnisse im Ursprungsgebiet des empirischen Nachweises. Gleichwohl gebührt autochthonen Populationen sowohl bei der Auswahl von Genressourcen als auch bei der Zulassung von Saatgut-erntebeständen (s. Kapitel 14) grundsätzlich der Vorzug – es sei denn, sie würden durch Pollenkontamination aus allochthonen Populationen förmlich überschwemmt.

Nach wie vor ist das Attribut autochthon bei vielen Populationen von Holzpflanzen schwer nachzuweisen; erst recht gilt dies für Schlüsse auf den Ursprungs-ort allochthoner Populationen. Genetische Methoden, welche unter evolutionären Aspekten praxistauglich sind, stehen bislang wohl nur für die Untersuchung von Einzelfällen zur Verfügung.

Von **natürlichen Populationen** nimmt man an, dass sie menschlichen Einflüssen nicht oder nur wenig ausgesetzt waren, so dass sie schon deshalb mit hoher Priorität als Genressourcen in Frage kommen.

Bestimmte Eigenschaften des **Reproduktionssystems** erlauben die Beurteilung der Aussichten dafür, dass eine Ressource auf Dauer *in situ* erhalten werden kann. In Populationen diözischer Arten wie der Schwarzpappel (*Populus nigra*) und der Eibe (*Taxus baccata*) bietet ein etwa ausgewogenes Geschlechterverhältnis am ehesten die Gewähr dafür, dass nicht Verwandtschaften rasch zunehmen. Daneben reduziert ein starkes Defizit weiblicher Bäume begrifflicherweise die Samenproduktion der Population. Der Sexualtyp der Eibe ist im Allgemeinen dauerhaft ausgeprägt; jedoch wurde auch von Ausnahmen berichtet. In Arten mit einem etwas komplexeren Sexualsystem wie der einheimischen Esche (*Fraxinus excelsior*) ist die morphologische Beurteilung der Sexualtypen nicht unbedingt verlässlich (Hattemer *et al.* 1993, *loc. cit.* Kapitel 9).

Als ein wichtiger Indikator für die Auswahl von Genressourcen ist in Tab. 6-1 die **Nähe des Reproduktionssystems zur Panmixie** genannt. Selbst wenn eine Population sich nicht im panmiktischen Gleichgewicht befindet, so ist doch die weitgehend vollständige Weitergabe aller genetischen Varianten am ehesten von panmixie-ähnlichen Reproduktionssystemen zu erwarten.

Seit wenigen Jahrzehnten verwendet man den Umfang **korrelierter Paarungen** als einen Verifikator für Abweichungen von der Panmixie. Treten in einer effektiv unendlich großen Population bei Zufallspaarung – einem wesentlichen Element des Panmixiemodells – unter den Nachkommen eines Samenelters kaum Vollgeschwister auf, so ist dies in vielen realen Baumpopulationen dennoch der Fall. Ist die Anzahl der Polleneltern einer solchen Nachkommenschaft – infolge beschränkter Verbreitung effektiven Pollens – gering, so besteht die Nachkommenschaft möglicherweise aus wenigen Familien von Vollgeschwistern. Die Anzahl dieser Familien ist die der Polleneltern. Deren effektive Anzahl ist die der wesentlich an der Befruchtung beteiligten Paarungspartner. Diese bilden die effektive Nachbarschaft. Geringe effektive Größe der Nachbarschaft zieht meist die verstärkte genetische

Differenzierung der Nachkommenschaften der Sameneltern und damit die der Samen nach sich, die von einzelnen Bäumen gebildet werden. Der Anteil korrelierter Paarungen ist nur durch Inventuren hochvariabler genetischer Marker einzuschätzen.

Die **Anzahl potentieller Elternbäume** und deren räumliche Verteilung ist mit einfachen Mitteln wenigstens grob zu beurteilen; Ansatzpunkte bieten die Verteilung von Baumhöhen und Kronengrößen, die Bestandesstruktur und die Populationsdichte, das Alter sowie (im Hinblick auf die Pollenverbreitung) strukturelle Isolation. Die Qualität von Bäumen als potentielle Eltern richtet sich stark nach deren soziologischer Stellung (Reichhaltigkeit der Blüte) und der physischen Struktur der Population, welche über die Effizienz der Verbreitung des effektiven Pollens mitentscheidet. Für Populationen zoophiler und zoochorer Baumarten, welche in den niederen Breiten häufiger sind als in Mitteleuropa, haben Pollen- und Samenverbreiter eine wichtige Funktion bei der Reproduktion der Bäume. Größeres Gewicht käme der Anzahl effektiver Elternbäume zu; sie dürfte aber nur in den seltensten Fällen bekannt sein (vgl. Kapitel 9.5).

Selektionsbedingte starke gerichtete Veränderungen genetischer Strukturen an bestimmten Genloci werden wohl zu Unrecht als Ausschlusskriterium betrachtet (man denke nur an den Klimawandel). Zunächst ist anzumerken, dass man von solchen Vorgängen nur in Einzelfällen überhaupt Kenntnis erhalten und ihre Berücksichtigung infolgedessen zurückstellen wird. In jüngster Zeit wurden unsere Möglichkeiten durch Entwicklungen auf dem Gebiet der Genomik allerdings entscheidend erweitert (Krutovsky und Neale 2005). Umfangreiche Erfahrungen werden in absehbarer Zeit vorliegen. Das klassische Verfahren zur Beurteilung selektionsbedingter Veränderungen fußt auf dem Generationenvergleich (vgl. Abb. 1-2) von Allelhäufigkeiten, sofern diese nicht durch Migration verursacht sein können, und auf dem Vergleich genetischer Strukturen in verschiedenen ontogenetischen Stadien (Viabilitätsselektion). Daten über diesen Verifikator erfordern wiederholte genetische Inventuren, wie sie in der Regel im Zuge des genetischen Monitorings (Kapitel 7.4.3) vorgenommen werden.

Über den **Anteil von Selbstbefruchtung** in weitgehend ungestörten Populationen liegen für viele einheimische Baumarten zahlreiche Berichte vor, die eine gewisse Einordnung örtlicher Befunde erlauben. Boyle (2000b) spricht in diesem Zusammenhang von kritischen Obergrenzen. Diese sind bei verschiedenen Baumarten keineswegs gleich. So berichteten Boshier (2000) und Geburek (2005a) sowie viele andere Autoren von teilweise deutlichen Defiziten an Fremdbefruchtung bei zahlreichen Arten. Die zur Schätzung verwendeten Methoden lassen auch die große Variation dieses Anteils in verschiedenen Populationen, in verschiedenen Reproduktionsperioden bzw. bei verschiedenen Einzelbäumen erkennen. In stark dezimierten Populationen geringer Dichte ist der Anteil meist erhöht. In Ergänzung solcher Schätzungen können der Hohlkornanteil, geringes Keimprozent oder Mortalität unter den Sämlingen als Anzeiger von Inzuchtfolgen eines – nicht unbedingt stark – gestörten Reproduktionssystems dienen.

Das **Ausmaß asexueller, insbesondere vegetativer, Reproduktion** durch Wurzelbrut ist unter den einheimischen Baumarten von Belang bei der (diözischen) Aspe (*Populus tremula* L.) und den (mit einem System der genetischen Inkompatibilität ausgestatteten) Ulmaceen und Rosaceen.

Im Unterschied zu vegetativer Vermehrung führt vegetative Reproduktion zu Klonen, welche somit ein Ergebnis von Evolution darstellen. Der Anteil asexueller Reproduktion wird aus dem Anteil der Individuen gleichen Genotyps in der Population geschätzt. Die Genauigkeit dieser Schätzung hängt von der Anzahl untersuchter Genloci und deren Variation ab; mit Zunahme dieser beiden Größen nimmt das Risiko für die Überschätzung des Anteils ab. Ein Grund für den Ausschluss vorwiegend vegetativ reproduzierender Populationen von der Auswahl als Genressourcen besteht keinesfalls; nur ist das grundsätzlich andere Reproduktionssystem (Kapitel 1.3.2) zu beachten. Fineschi *et al.* (2004) analysierten zwei Reliktarten aus der Ulmaceen-Gattung *Zelkova*, welche durch die im Mittelmeerraum zunehmende Trockenheit gefährdet sind. *Z. abelicea* kommt in kleineren zerstreuten Populationen auf Kreta vor. Von *Z. sicula* gibt es nur eine einzige Population auf Sizilien, welche keinerlei genetische Variation zeigt. Die beiden Arten erwiesen sich in Untersuchungen mittels molekulargenetischer Marker als vollständig differenziert, d. h. der einzige Genotyp von *Z. sicula* kommt bei *Z. abelicea* nicht vor. Im Falle von *Z. sicula* legt das Zusammentreffen unregelmäßiger Blüte, des auch bei anderen Ulmaceen nachgewiesenen Systems genetischer Inkompatibilität und der Befähigung zur Bildung von Wurzelbrut nahe, dass hier generative Reproduktion überhaupt nicht zu erwarten ist. Das Auswahlproblem entfällt; Folgerungen für die Art der Erhaltung dieser Genressource sind ganz offensichtlich.

Von einer **großen effektiven Anzahl von Inkompatibilitätsallelen** sollte man in den betreffenden Populationen einen nur geringen Anteil von Pollenelimination und damit unverminderte Reproduktion erwarten. Die Aussichten auf langes Überleben kleiner isolierter Populationen mit gametophytisch kontrollierter Inkompatibilität wären ohne die Möglichkeit vegetativer Reproduktion gering (Hoebee *et al.* 2008).

Die physische Struktur von Beständen, vor allem Mischbeständen, gibt gewisse Hinweise auf **Pollenverbreitung** sowie **Samenverbreitung** und damit auf ein Reproduktionssystem, welches später im Zusammenhang mit Erhaltung *in situ* die Naturverjüngung erlaubt.

Als ein Indiz für die Entstehung von Beständen aus Naturverjüngung geben **räumliche genetische Strukturen**, insbesondere Familienstrukturen, Hinweise auf Autochthonie (s. oben).

Bei der Auswahl mehrerer Bestände in einer Region spielt die **Differenzierung** der dortigen Populationen eine Rolle (vgl. Kapitel 6.4).

Der für die Erhaltung *in situ* bedeutsame **Anteil und die genetische Struktur effektiven Externpollens** bei der Reproduktion von Beständen entscheiden über die Möglichkeit späterer Naturverjüngung von Genressourcen (vgl. Kapitel 7.4.1 und 9.2).

Bei Mangel an genetischen Inventurergebnissen wird häufig die **Populationsgröße** als Weiser für die genetische Variation betrachtet und als Indikator vorgeschlagen. Wohl vermindern ein oder gar mehrere durchlaufene Flaschenhälse die Variation; insofern erscheint dieses Vorgehen grundsätzlich richtig. Wie im folgenden Kapitel 6.3 gezeigt wird, ist der Zusammenhang mit der Populationsgröße jedoch nicht unbedingt sehr straff. Er ist auch vorwiegend nur im Zusammenhang mit der Evolution bzw. mit der jüngsten Geschichte menschlicher Einwirkungen interpretierbar. Ohnehin ist der eigentlich wichtige Indikator die reproduktions-effektive Populationsgröße. Diese beruht auf der Intensität populationsgenetischer Vernetzung der potentiellen Elternbäume und auf ihren Beiträgen zur Reproduktion.

Soll die Anpassungsfähigkeit erhalten werden, stellt das **Ausmaß genetischer Variation** einen Indikator hoher Priorität dar. Als Verifikatoren dienen genetische Marker verschiedener Typen, welche teilweise den Vorteil zahlreicher bis vieler Varianten aufweisen, aber nur teilweise anpassungsrelevant sind. Eine solche Relevanz zeigt sich besonders unter Stressbedingungen.

Geringe **Heterozygotie** darf als ein Hinweis auf Gefährdung interpretiert werden. Unter sehr allgemeinen Bedingungen ist höhere Heterozygotie auch der Erhaltung genetischer Variation förderlich.

Der Anteil polymorpher Genloci, besonders der adaptiv bedeutsamen, ist im Verbund mit der allelischen bzw. genischen **Vielfalt** die wichtige Grundlage genetischer Variabilität; diese findet ihren Ausdruck in der genotypischen Vielfalt. Die **genetische Diversität** ist ein stark verdichtetes und daher häufig benutztes Variationsmaß. In Kapitel 2.1 wurde indessen gezeigt, dass die zur Messung der Variation eingesetzten Parameter durch die Anwesenheit seltener Varianten in sehr unterschiedlichem Ausmaß beeinflusst werden. Die Bezeichnung der Diversität als effektive Anzahl von Allelen zeigt, dass Anzahlen genetischer Varianten im Zusammenhang mit Genkonservierung ebenso wichtig sind wie etwa die mit unterschiedlicher Bedeutung versehene, ebenfalls als Synonym für Variation gebrauch-

te, ‚erwartete Heterozygotie‘ (vgl. Kapitel 2.6).

Für die Einschätzung der Anpassungsfähigkeit werden neben genetischen Markern die Ausprägung und die Variation **anpassungsrelevanter genetisch kontrollierter phänotypischer Merkmale** herangezogen (Eriksson 1995, Kleinschmit *et al.* 1996, Geburek 2000b).

Angepasstheit einer Population an eine bestimmte Umwelt bedeutet, dass sie hier nicht nur überleben, sondern auch reproduzieren kann. Man erkennt diesen Zustand an der Verteilung von Stressmerkmalen. Angepasstheit kann sich nur auf die gegebenen Umweltverhältnisse beziehen. Eriksson *et al.* (1993) machten darauf aufmerksam, dass ein bestimmter Zustand des phänotypischen Merkmals Angepasstheit auf verschiedenen Genen und Umweltfaktoren beruht und dass folglich die Feststellung derzeitiger größter örtlicher Angepasstheit einer Population im Gelände nicht einfach ist. Überdies haben angesehene Autoren bezweifelt, dass ein maximaler Grad der Angepasstheit überhaupt je erreicht werden kann. Stellt Angepasstheit der Population auch einen unmittelbar wichtigen Umstand dar, so ist hiermit noch kein Grunderfordernis erfüllt, das ihren Fortbestand stets und überall sichert.

Das aus diesen Indikatoren hergeleitete Kriterium kann für die Aufbewahrung *in situ* nur dann herangezogen werden, wenn die betreffende Population **angepasst** ist. Die Provenienzforschung (vgl. Kapitel 6.5) wird hierzu Anhaltspunkte bieten. In welchem Grade der Klimawandel zu einer anderen Beurteilung von Angepasstheit führt, muss weiteren Studien vorbehalten bleiben. Die Provenienzforschung wird auch hierzu Anhaltspunkte bieten.

In dem Maße, in dem Änderungen der Umwelt eintreten, wird **Anpassungsfähigkeit** gefordert. Bei Änderung der Umwelt oder bei Verfrachtung der Population werden über die Angepasstheit hinaus weitere Eigenschaften der Population aktuell. Die Population muss über die Möglichkeit verfügen, sich physiologisch oder genetisch und damit evolutionär an die neuen Bedingungen anzupassen. Das Vermögen zu genetischer Anpassung einer Population beruht auf ihrer genetischen Variation. In der Erwartung, dass Variation an inventierten, nicht notwendig anpassungsrelevanten, Marker-Genloci auch Variation an denjenigen Genloci anzeigt, welche Relevanz für Anpassung besitzen, wird die Anpassungsfähigkeit durch die Inventur genetischer Marker beurteilt. Angesichts teilweise sehr verschiedener Strukturen an diesen Genloci werden aus den Befunden Parameter abgeleitet, welche die Variation in der Gesamtheit der Marker bzw. in deren Durchschnitt zum Ausdruck bringen. Die Anzahl dieser Marker, namentlich der Enzymgenloci, ist begrenzt. Noch geringer ist bisher die Anzahl der Marker mit erwiesener Relevanz für Anpassung. Finkeldey und Mátyás (2000) diskutierten diesen Umstand eingehend. Sie hoben die Bedeutung genetischer, insbesondere molekulargenetischer, Marker für die Rekonstruktion der evolutionären Geschichte von Populationen hervor. Ereignisse wie Flaschenhälse wirken sich durch Allelverlust an sämtlichen Genloci, also auch den anpassungsrelevanten, gleichermaßen

aus; unter diesem Aspekt dürfen die verfügbaren Genmarker als repräsentativ für das Genom angesehen werden. Auf die Frage nach adäquaten genetischen Markern werden noch dringlich Antworten erwartet; will man genetische Eigenschaften von Populationen bewahren, muss man sie schließlich erst einmal kennenlernen (Veith *et al.* 1999).

Unter der **Anpassungskapazität** einer Population verstehen Ziehe und Gregorius (1966) den Anteil ihrer Mitglieder, deren Zustand ihnen nach einer eingetretenen Umweltänderung Überleben und Reproduktion erlaubt. Diese Autoren haben einen Weg zur Analyse der Anpassungskapazität einer Population unter Stress durch Noxien beschrieben. Die im Kapitel 2.5 (vgl. dort das Beispiel 2-8) erwähnten Paarvergleiche von Bäumen mit verschiedener Ausprägung von Stressmerkmalen bzw. -symptomen helfen hier weiter. Die Anpassungskapazität der Population wird gemessen durch den genetischen Abstand (an Markergenenloci) zwischen den toleranten und sensitiven Individuen. Dieser Abstand quantifiziert den durch die verwendeten Marker erkennbaren Anteil tolerant disponierter unter allen phänotypisch toleranten Individuen (man vgl. die besondere Eigenschaft von *do*). Dabei müssen die verwendeten Marker nicht unbedingt von adaptiver Relevanz sein. Weisen sie soviel Variation auf, dass der Anteil toleranter oder sensitiv disponierter Individuen an der Population sehr klein wird, entstehen Schätzprobleme.

Sind Stressoren ungleichmäßig über das Habitat der Population verteilt, wird die Einschätzung der Anpassungskapazität erschwert. Fraglos ist die bei wiederholter Beurteilung festgestellte Freiheit von Krankheiten ein grundlegend wichtiger Indikator.

Als das **Anpassungspotential** einer Population bezeichneten Ziehe und Gregorius (1996) die Menge derjenigen Umweltbedingungen, an welche sich die Population anpassen kann. Die Erhaltung der Anpassungsfähigkeit einer Population dient damit auch der Erhaltung ihres hinreichend großen Anpassungspotentials. Sowohl Anpassungskapazität als auch Anpassungspotential vor allem von Populationen der Schlüsselarten eines Ökosystems tragen zur Resilienz des ganzen Systems bei.

Günstige Eigenschaften der **Nachkommenschaft autochthoner Populationen** in einem Provenienzversuch (vgl. Kapitel 6.5), stellen je nach phänotypischer Differenzierung der Provenienzen und der Beschaffenheit der Umwelt am Ursprungsort einen wichtigen Indikator dar; im Falle allochthoner Populationen sollte nach Möglichkeit der Ursprungsort bekannt sein.

Auch **phänotypische Strukturen**, d.h. die Häufigkeitsverteilung der Ausprägung insbesondere anpassungsrelevanter phänotypischer Merkmale, dienen der Auswahlentscheidung. Im Falle nördlicher Koniferen könnte Auswahlkriterium die Frosthärte sein wie bei *Eucalyptus delegatensis* (Beispiel 6-4) die Konstellation der Umweltfaktoren am Ursprungsort, welche sich an verschiedenen Anbauorten als effizienter Weiser für die Trockenheitstoleranz von Populationen erwies.

Für Teile einer Zuchtpopulation (s. Kapitel 10.3) ist im Regelfall die Überlegenheit in Ertragsmerkmalen experimentell nachgewiesen. Für die Auswahl einer Population als Genressource mit Ziel (c) ist ihre **phänotypische Überlegenheit in Ertragsmerkmalen** wie Massenleistung und Wuchsform aber grundsätzlich irrelevant und bei Verfolgung auch des Ziels (a) nicht unbedingt mit höchster Priorität auszustatten. Nichtsdestoweniger spielt dieser Indikator in der heutigen Praxis der Generhaltung eine große Rolle. Die Bedeutung dieser phänotypischen Überlegenheit wäre erst dann eindeutig gegeben, wenn Gewissheit über die genetische Bedingtheit des besonders vorteilhaften Ertragsphänotyps besteht, und wenn hoher Ertrag als Weiser nicht nur für Angepasstheit, sondern auch für Anpassungsfähigkeit zu betrachten ist. Über den Grad der Konvergenz der Auslese auf hohen Ertrag einerseits und Anpassungsfähigkeit andererseits liegen schwerlich experimentelle Ergebnisse vor. Nicht von der Hand zu weisen ist allerdings die Tatsache, dass eine Population in einem gewissen Grade angepasst sein muss, wenn sie einen Ertrag liefert, keine Schäden aufweist und wenn sie reproduziert (vgl. Kapitel 10.6).

Treten bestimmte **Wuchsformen** wie Zwieselwuchs bei der Buche auf, so wird im Allgemeinen von der Auswahl als Genressource abgesehen. Dieses Merkmal, namentlich Tiefzwieselbildung, hat große wirtschaftliche Bedeutung, indem es die Wertholzerzeugung einschränkt und die Rotkernbildung fördert (Hosius *et al.* 2003); mangelnde Anpassungsfähigkeit dürfte es dagegen kaum anzeigen. Darf die Erbllichkeit von Drehwuchs bei der Buche als erwiesen gelten (Teissier du Cros *et al.* 1980), ist die Frage nach der Erbllichkeit des Zwieselwuchses nach den im Beispiel 6-1 referierten Ergebnissen noch nicht so klar zu beantworten. Das Merkmal dient hier zur Demonstration der Schwierigkeiten bei der Einschätzung genetischer Kontrolliertheit.

Beispiel 6-1. Befunde zur genetischen Kontrolliertheit des Zwieselwuchses der Buche.

Das geklumpfte Auftreten von Zwieselwuchs in Beständen aus Naturverjüngung führt man verbreitet darauf zurück, dass die Gruppen phänotypisch ähnlicher Bäume die kontrollierenden Gene von einem gemeinsamen Samenelter geerbt haben (Krahl-Urban 1952/1953); man spricht auch von Zwiesel-Familien (Hosius *et al.* 2003). Durch Eltern-Nachkommen-Vergleiche der Kronenform 10jähriger Absaaten mit ihren etwa 100jährigen Sameneltern stellte Krahl-Urban (1962) indessen fest, dass wipfelschäftige Buchen, solche mit Zwieselwuchs und solche mit Besenkrone je nur zum Teil Nachkommen mit gleicher Wuchsform hatten (Tab. 6-2). War das Alter der Nachkommen in dem – noch ohne Wiederholungen angelegten – Versuch auch relativ gering, so ist doch zu erkennen, dass je nur etwa ein Drittel von ihnen die Kronenform des Samenelters aufwies.

Die Überzufälligkeit des gelegentlichen Auftretens mehrfacher Zwieselbildung in ein und derselben Baumkrone ließe sich allenfalls durch einen Test auf Poisson-Verteilung nachprüfen.

Tab. 6-2. Prozentanteile bestimmter Kronenformen unter den Absaaten einiger Buchen mit ebensolchen Kronenformen (nach Krahl-Urban 1962).

	Wuchsformen in %		
	wipfelsch.	Zwiesel	Besenkronen
63 Nachkommen zweier wipfelschäftiger Buchen	38	23	39
215 Nachkommen von 7 Buchen mit Zwieselwuchs	25	36	39
199 Nachkommen von 6 Buchen mit Besenkronen	22	37	41

Im Rahmen von Paarvergleichen Turoks (1995) war eine genetische Differenzierung wipfelschäftiger Buchen von solchen mit Zwieselwuchs in einem sauerländischen Altbestand nicht zu entdecken. Der mittlere allelische Abstand zwischen den beiden Teilkollektiven an neun Enzymgenloci betrug 0,06. Zu ähnlichen Ergebnissen gelangten Hussendörfer *et al.* (1996) an 15jährigen Buchen; hier betrug der – ebenfalls nicht-signifikante – genetische Abstand an 14 Enzymgenloci gar nur 0,04.

An den Ergebnissen von Turok (1995) zeigte sich ein genotypischer Strukturunterschied: Die Bäume mit Zwieselbildung besaßen positive Fixierungskoeffizienten, die Nichtzwiesel dagegen HW-Strukturen. Da die Fixierungskoeffizienten einzelner Genloci wegen ihrer unterschiedlichen Größe aber kaum durch Inzucht zu erklären waren, stammten die Zwieselbäume kaum aus bevorzugter Verwandtenpaarung.

Schließlich analysierten Doúnavi *et al.* (2010) das gelegentlich geklumpte und mit Erblichkeit interpretierte Auftreten von Zwieselwuchs in zwei Beständen. Sowohl in einem alten (140j.) mehrfach durchforsteten, als auch in einem jüngeren (40 bis 60j.) Bestand wuchsen alle Bäume in einem gewissen Grade geklumpt. Der Grad der Klumpung wurde mit den Ripley (1977) konzipierten Funktionen geschätzt; hierfür werden die in Umkreisen verschiedenen Durchmessers um jeden Baum wachsenden anderen Bäume gezählt. Die Klumpen im jungen Bestand besaßen eine Größe von etwa 20 m, im älteren von etwa 10 m. Folgt den Nichtzwiesel dem etwas geklumpten Verteilungsmuster aller Bäume, so erwiesen sich die Zwieselbäume als räumlich zufallsmäßig verteilt. Ein zweites Indiz, welches gegen die Klumpung von Zwieselbäumen spricht, war die zufallsmäßige Verteilung der Zwieselbäume in der unmittelbaren Umgebung von Nichtzwiesel und umgekehrt.

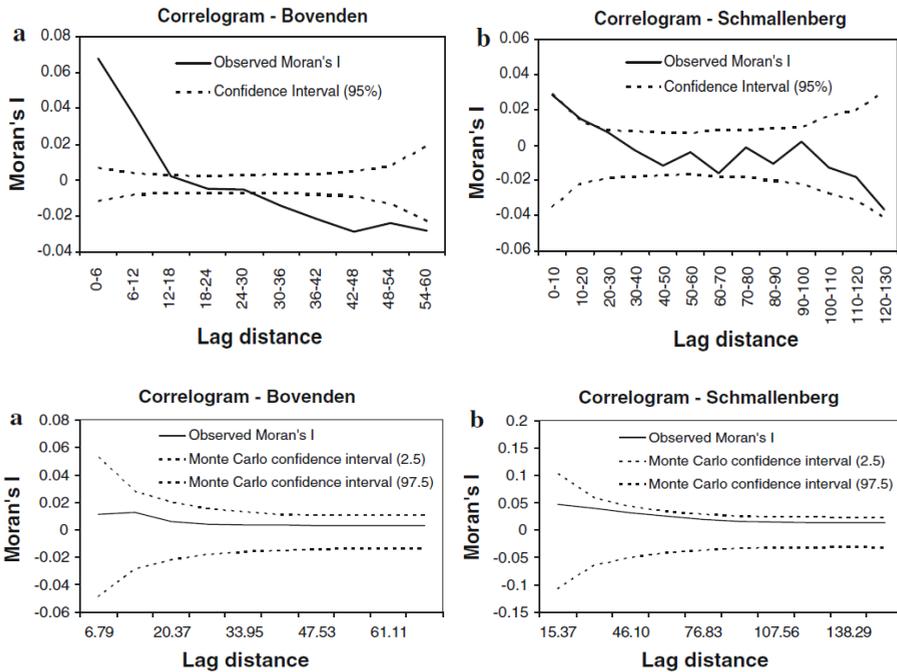


Abb. 6-1. Autokorrelationen der Mehrlocus-Genotypen an neun Enzymgenloci (oben) und der Kronenform (unten) in einem 40 bis 60j. Bestand bei Bovenden und einem etwa 140j. Bestand bei Schmallenberg (nach Dođnavi *et al.* 2010).

Als ein drittes Indiz kam das Ergebnis der Untersuchung der Ähnlichkeit von Bäumen hinzu. Im jüngeren Bestand gab es bis zur Entfernung von 18 m eine mittels Morans (1950) Statistik I quantifizierte schwache, durch Familienstrukturen erklärable, Ähnlichkeit der Allelbesetzung von neun Enzymgenloci (welche im älteren Bestand – vermutlich im Gefolge der Dichtereduktion und der künstlichen Auslese gegen Zwieselwuchs bei den Durchforstungen – nicht mehr vorlag). Jedoch waren im Merkmal Kronenform auch im jüngeren Bestand in größerer Nähe wachsende Bäume einander nicht ähnlicher. Bei genetischer Kontrolliertheit der Zwieselbildung hätte man wie bei den genetischen Varianten eine Familienstruktur erwarten sollen (Abb. 6-1).

In teilweisem Gegensatz hierzu entdeckten Hosius *et al.* (2003) ganz eindeutig Klumpung nicht nur einzelner Allele an zehn Enzymgenloci sowie des Heterozygotiegrades, sondern auch ganz eindeutig solche des Merkmals Zwieselwuchs (vgl. Hosius *et al.* 2013). Die Autoren betonten den hypothetischen Charakter auch ihrer Untersuchung, wiesen aber auf umfangreiches Datenmaterial hin, welches einmal die Analyse der räumlichen Verteilung von Zwieselwuchs in Altbeständen und ihrer Naturverjüngung erlauben wird.

Mit ganz anderer Methodik könnten Paarvergleiche sowie Beobachtungen an zweckentsprechend geplanten Feldversuchen Klarheit über die genetische Kontrolliertheit schaffen (vgl. Kapitel 2.5). Auch Provenienzversuche kommen hier in Frage, und nach dem Ergebnis älterer derartiger Versuche sind Provenienzen auch der Buche hinsichtlich ihrer Schaftform differenziert. Auch der phänotypische Vergleich von Saatguterntebeständen mit ihren Absaaten könnte wesentliche Hinweise geben, setzt jedoch die Dokumentation des Phänotyps der Erntebestände voraus – falls dort Zwieselwuchs auftritt. Aus den Buchenprovenienzversuchen KRAHL-URBANS liegt sicher detailliertes Datenmaterial vor. In einem Übersichtsaufsatz berichteten Kleinschmit und Svoboda (1996) zunächst von ausgeprägter Differenzierung der Provenienzen im Merkmal Schaftkrümmung (vgl. Beispiel 10-1); das Merkmal Zwieselwuchs blieb damals ausgeklammert. ♦

Mit der Entnahme verzwielter Bäume vor dem Nutzungsalter lässt sich der mittlere Phänotyp von Buchenpopulationen aufwerten. Daher ist vor der Zulassung eines Buchenbestandes zur Saatguternte als Vorsichtsmaßnahme üblich, Zwieselbäume zu beseitigen. In diesem Sinne ist vorerst daran zu denken, Bestände mit Zwieselwuchs von der Auswahl als Genressourcen überhaupt auszuschließen, solange ausreichend viele andere Bestände das gesetzliche Auswahlkriterium (Anonymus 2002a) erfüllen. Ob die Abwesenheit einer morphologischen Variante wie Zwieselwuchs bei der Auswahl von Genressourcen generell zu berücksichtigen ist, wird sich durch die angekündigten Untersuchungen von Hosius *et al.* zweifellos klären lassen.

Die **Verbreitung des effektiven Pollens** in Populationen dient zunächst der reibungslosen Reproduktion, bestimmt aber auch den Grad der genetischen Durchmischung; zu letzterer trägt wirksame Samenverbreitung bei. Je weiter effektiver Pollen verbreitet wird, desto mehr Individuen sind als effektive Eltern der Samen der einzelnen Bäume zu erwarten, und desto schwächer ist die Ausprägung räumlicher genetischer Strukturen zu erwarten.

Vorschläge für die Orientierung der Auswahl von Genressourcen an der Häufigkeit und **Verbreitung individueller Allele**, insbesondere adaptiv relevanter (Koskela *et al.* 2013), dürften zwar derzeit noch schwer umsetzbar sein; doch gilt ihnen bereits heute die Aufmerksamkeit der Forschung.

Große Bedeutung besitzt **Genfluss** in der Form des Eintrags von effektivem Pollen bzw. von Samen (Geburek 2005b). Grundsätzlich erhöhte dieser Eintrag die genetische Variation der Genressource. Bestehen in der Nachbarschaft große allochthone Populationen unbekanntem Ursprungs, wird die spätere Erhaltung am Ort jedoch problematisch. Im Falle der Eibe (vgl. Beispiel 12-8), von welcher auch gärtnerische Zierformen angebaut werden, und im Falle einiger Rosaceen, welche auch als Kulturpflanzen mit ganz anderen Eigenschaften angebaut werden, ist bei der Auswahl von Genressourcen die Einhaltung eines großen Abstands vom Einzugsbereich von Pollen und Samen dieser Anbauten geboten. In jedem Falle ist

die Bedeutung von Genfluss nicht zu unterschätzen. Auch in einer Zeit hoher Investitionen in die Suche nach anpassungsrelevanten Teilen des Genoms gehört die Abschätzung von Genfluss zum unverzichtbaren Instrumentarium der Generhaltung (Veith *et al.* 1999).

Unter einem praktischen Gesichtspunkt besitzt schließlich der demographische Aspekt der **Altersklassenverteilung** eine gewisse Bedeutung. Die Altersklassenverteilung ist vor allem bei seltenen Arten ein wichtiges Indiz für erfolgreiche Reproduktion (vgl. Beispiel 12-13). Rotach (2000) diskutiert die Wege, auf welchen stark ungleichgewichtige Aktersstrukturen zu Gefährdung (besonders der wenig häufigen Arten) führen können. Sind alle übrigen Indikatoren durch ihre Verifikatoren beobachtet, sollte man als Genressourcen einer verbreitet vorkommenden Baumart unterschiedlich alte Bestände heranziehen, so dass in deren Gesamtheit eine Altersstruktur entsteht. Dieser Umstand kann der gelegentlichen Nutzung von Genressourcen als Saatgutquellen nur dienlich sein.

Verbreitet werden als Genressourcen Altbestände ausgewählt. Zumindest teilweise ist hierfür die Praxis maßgeblich, zugelassene Saatguterntebestände (s. Kapitel 14.2 und 14.3) als mögliche Genressourcen zu betrachten; denn hierfür müssen die Bestände ein Alter erreicht haben, welches die abschließende Beurteilung ihres Phänotyps erlaubt. Ein gewisses Alter ist aber auch Voraussetzung für die Beurteilung auch des Paarungs- bzw. Reproduktionssystems.

Die zusammenfassende kritische Bewertung dieser Indikatoren erlaubt die Entscheidung darüber, ob im konkreten Falle das **Kriterium** für die Auswahl als Genressource erfüllt ist. Boyle (2000b) bietet einige Beispiele dafür, wie die Bewertungen nach verschiedenen Indikatoren zusammengeführt werden können. Je nach dem Zustand der Indikatoren und ihrer Bewertung im konkreten Falle können Auswahlkriterien also auf verschiedene Art und Weise sachlich begründet sein. Nicht in jedem Falle ist der gesamte Kriterienkatalog abzuarbeiten.

Um die Erhaltungswürdigkeit genetischer Ressourcen nach vorab definierten Indikatoren entscheiden zu können, haben sich Ayele *et al.* (2011) einer bestimmten Vorgehensweise bedient. Die von diesen Autoren formulierten Auswahlkriterien basieren auf Indikatoren, welche beispielsweise das Ausmaß beobachteter genetischer Variation einbeziehen. Für ihre Untersuchungen an Populationen von *Hagenia abyssinica* in Äthiopien zogen die Autoren Beobachtungen an AFLP-Markern heran. Zu Entscheidungen in diesem Bereich lassen sich ferner Ausprägungen genetisch kontrollierter phänotypischer Merkmale nutzen oder die Präsenz von Jungwuchs berücksichtigen und je nach dem Ziel einer Erhaltungsmaßnahme entsprechend gewichten, wie es Ayele *et al.* (2011) vorgenommen haben (vgl. Kapitel 13.2). In Beispiel 6-3 wird dieses Verfahren am Beispiel einer einheimischen Baumart das Verfahren demonstriert und das Ergebnis mit der einer anderen Vorgehensweise verglichen.

Schon aus den obigen Erörterungen dürfte hervorgehen, dass eine etwa auf nur einen bestimmten Indikator gestützte Auswahl auf brüchiger Grundlage steht. Dies gilt insbesondere für die Stützung ausschließlich auf Messungen der genetischen Variation an einer begrenzten Anzahl neutraler genetischer Marker – auch wenn in der Anfangszeit der Integration genetischer Marker in Erhaltungsprogramme gerade hierauf große Hoffnungen gesetzt wurden (vgl. Hattemer et al. 1993, *loc. cit.* p. 427ff.). Die Verwendung genetischer Marker im Rahmen der Genhaltung hat zwar zugenommen (Finkeldey und Mátyás 2000), doch zitierte Geburek (2000b) beispielsweise Ergebnisse einer Modelluntersuchung von Latta und Mitton (1998) über die Differenzierung von Populationen einer nordamerikanischen Kiefernart; auf der Grundlage verschiedener Typen von Markern ergaben sich grundsätzlich verschiedene Differenzierungs- und Gruppierungsmuster. Unser Wissen über Baumpopulationen wird aber wohl auch weiterhin Zuwächse erwarten lassen, weitere Indikatoren werden sich als relevant erweisen. Geburek (2000b) diskutierte auch anpassungsrelevante phänotypische Merkmale und verschiedene nicht-genetische Indikatoren.

6.3 Populationsgröße

Die Benutzung der Populationsgröße als einen Verifikator genetischer Variation bedarf der Erläuterung. Unter dem Aspekt der Verjüngung kann zunächst nur die Anzahl der Bäume im reproduktiven Alter gemeint sein. Diese Anzahl ist weiterhin einzuschränken auf ihre effektive Anzahl. Am Beispiel polnischer Eibenpopulationen zeigten Chybicki *et al.* (2012), dass sich die Auswahl von Genressourcen allein aufgrund der Anzahl vorhandener Bäume (Zensusgröße) ungünstig auswirken kann. Nicht alle Arten – schon gar nicht die seltenen – können in großen Populationen vorkommen; doch ist von effektiv größeren Populationen mehr Variation zu erwarten als von kleineren (vgl. Kapitel 7.3.1).

Nach den Gesetzen des Zufalls unterliegen endliche Populationen dem driftbedingten Verlust genetischer Varianten. Populationen verarmen desto stärker, je kleiner sie sind und über je mehr Generationen dieser Zustand anhält. Savolainen und Kuittinen (2000) verwiesen auf die Erwartung driftbedingt verminderter Variation in kleinen natürlichen Populationen, nannten aber auch die Voraussetzungen, unter denen ein positiver Zusammenhang zwischen Populationsgröße und genetischer Variation realisiert sein kann. Zunächst sind anfänglich gleiche genetische Struktur und Größe Bedingung dafür, dass ein vorliegender Zusammenhang ursächlich interpretiert werden darf. Die Größe der Populationen muss über Generationen hinweg konstant gewesen sein; denn bereits ein einziger Flaschenhals, den rezent große Populationen in der jüngeren Vergangenheit durchlaufen haben, kann diesen Zusammenhang verwischen. Ferner muss die Mutationsrate als gleich angenommen werden. Auch müssen Selektion an den betreffenden Genloci abwesend bzw. die Art und die Stärke des Selektionsdrucks

gleich sein. Last but not least müssen die verglichenen Populationen isoliert sein; denn Genfluss aus differenzierten Populationen kann Verluste an genetischen Varianten wenigstens teilweise kompensieren. Die Autorinnen führten einen in der Literatur häufig zitierten Fall an (s. Beispiel 6-2) und stellten ihm einen konträr gelagerten gegenüber, um die Unsicherheiten des Schlusses aus der Populationsgröße auf den Vorrat an genetischer Variation zu demonstrieren; in der Literatur finden sich mehrere derartige Beispiele.

Beispiel 6-2: Populationsumfang und genetische Diversität bei einer Koniferenart. Bei *Halocarpus bidwillii*, einer auf der neuseeländischen Südinsel beheimateten diözischen, anemophilen Podocarpacee, variierte die Größe 17 inventierter Populationen zwischen 20 und etwa 400.000 (Billington 1991). Die an neun Enzymgenloci beobachtete Variation nahm mit der Populationsgröße – wenn auch nur geringfügig, so doch zu. Dies galt sowohl für die ‚erwartete Heterozygotie‘ H_e (s. Darstellung in Abb. 6-2) als auch für den Anteil polymorpher Genloci und deren mittlere Anzahl von Allelen.

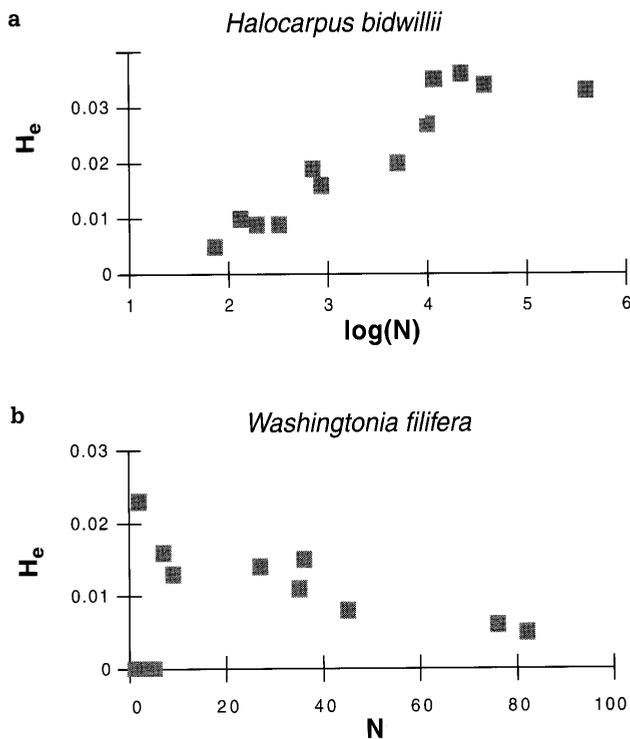


Abb. 6-2. Zwei Beispiele für den Zusammenhang zwischen genetischer Variation und Populationsgröße aus Savolainen und Kuittinen 2000).

Die im Südwesten der USA endemische Fächerpalme *Washingtonia filifera* aus der Familie der Arecaceen besitzt hermaphroditische Blüten und ist vorwiegend entomophil (McClenaghan und Beauchamp 1986). 16 in der Nähe der mexikanischen Grenze wachsende Populationen wurden mit Anzahlen zwischen 1 und 82 Bäumen an acht Enzymgenloci vollständig inventiert. Diese Populationen setzen sich teilweise aus Resten vormals wesentlich größerer Populationen zusammen, welche vermutlich wegen der essbaren Samen stark dezimiert worden waren; teilweise dürfte es sich auch um nicht lange zurückliegende spontane Neubesiedlung handeln. Jedenfalls sind die Populationen in der heutigen Form teilweise erst in geschichtlicher Zeit entstanden bzw. doch starkem menschlichen Einfluss ausgesetzt gewesen. Über die Samenverbreitung ist nur wenig bekannt. Die Populationen sind genetisch nur sehr gering differenziert ($F_{ST} = 0,02$), so dass angesichts ihrer teilweise geringeren Entfernungen als der von *Halocarpus* Genfluss anzunehmen ist. Dementsprechend ist in Darstellung der Abb. 6-2 auch kein positiver Zusammenhang zwischen derzeitigen Populationsgrößen und genetischen Diversitäten zu erkennen, sondern – wie es wohl der Zufall will – ein sehr schwach negativer. ♦

Aus den beiden in Beispiel 6-2 zitierten divergierenden Befunden ist abzuleiten, dass die Größe selbst räumlich einigermaßen abgrenzbarer Populationen keinen verlässlichen Weiser für deren genetische Variation darstellt. Populationen einer häufigen und weitverbreiteten Baumart wie etwa der einheimischen Buche sind weder räumlich klar abgrenzbar, noch ist genetische Isolation anzunehmen; Untersuchungen der genannten Art ließen sich hier also gar nicht durchführen. Nach Einflussnahme durch den Menschen ist ein Zusammenhang zwischen Populationsgröße und genetischer Variation kaum mehr gegeben, wie Cao *et al.* (2004) am Beispiel der Eibe und Hoebee *et al.* (2006) am Beispiel der Elsbeere feststellten.

6.4 Auswahl auf regionaler Ebene

Je nach den Charakteristika inventierter Populationen und der in Teilen des Verbreitungsgebiets einer Baumart unterschiedlichen derzeitigen und künftigen Umweltbedingungen wird man stets mehrere Populationen einer biologischen Art als Genressourcen auswählen. Das entstehende Netz von Ressourcen bietet eine gewisse Sicherheit vor Verlust, trägt aber auch biologischen Fakten Rechnung. Dazu gehört die Möglichkeit fortgesetzter Anpassung an die gegebenen Wuchsorte. Es leuchtet ein, dass ein solches Netz von Genressourcen wesentlich zweckmäßiger ist als ein einziger großer Komplex, welcher kaum *allen* Auswahlkriterien genügen könnte.

Anhand der Untersuchung der cpDNA (bei Angiospermen auch der mtDNA) lassen sich Einsichten in die gemeinsame bzw. nicht gemeinsame Abstammung von Populationen gewinnen; denn die Ausbreitung der cpDNA unterliegt nicht

der Wirkung von Genfluss durch Pollen. Während des abgelaufenen Jahrzehnts hat die Inventur genetischer Polymorphismen dieses Zellkompartiments zur Rekonstruktion der Rückwanderwege vieler europäischer Laubbaumarten etwa der Gattungen *Acer* und *Quercus*¹² aus ihren eiszeitlichen Refugien geführt. Sind verwendete Marker auch nicht exprimiert und daher ohne adaptive Relevanz, so bieten sie wegen ihrer großen Variation doch eine gewisse Hilfe bei der Entdeckung autochthoner Populationen, ihrer Rassenzugehörigkeit bzw. ihres Ursprungsortes. Bei Auswahlvorgängen ist man mit dem Problem konfrontiert, dass sich bei der Analyse verschiedener Markersysteme durchaus verschiedene Differenzierungsmuster von Populationen herausstellen können (Latta und Mitton 1997). Mithilfe zahlreicher molekulargenetischer Marker ist es aber gelungen, die Abstammung rezenter Populationen von bestimmten Refugialpopulationen zu rekonstruieren und damit die evolutionäre Geschichte heutiger Populationen während des Holozäns zu erhellen. Dies erlaubt auch Hinweise auf die Anpasstheit an früher besiedelte und ggfs. heutige Habitate. Schon heute sind zahlreiche SNP's (**s**ingle **n**ucleotide **p**olymorphisms) und deren Funktion bekannt, so dass in diesen Fällen von funktionaler genetischer Variation gesprochen werden kann.

Im Tierartenschutz wird die Frage von Verbundsystemen lebhaft diskutiert. Die Auswahl einer geringen Anzahl großer Flächen gegenüber der Auswahl mehrerer kleiner Flächen richtet sich nach den Überlebenschancen von Tierpopulationen je nach deren Größe und den Ursachen für Schwankungen ihres Umfangs (Biedermann *et al.* 1999). Im Zusammenhang mit Baumarten mitteleuropäischer Wirtschaftswälder unter geregelter Behandlung stellen sich diese Fragen auch, doch richtet sich die Auswahl von deren Genressourcen im Wesentlichen nach anderen Gesichtspunkten (vgl. Kapitel 6.2).

Liegen Inventurergebnisse über genetische Marker an verschiedenen Ebenen vor, lässt sich bei der Auswahl etwa nach folgenden Grundsätzen vorgehen:

(1) Wahl einiger besonders gering differenzierter Populationen, die für die Art insgesamt repräsentativ sind. Millar und Libby (1991) stellten dieses Vorgehen in den Mittelpunkt des Auswahlverfahrens.

(2) Unter den Genressourcen einer Baumart sollten in ökologisch und genetisch definierten Gebieten jeweils eine oder mehrere natürliche oder doch autochthone Populationen vertreten sein.

(3) Wahl einiger besonders deutlich differenzierter Populationen, deren Differenzierung angesichts weiträumigen Genflusses vermutlich auf besondere Bedingungen der Selektion zurückzuführen ist (vgl. Bonfils und Finkeldey 2000). Dabei sind die in Kapitel 2.4 skizzierten Methoden der Aufteilung genetischer Variation auf die Differenzierung zwischen Populationen und deren Diversität

¹² Für seine Verdienste um die Rekonstruktion der Refugialpopulationen dieser Baumgattung und ihrer Rückwanderwege in Europa wurde ANTOINE KREMER 2006 der Wallenberg-Preis verliehen.

bzw. auf die Beiträge einzelner Populationen zu diesen beiden Komponenten (Finkeldey und Murillo 1999) hilfreich.

(4) In beiden Kategorien Auswahl der Populationen, die nach dem Ergebnis von Inventuren als genetisch besonders variabel gelten können, d.h. hohe Diversität besitzen. Dieser Grundsatz ist vom vorigen allerdings nur schwer zu trennen, da auch eine wenig variable Population einen hohen Beitrag zur gesamten Diversität aller genetischen Ressourcen einer Baumart dadurch leisten kann, dass sie private Allele besitzt und sie dadurch von den anderen stark differenziert ist (Petit *et al.* 1998, Finkeldey und Murillo 1999).

Für die Auswahl natürlicher Populationen liefern die in Kapitel 2.4 dargestellten Analysemethoden der genetischen Differenzierung eine wertvolle Entscheidungshilfe: Die relative Differenzierung regionaler Gruppen dieser Populationen stellt einen Anhaltspunkt dafür dar, wie viele solche Gruppen man bilden sollte, wie viele Populationen sie umfassen sollten, und welche Populationen deren Gesamtheit am ehesten repräsentieren. Ferner gibt die Analyse der Ähnlichkeiten der Populationen untereinander Auskunft über deren Abstammung und ggfs. deren adaptive Eigenschaften. Nicht zuletzt liefert die Analyse der Variation Aufschluss darüber, wie die Populationen gleicher bzw. verschiedener Regionen zusammengehören, ob also die regionale und/oder ökologische Gruppierung auch genetisch manifestiert ist. Wesentliche Informationen hierzu liefert die Analyse extranuklearer genetischer Marker mit ihrem besonderen Vererbungs- und Verbreitungsmodus (vgl. Beispiel 2-4). Neben der Analyse der Variation heute verfügbarer genetischer Marker liefert die analoge Analyse der Ausprägungen anpassungsrelevanter phänotypischer Merkmale wichtige Entscheidungshilfen. Daher kommt den Ergebnissen von Provenienzversuchen Bedeutung zu. Weitere Entscheidungshilfen diskutierten Lesica und Allendorf (1995).

Nach Wilson (1990) umfasst das Netz von Genreservaten der Douglasie in den Vereinigten Staaten einhundert Reservate von je etwa 10 ha Größe mit (derzeit) vierhundert herrschenden Bäumen. Demgegenüber liegt im mitteleuropäischen Wirtschaftswald der Schwerpunkt nicht nur auf Fragen der Auswahl von Genressourcen, sondern ebenso auf Fragen ihrer Erhaltung (vgl. Kapitel 8.3).

Eine Regionalisierung der Erhaltungsobjekte von Gehölzen wurde von Kätzel und Becker (2014) dargestellt. Grundlage ist eine Einteilung in Generhaltungszonen, deren Abgrenzung auf einer ganzen Reihe von Kriterien beruht.

Im Rahmen der Auswahl von Genressourcen der Buche im Bundesland Rheinland-Pfalz wurden bei der Formulierung der Auswahlkriterien auch einige weitere Gesichtspunkte in Betracht gezogen, wovon im nachfolgenden Beispiel 6-3 berichtet wird.

Beispiel 6-3. Auswahl von Genressourcen der Buche in Rheinland-Pfalz.

Anlass zu dem Vorhaben waren schon in den 80er Jahren gefasste Pläne zur Erhöhung des Buchenanteils in diesem Bundesland in Reaktion auf Kalamitäten in Nadelholzbeständen. Die Vorkommen der Buche in Rheinland-Pfalz sind zu einem großen Teil autochthon. Die Einrichtung von Genressourcen dient der Langzeiterhaltung dieser Baumart *in situ*. Die nachfolgend skizzierte Inventur einer Reihe von Buchenbeständen wurde seitens der Landesforstverwaltung als Pilotprojekt für inzwischen weitere Baumarten betrachtet (Tabel und Maurer 1992).

Zunächst traf die Forstverwaltung aufgrund ihrer Erfahrungen eine Vorauswahl; danach wurden 22 Bestände für genetische Inventuren vorgesehen. Diese sollten in ökologischer Hinsicht die mit Buche bestockten Flächen buchenreicher rheinland-pfälzischer Wuchsgebiete repräsentieren (Abb. 6-3). Mit Blick auf die eventuelle spätere Erhaltung als Genressourcen *in situ* wurden von vornherein Untersuchungsbestände vorrangig im Staatswald herangezogen, da Erhaltungsmaßnahmen hier besser umsetzbar sind. Die Bestände waren bei Beginn des Projekts mindestens hundert Jahre alt, umfassten mindestens 10 ha und waren nach dem damaligen Stand der Gesetzgebung über Forstvermehrungsgut mehrheitlich zur Gewinnung Ausgewählten Vermehrungsgutes zugelassen (vgl. Kapitel 14.2 und 14.3). Alle Bestände gehören zu ein und demselben Herkunftsgebiet (s. Abb. 14-2).

Sodann galt es, die Bestände hinsichtlich ihrer genetischen Variation und Differenzierung zu charakterisieren. Die Bestände waren etwas unterschiedlich groß und von unterschiedlicher Dichte. Die Auswahl von Probebäumen erfolgte auf Karten nach dem Plan eines bestandesspezifischen Gitters im Maßstab 1:5.000 so, dass 200 Rasterpunkte (sowie einige zusätzliche Eckpunkte) entstanden (Abb. 6-4); dies entsprach einer Maschenweite von etwa 100 m. Die so gefundenen Probebäume stellen nur einen Teil, d.i. eine repräsentative Stichprobe, der Altbäume dar. Von dem vorherrschenden, herrschenden oder mitherrschenden Baum, der einem Rasterpunkt am nächsten stand, wurden sodann Ruheknospen (durch Schrotschuß oder Pfeil aus Armbrust) genommen. In sechs dieser Bestände wurden zusätzlich auf zweierlei Weise Bucheckern aufgelesen; aus deren gut durchmischter Gesamtmenge wurden einige hundert entnommen und als Bestandesmischprobe im Labor untersucht; dieser Teil der Befunde ist in anderem Zusammenhang Gegenstand der Beispiele 2-6 und 11-5.



Abb. 6-3. Wuchsgebiete¹³ in Rheinland-Pfalz mit Angaben über die Lage der Untersuchungsbestände.

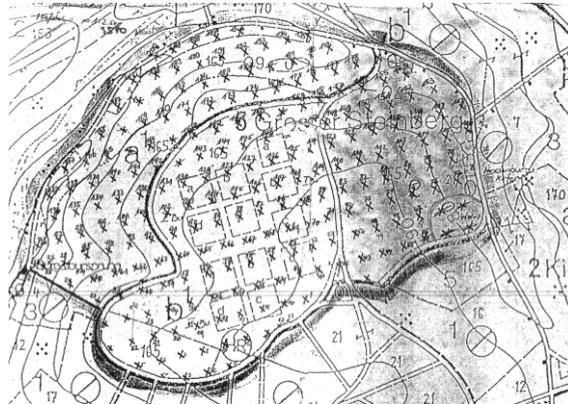


Abb. 6-4. Positionen der Rasterpunkte am Beispiel des Untersuchungsbestandes Johanniskreuz; man erkennt die unterschiedlichen Hanglagen.

¹³Der Begriff des Wuchsgebiets wird im Kapitel 14.3.1 erläutert.

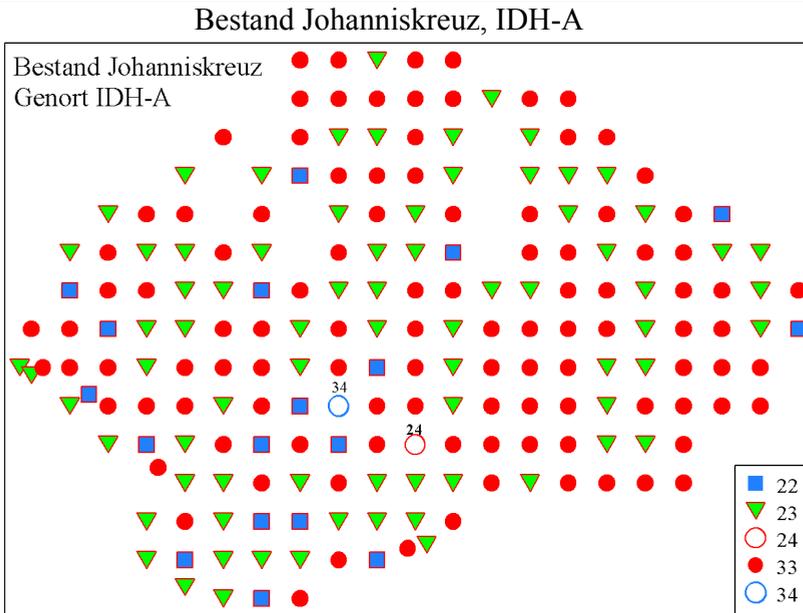


Abb. 6-5. Karten von Genotypen der Probestämme im Bestand Johanniskreuz am Genlocus IDH-A (nach Ziehe und Hattemer 2004).

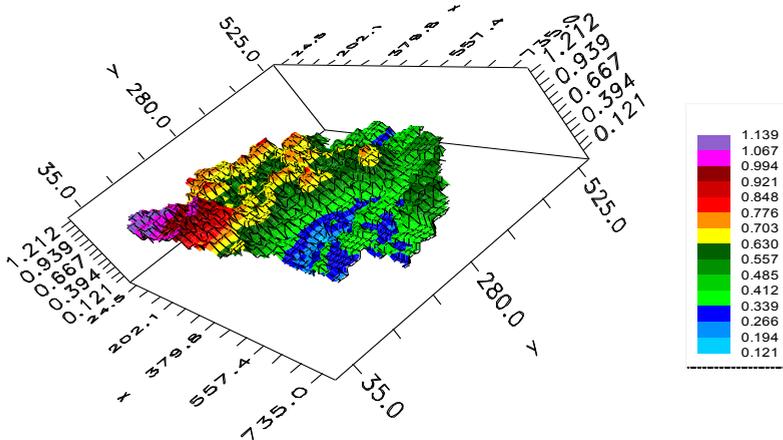


Abb. 6-6. Verteilung der Häufigkeit des Allels IDH-A₂ unter den Probestämmen des Bestands Johanniskreuz. Man erkennt das vermehrte Auftreten dieses Allels im westlichen Bestandesteil.

Die Ergebnisse der Erhebung des Genotyps der Probebäume wurden räumlich dargestellt und die in diesen Karten enthaltene Information auch hinsichtlich des Vorkommens einzelner Allele ausgewertet. Die nach räumlicher Interpolation entstandene Verbreitungskarte des Allels A_2 am Genlocus IDH-A vermittelt eine Vorstellung von den auch hier vorliegenden Familienstrukturen (Abb. 6-5 und 6-6 mit den Befunden in einem dieser Bestände). Die räumlich-flächige Darstellung in der Abb. 6-6 basiert auf jeweils 16 einbezogenen Nachbarn mit einem Suchradius, der die gesamte Fläche abdeckt.

Die elf inventierten Enzymgenloci hatten sich nach den Untersuchungen von Müller-Starck (1993) in anderen Teilen Deutschlands teilweise als selektionsrelevant erwiesen (vgl. das Beispiel 2-8). Sowohl die Altbestände als auch deren Bucheckern waren genetisch gering bis mäßig differenziert.

Wie bereits im Kapitel 2.3.1 (vgl. Beispiel 2-2) erwähnt, kommen bei Naturverjüngung durch begrenzte Transportweiten des effektiven Pollens und/oder der Samen räumliche Strukturen zustande. Viele Befunde an Buche sprechen aber für einen effizienten Ferntransport des effektiven Pollens, so dass mangelnde Effizienz der Pollenverbreitung nur geringfügig zur Strukturierung beitragen dürfte.

In einigen der sechs auf räumliche genetische Strukturen untersuchten Bestände überschreitet jedoch nach Tab. 6-3 die räumliche Erstreckung der Klumpungen im Auftreten von Allelen die Reichweite vor allem des Samentransports beträchtlich (Ziehe und Hattemer 2004), so dass eine Erklärung allein durch Familienstrukturen kaum zutreffen kann. Dieser Zustand ist denkbar, wenn in etwas weiter voneinander entfernten Bereichen einer Population bei Naturverjüngung (oder auch nach Begründung mit einem einheitlichen Posten Pflanzgutes) eben unterschiedliche Bedingungen der Selektion herrschen. Räumliche genetische Strukturen entstehen natürlich auch dann, wenn in Teilbereichen einer Kultur genetisch differenzierte Posten von Pflanzmaterial zur Verwendung kommen; diese Ursache war im Falle der vorliegenden Bestände jedoch auszuschließen.

Auch ist zu bedenken, dass hier Familienstrukturen, also Ähnlichkeiten aufgrund der Abstammung vom gleichen Samenelter, aufgrund der relativ großen Abstände der Probebäume methodisch bedingt nur wenig zum Grade der Klumpung beigetragen haben können. Die Existenz räumlicher Strukturen mit Distanzklassen in dieser Größenordnung darf daher als ein Indiz für besondere Anpasstheit an die örtlichen Bedingungen gewertet werden.

Tab. 6-3. Zusammenfassung der Befunde über die Distanzklassen (in m), für die signifikante Autokorrelationen vorlagen; „ähnlich“ kennzeichnet die Aggregation ähnlicher oder sogar gleicher Typen, „versch.“ das Auftreten unterschiedlicher Typen (nach Ziehe und Hattemer 2004).

	11 Genloci		LAP-A		IDH-A		6PGDH-A		PGM-A	
	ähnlich	versch.	ähnlich	versch.	ähnlich	versch.	ähnlich	versch.	ähnlich	versch.
Bitburg					480-520			0-40		
Elmstein	0-40 80-120	320-360 400-440	0-40	200-240		440-480	0-40 480-520 520-560	400-440	80-120 140-160 160-200	400-440 440-480
Johanniskreuz				400-440 480-520	40-80 80-120 120-160	360-400 440-480				
Morbach			0-40					520-560		
Neuerburg			280-320				160-200			
Schönau	0-40	80-120	280-320	500-540	0-40	80-120 320-360 400-440		360-400	480-520	360-400

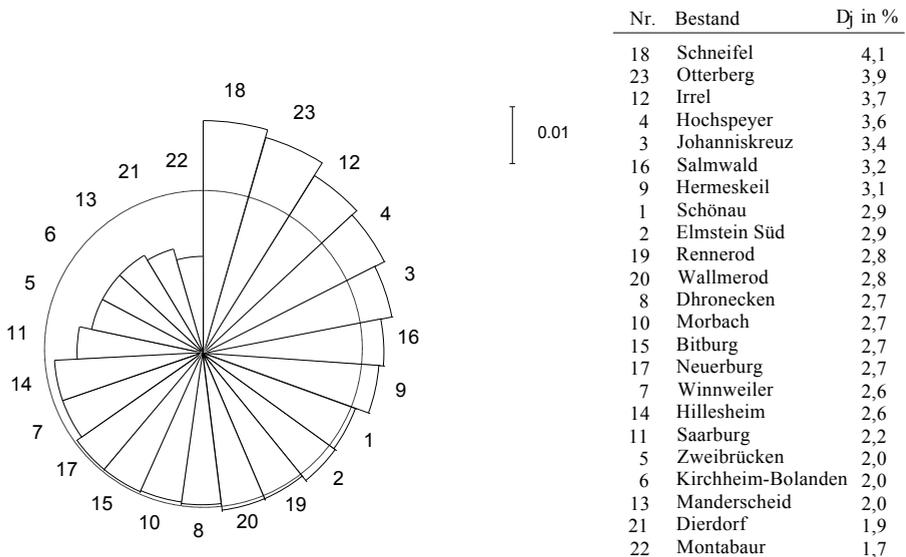


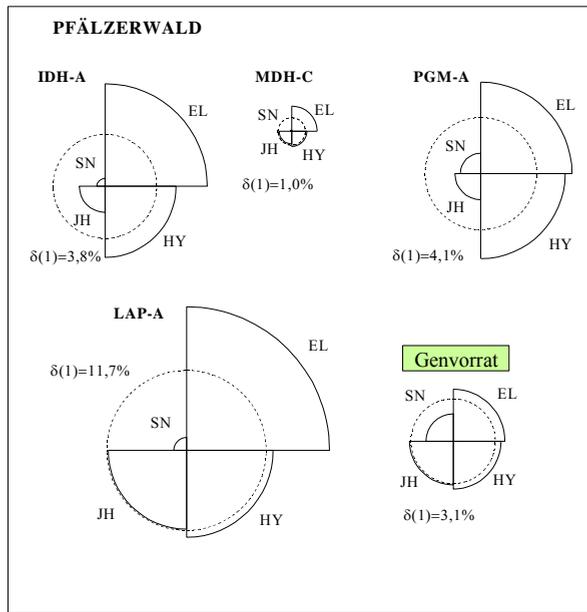
Abb. 6-7. Genische Differenzierung der Allelvorräte 23 rheinland-pfälzischer Untersuchungsbestände der Buche an elf Enzymgenloci (nach Ziehe und Hattemer (1996)).

In Abb. 6-7 sind die Ergebnisse über die Differenzierung von 23 Altbeständen an allen Enzymgenloci dargestellt. Außer den 22 in Abb. 6-3 eingetragenen ist hier ein weiterer Bestand Otterberg (b. Kaiserslautern) verzeichnet, welcher Gegenstand einer Spezialuntersuchung mit gleicher Aufnahmemethodik der Altbuchen war (Hattemer und Ziehe 1996).

Schneifel und Otterberg heben sich am deutlichsten von allen anderen ab, es folgen Irrel und Hochspeyer. Der Bestand Schneifel ist vermutlich allochthon; im Falle von Hochspeyer ist die Autochthonie fraglich, für Irrel ist sie jedoch als erwiesen anzusehen.

Die Ergebnisse legen nahe, auch Otterberg als allochthon zu betrachten; die Einbeziehung dieses Bestands in die Differenzierungsanalyse bedingte möglicherweise eine etwas andere Reihung der Differenzierungsmaße.

Die Abb. 6-8 zeigt die insgesamt geringe Differenzierung und folglich geringe Unterschiede des Grades, in dem die einzelnen Bestände für die rheinland-pfälzischen Buchenvorkommen repräsentativ sind. Als Ergänzung führte die Untersuchung der Differenzierung in einzelnen Wuchsgebieten zu den Beständen, welche ihr Wuchsgebiet am ehesten repräsentieren.



Schöнау
 repräsentativ
 für den
 Pfälzerwald

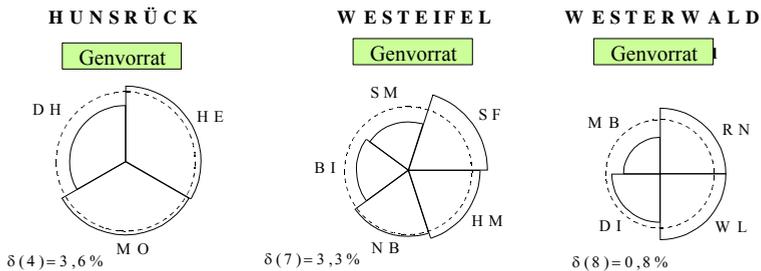


Abb.
 Turok
 Oben:
 zehn
 Unten:
 Bestar.
 mald 1

Salmwald repräsentativ für die Westeifel;
 geringe Differenzierung im Westerwald,
 vergleichsweise wenig Unterschiede im D_j der Bestände im Hunsrück.

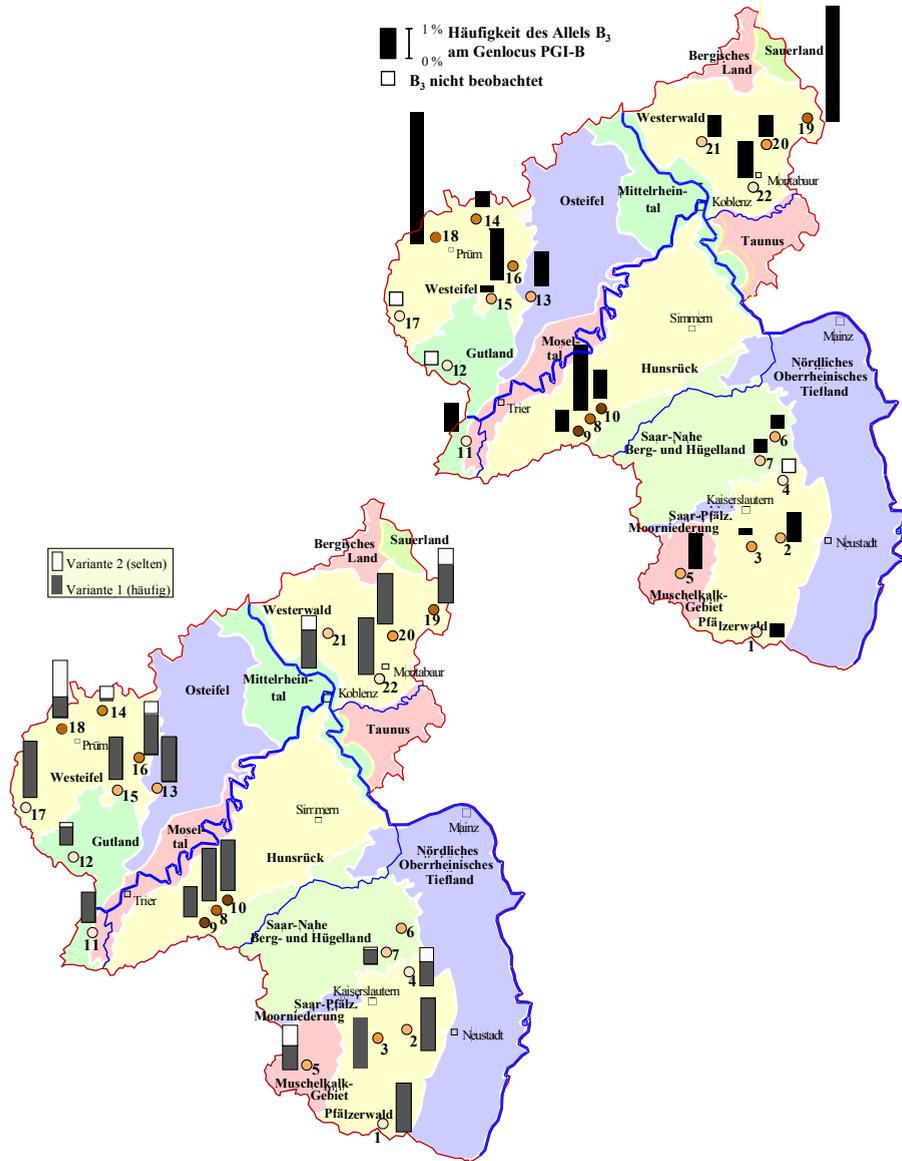


Abb. 6-9. Genetische Unterschiede zwischen den Beständen. Oben: Häufigkeiten des Allels B₃ am Genlocus PGI-B. Unten: Häufigkeiten zweier Haplotypen der cp-DNA (nach Vornam und Herzog 1996).

Untersucht wurde auch die Verbreitung zweier Varianten der cpDNA. Nach Abb. 6-9 (unten) ist besonders das Auftreten der selteneren Variante als räumlich unterschiedlich erkennbar.

Der Anteil seltener Allele wurde als Beleg dafür gewertet, dass die betreffende Population in der Vergangenheit keinen Flaschenhals durchlaufen hat. Daher wird Populationen wie dieser im evolutionären Anpassungsprozess an sich ändernde Umweltbedingungen eine besonders gute Anpassungsfähigkeit zugeschrieben. Der Bestand 19 (Rennerod) weist zahlreiche seltene Allele auf.

Tab. 6-5. Zusammenstellung der zwölf endgültig zu Genressourcen erklärten Buchenbestände und die wesentlichen Auswahlkriterien (nach Maurer und Tabel 2000).

Wuchsgebiet	Forstamt	Höhenlage: [m] min-max (mittel) über NN	Höhenstufe	Auswahl gemäß genetischer Inventur
Gutland	Saarburg	230-333 (281)	kollin	Repräsentanz für das gesamte Land Rheinland-Pfalz
Pfälzerwald	Schönau	240-360 (300)		Repräsentanz für das Wuchsgebiet Pfälzerwald
Westerwald	Montabaur	280-345 (312)		Repräsentanz für das gesamte Land Rheinland-Pfalz
Saarl.-Pfälz. Muschelkalkgebiet	Zweibrücken	350-420 (385)		Repräsentanz für das gesamte Land Rheinland-Pfalz
Pfälzerwald	Elmstein	350-435 (400)		Repräsentanz für den Pfälzerwald
Osteifel	Manderscheid	369-406 (387)		Repräsentanz für das gesamte Land Rheinland-Pfalz
Westerwald	Neuhäusel	380-490 (435)	Submontan	Beide Bestände weisen überdurchschnittlich hohe Werte bezüglich des Heterozygotiegrads, der Genpool-Diversität, Gesamtdifferenzierung und hypothetisch gametischen Diversität auf; in dieser Hinsicht unterscheiden sie sich deutlich vom anderen im submontanen Bereich gelegenen Bestand Salmwald
Westerwald	Hachenburg	415-465 (440)		
Westeifel	Salmwald	480-530 (505)		
Westerwald	Rennerod	510-590 (550)	montan	Bestand mit relativ hoher Anzahl an sog. „seltenen Allelen“; diese sind von besonderer Bedeutung wegen ihres vermuteten Anpassungspotentials für Baumpopulationen an sich ändernde Umweltbedingungen.
Hoch- und Idarwald	Hermeskeil	600-670 (635)		
Hoch- und Idarwald	Morbach	620-685 (652)		

Aus den Untersuchungsbeständen wurden damals schließlich zwölf als Genressourcen ausgewählt (Tab. 6-5). Die Bestände Dierdorf, Manderscheid, Montabaur, Saarburg, Salmwald und Zweibrücken gelten als die Buchenpopulationen, welche das Bundesland hinsichtlich des Allelvorrats an mehreren Genloci am ehesten repräsentieren (s. Abb. 6-7) und daher in genetischer Sicht schützenswert sind. Bei der Auswahl fand ein weiterer, ökologischer Gesichtspunkt Berücksichtigung: Unabhängig vom Wuchsgebiet sollten alle im Bundesland vorkommenden Höhenstufen zwischen 200 und 700 m (Abb. 6-10) mit Genressourcen vertreten sein.

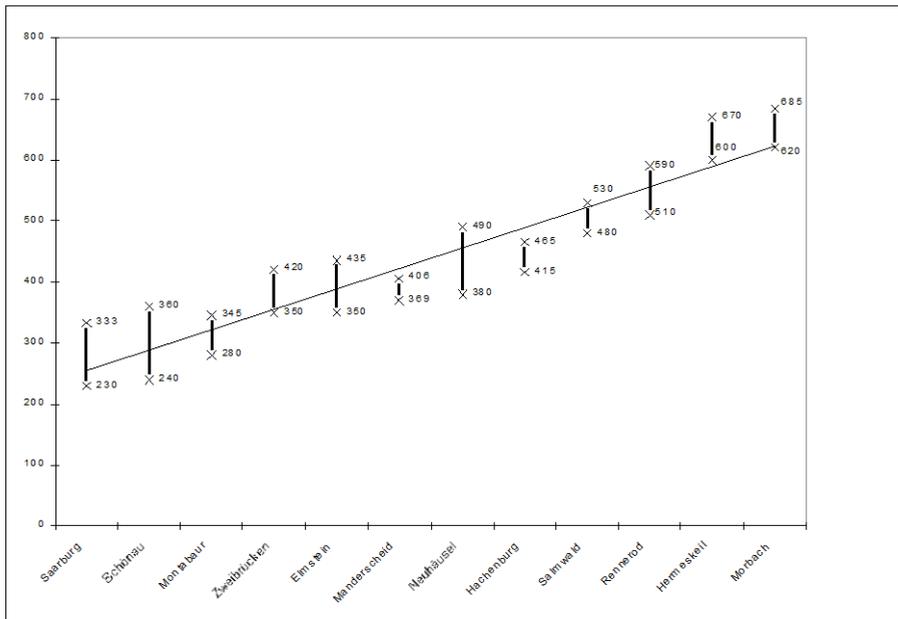


Abb. 6-10. Höhenlage der zwölf zu Genressourcen erklärten Bestände (nach Maurer und Tabel 2000).

Auch bei einem so bedeutsamen Schritt wie der Auswahl von Genressourcen ist stets nach dem neuesten Stand der Forschung zu verfahren. Das in diesem Beispiel beschriebene Vorgehen war dem damaligen Stand der Methoden angemessen und insofern voll berechtigt. Es ist auch zu bedenken, dass ohnehin nur ein Teil der Populationen einer Zielart inventiert werden kann, und dass die Inventur einzelner Populationen kaum sehr intensiv sein kann, wenn zahlreiche Populationen zur Auswahl anstehen. Daher haben auch teilweise pragmatisch anmutende Vorgehensweisen ihre Berechtigung.

Tab. 6-6. Bewertung der Beobachtungen in den Verifikatoren zur genetischen Variation der in Frage kommenden Bestände an insgesamt elf Enzymgenorten und zwei weiteren Verifikatoren von ökologischer Bedeutung.

	Bewertung		
	1	2	3
Mittlere Heterozygotie	bis 0,239	2,40 bis 0,249	2,50 bis 0,259
Diversität	bis 1,339	1,34 bis 1,359	1,36 bis 1,369
Differenzierung	bis 0,019	0,02 bis 0,024	0,25 bis 0,029
Anzahl unterschiedlicher Allele insgesamt	bis 27	28	29
Repräsentativität	Keine Repräsentativität		Repräsentativität für Rh.-Pf.
Autochthonie oder marginale Vorkommen	sicher nicht autochthon	Autochthonie ungewiss	marginale Vorkommen

	Bewertung	
	4	5
Mittlere Heterozygotie	2,60 bis 0,269	2,70 und mehr
Diversität	1,37 bis 1,379	1,38 und mehr
Differenzierung	0,03 bis 0,039	0,04 und mehr
Anzahl unterschiedlicher Allele insgesamt	30	mehr als 30
Repräsentativität	regionale Repräsentativität	
Autochthonie oder marginale Vorkommen	Autochthonie vermutet	Autochthonie sicher

Nachträglich, d. i. nach Abschluss des Projekts, wurde eine formale Bewertung nach einem Punktesystem unternommen. Tab. 6-6 beschreibt die hier gewählten Verifikatoren und deren Bewertung mit einer vorgegebenen Punkteskala. Die vier ersten Verifikatoren quantifizieren auf unterschiedliche Art und Weise das beobachtete Ausmaß genetischer Variation wie genetische Vielfalt, Diversität oder Heterozygotie an elf Enzymgenloci. Als weitere Indikatoren wurden die Repräsentativität für ein bestimmtes Wuchsgebiet sowie Informationen zur Autochthonie

hinzugenommen. In Anlehnung an die Vorgehensweise von Ayele *et al.* (2011) erfolgte die Bewertung mit einer Punkteskala zwischen eins und fünf. Eine hohe Bewertung für einen Verifikator (und damit Indikator) ist mit einer besonderen Eignung unter dem angezeigten Aspekt verbunden. Die genetische Differenzierung kommt auf zweierlei Weise ins Spiel: Zum einen sollen die genetischen Besonderheiten solcher Bestände zum Tragen kommen, die durch einen großen Wert von D_j unter *allen* Beständen angezeigt sind. Andererseits soll neben der Repräsentativität der genetischen Ausstattung des jeweiligen Bestandes für den gesamten Bereich von Rheinland-Pfalz auch die für bestimmte Teilregionen (vgl. Abb. 6-8) eine Rolle spielen; dies wird durch kleine Werte von D_j charakterisiert. Im Fall der Repräsentativität für Rheinland-Pfalz insgesamt wurden diejenigen sechs Bestände gewählt, welche in Abb. 6-8 die geringsten Werte für D_j aufweisen. Die Bewertung möglicher Autochthonie oder marginaler Vorkommen basiert auf zusätzlichen Informationen aus der Forstverwaltung.

Tab. 6-7. Gewichtung der Ergebnisse zur Bewertung der in Tab. 6-6 aufgelisteten Verifikatoren einerseits für die Generhaltung *in situ*, andererseits *ex situ*. Eine hohe mittlere Punktzahl soll eine besondere Eignung eines Bestandes für die Erhaltung *in situ* oder *ex situ* anzeigen.

	Gewichtung	
	<i>in situ</i>	<i>ex situ</i>
Mittlere Heterozygotie	0,15	0,25
Diversität	0,15	0,30
Differenzierung	0,15	0,15
Anzahl der Allele		
insgesamt	0,10	0,20
Repräsentativität	0,20	0,05

Tab. 6-7 enthält die Gewichtung der Indikatoren, je nachdem die Erhaltung *in situ* oder *ex situ* geschehen soll. Letzteres Verfahren steht bei der Buche eigentlich nicht zur Debatte; die Hinzunahme dieses Gesichtspunkts sollte nur dessen Auswirkung auf die Beurteilung der Bestände zeigen. Bei Erhaltung *in situ* besitzt das Ausmaß genetischer Variation eine moderate Gewichtung. Allerdings ist die Repräsentativität der autochthonen Bestände von erheblicher Bedeutung und somit ebenfalls hoch gewichtet. Dagegen spielen für die Erhaltung *ex situ* neben dem Ausmaß genetischer Variation die durch die Diversität gemessenen genetischen Besonderheiten eine deutlich herausgehobene Rolle.

Tab. 6-8. Ergebnisse zu den einzelnen Verifikatoren der Bestände und deren Bewertung durch Punkte (P.) gemäß Tab. 6-6 und 6-7. In den letzten beiden Spalten sind die nach Tab. 6-7 gewichteten Bewertungsmittel für die Erhaltung *in situ* und *ex situ* beschrieben. Ein hoher Wert deutet besondere Eignung an. Die Daten der zehn als Genressourcen vorzusehenden Bestände sind unterlegt.

Bestand	Mitl.	P.	Diversität	P.	Differenzierung	P.	Anzahl Allele	P.	Repräsentativität	Autochth./ marg- Verteilg.	<i>In situ</i>	<i>Ex situ</i>
	Heterozygotie											
Schönau	0,263	4	1,378	4	0,029	3	28	3	5	2	3,45	3,60
Saarburg	0,263	4	1,370	4	0,022	2	29	4	3	2	3,00	3,55
Dhronecken	0,253	3	1,361	3	0,027	3	26	1	5	2	2,95	2,65
Hermeskeil	0,266	4	1,380	4	0,031	4	29	4	0	3	2,95	3,75
Dierdorf Kirchheim- Bol.	0,256	3	1,378	4	0,019	1	32	5	3	2	2,80	3,35
	0,256	3	1,367	3	0,020	2	30	5	3	2	2,80	3,20
Salmwald	0,234	1	1,315	1	0,032	4	29	4	5	2	2,80	2,30
Elmstein Süd	0,234	1	1,336	1	0,029	3	30	5	5	2	2,75	2,35
Montabaur	0,250	2	1,359	2	0,017	1	29	4	5	2	2,65	2,40
Neuerburg	0,259	3	1,380	5	0,027	3	29	4	0	2	2,55	3,60
Irrel	0,251	3	1,338	1	0,037	4	26	1	0	5	2,55	2,10
Schneifel	0,267	4	1,380	5	0,041	5	26	1	0	1	2,45	3,50
Hochspeyer Johannis- kreuz	0,279	5	1,367	3	0,036	4	26	1	0	2	2,40	3,05
	0,251	3	1,361	3	0,034	4	29	4	0	2	2,40	3,15
Zweibrücken	0,242	2	1,346	2	0,020	2	28	3	3	2	2,30	2,25
Hillesheim	0,265	4	1,371	3	0,026	3	27	2	0	2	2,20	2,85
Wallmerod	0,253	3	1,365	3	0,028	3	27	2	0	2	2,05	2,60
Morbach Manders- scheid	0,233	1	1,342	2	0,027	3	28	3	0	3	1,95	2,05
	0,234	1	1,357	2	0,020	1	27	2	3	2	1,90	1,65
Rennerod	0,239	1	1,358	2	0,028	3	29	4	0	2	1,80	2,20
Winnweiler	0,239	1	1,345	2	0,026	3	28	3	0	2	1,70	2,00
Bitburg	0,231	1	1,329	1	0,027	3	27	2	0	2	1,45	1,50

Die Resultate sind in den letzten beiden Spalten der Tab. 6-8 zu finden. Die Tabelle liegt sortiert nach der *in situ*-Eignung vor, welche auch der Zielrichtung des damaligen Vorhabens zugrunde lag. Tatsächlich haben wie unter den damals ausgewählten Genressourcen (Tab. 6-5) die beiden Bestände Schönau und Saarburg auch nach den jetzt vorgegebenen Indikatoren die beste Beurteilung. Es mag überraschen, dass in Tab. 6-5 auch Bestände wie Morbach, Manderscheid und Rennerod ausgewiesen wurden, die nach den in Tab. 6-6 und 6-7 aufgelisteten Verifikatoren weniger in Frage kämen. Der Grund dafür liegt einfach in den anderen Entscheidungsgrundlagen. In der neuerding vorgenommenen Bewertung wurde eine Kombination von Indikatoren mit spezifischer Gewichtung herangezogen. In den damaligen Entscheidungen spielten einige andere Indikatoren die entscheidende Rolle. Was für den hier behandelten Fall dargestellt werden sollte, ist lediglich die Vorgehensweise, nach welcher auf der Basis einer speziellen Zielsetzung eine Präzisierung und Gewichtung einzelner Indikatoren vorab festgelegt wird.

Für die Erhaltung der Genressourcen erließ das zuständige Ministerium besondere Weisungen zur waldbauliche Behandlung der Genressourcen (vgl. Beispiel 7-2).♦

6.5 Provenienzversuche

Angesichts der Verschiedenartigkeit der Baumarten und der Unmöglichkeit ihrer intensiven genetischen Inventur ist es lehrreich, einen Blick auf ganz allgemeine Erfahrungen über die Differenzierung von Baumpopulationen zu werfen (Eriksson 2005a). Relativ früh in der Geschichte der forstlichen Forschung wurden autochthone Populationen europäischer, später auch fremdländischer Waldbäume anhand ihrer Nachkommenschaften (Provenienzen) in Feldversuchen auf ihr Wachstum (wirtschaftliche Zielsetzung, vgl. Kapitel 10.3.1) und ihre im Lauf der Evolution erworbene Anpassung an die Umwelt des Anbauorts – indirekt auch an die ihres Ursprungsortes (genökologische Fragestellung) – hin untersucht und verglichen (Übersicht bei Rohmeder 1972, *loc. cit.* Kapitel VI.2). In aller Regel wurden diese Versuche an mehreren Anbauorten angelegt. Der versuchsmäßig vorgenommene Vergleich von Provenienzen liefert zur Ergänzung der Ergebnisse genetischer Inventuren Informationen über die Ausprägung phänotypischer, insbesondere anpassungsrelevanter, Eigenschaften für Zwecke der Generhaltung.

Der Begriff Provenienz bezieht sich auf eine repräsentative Stichprobe aus einer autochthonen Population, welche als Prüfglied Teil eines Provenienzversuchs darstellt. Morgenstern (1996) und König (2005) haben Übersichten über diesen Teil der ökologisch-genetischen Forschung mit seiner langen Tradition gegeben. Von grundlegender Bedeutung sind Provenienzversuche mit züchterischer Zielsetzung (s. Kapitel 10.3.1).

Erstreckt sich das Verbreitungsgebiet einer Art über sehr verschiedene Umwelten und überwog die Reaktion auf deren Selektionsdruck die nivellierende Wirkung des Genflusses, entstand ein Klin der Häufigkeit genetischer Varianten (vgl. Kapitel 2.4). Auf der Suche nach einem Variationsmuster der Kiefer fand Langlet (1936) in Schweden an Provenienzen einen ökologisch-geographischen Trend der Ausprägungen eines genetisch kontrollierten phänotypischen Merkmals, welcher als Temperaturklin interpretiert werden darf. Das untersuchte Merkmal Trockensubstanzgehalt der Nadeln ließ sich unschwer an Jungpflanzen erheben. Die dafür erforderlichen Versuchsbedingungen sind (wie übrigens auch im Falle des Beispiels 2-9) im Labor bzw. Gewächshaus ohne großen Aufwand herzustellen. Die Voraussetzungen für die in Beispiel 6-4 referierten Ergebnisse waren jedoch Serien von Feldversuchen, deren Teilflächen über ein grosses und ökologisch heterogenes Gebiet verteilt sind. Deren Planung, die Saatgutbeschaffung, Pflanzenanzucht, Anlage und Unterhaltung während eines geeigneten Mindestzeitraums wären hierzulande kaum denkbar; auf dem australischen Kontinent mit seinem bereits spürbaren Wassermangel haben derartige Versuche inzwischen höheren Stellenwert. Mit Verschärfung des Klimawandels werden Untersuchungen der genannten Art wohl auch in Europa aktuell werden.

Für die Erhaltung der genetischen Information als Träger der Identität einer Art liefert die Untersuchung einer größeren Anzahl ihrer natürlichen Populationen bzw. Provenienzen und deren genetische Differenzierung wichtige Informationen. Neben Kriterien, die eine einzelne Population als mögliche Genressource zu erfüllen hat, ist hier der Kontext zu der in einer Baumart insgesamt vorhandenen Variation herzustellen. Liegen genetische Daten über mehrere autochthone Populationen einer Art vor, ist deren genetische Differenzierung eine wichtige Informationsquelle: Auf dieser Grundlage lässt sich ein geographisch-genetisches bzw. ökologisch-genetisches Variationsmuster ermitteln; daran können große räumliche und ggfs. ökologische Trends erkennbar werden, welche die kostspieligen Inventuren einzelner Population wesentlich ergänzen. Nach Schätzung eines Klins lässt sich aus den geographischen bzw. ökologischen Daten der Ursprungsorte auch auf die von solchen Populationen zu erwartenden Merkmalsausprägungen schließen, für welche Beobachtungen nicht vorliegen.

Autochthone Populationen – nur um solche kann es sich hier handeln – können durch die Umweltbedingungen ihres Ursprungsorts charakterisiert werden. Mátyás *et al.* (2010) haben sich mit dem evolutionären Vorgang der Anpassung an Trockenstress auseinandergesetzt, welche im Zeitalter des Klimawandels hohe Aktualität besitzt. Allochthone Populationen dürften ein geographisch-genetisches Variationsmuster bislang nur in Ausnahmefällen entwickelt haben; über eine solche Ausnahme berichteten Squillace *et al.* (1975).

Die in Beispiel 2-9 referierten Ergebnisse der Versuche mit *Abies grandis* bzw. die mit *Araucaria araucana* (Beispiel 2-10) sprechen sehr nachdrücklich dafür, auf der Suche nach Genressourcen im Zeitalter des Klimawandels anpassungsrelevan-

te Marker und Merkmale stärker zu berücksichtigen. Da der von der Erwärmung der Erdatmosphäre und der Veränderung des Niederschlagsklimas zu erwartende Selektionsdruck kaum zweifelhaft ist, müssen für die Auswahl von Provenienzen auch geeignete phänotypische Merkmale herangezogen werden.

In Untersuchungen an *Araucaria araucana* stellte sich heraus, dass das Muster der selektierenden Umweltbedingungen der Ursprungsorte der Populationen auch ein gewisses phänotypisches Variationsmuster entstehen ließ. Daher wird man trockenheitstolerante Populationen dieser Baumart vorrangig in natürlichen Vorkommen östlich des Andenkamms suchen, die Suche also an ökologischen Gegebenheiten orientieren. Damit sind Informationen über das geographische Variationsmuster genetisch kontrollierter phänotypischer Merkmale ein Schritt zu größerer Effizienz des Auswahlverfahrens natürlicher Populationen einer Art (vgl. Kapitel 2.6).

Beispiel 6-4. Provenienzversuch mit einer Eukalyptenart. Für die Untersuchung eines geographisch-ökologischen Variationsmusters phänotypischer Merkmale verwendeten Garnier-Geré und Ades (2001) *Eucalyptus delegatensis* als Modellbaumart; Versuche mit Provenienzen dieser Spezies haben jedoch auch große praktische Bedeutung. Die Autoren untersuchten mehr als 60 Provenienzen dieser in sehr unterschiedlichen Seehöhen im Südosten des australischen Kontinents und Tasmaniens natürlich verbreiteten Art in einer Serie von Feldversuchen mit Teilflächen im Südosten von Australien und in Neuseeland. Sie betrachteten Überlebensrate und Wachstum der Versuchsglieder, welche das erste Jugendstadium bereits durchlaufen hatten, wohl sehr mit Recht als anpassungsrelevant. Mittels allgemeiner linearer statistischer Modelle (sog. faktorieller Regressionsmodelle) ließ sich die Differenzierung der Populationen mit hoher Bestimmtheit aus Eigenschaften der Umwelt ihrer Ursprungsorte statistisch erklären. Das Ausmaß der Sonneneinstrahlung am Ursprungsort gab mit hoher Bestimmtheit Hinweise auf sowohl Angepasstheit als auch Anpassungsfähigkeit. Weniger die Mittelwerte von Temperatur und Niederschlägen als vielmehr deren Variation eigneten sich als Voraussagevariable. ♦

Delgado *et al.* (2008) verwendeten zur Ermittlung von Prioritäten für die Generhaltung vier mexikanischer Kiefernarten und ihrer Populationen sowohl *in situ* als auch *ex situ* genetische, phylogenetische und demographische Daten. Gelang es mit Hilfe einzelner Eigenschaften nicht, fundierte Auswahlentscheidungen zu treffen, half die Kombination mehrerer Indikatoren.

An Markergenenloci überwiegt die Variation innerhalb von Populationen deren Differenzierung im Allgemeinen bei weitem. Die Differenzierung von Populationen in phänotypischen, sowohl morphologischen wie physiologischen, Merkmalen übertrifft jedoch deren interne Variation beträchtlich (vgl. Kapitel 2.6). Das Beispiel 6-5 berichtet von den Ergebnissen einer genetischen Inventur mit teilweise anderen Ergebnissen.

Beispiel 6-5. Deutsche und niederländische Provenienzen der Stieleiche. An rheinland-pfälzischen Feldversuchen mit 30 Provenienzen aus Deutschland und den Niederlanden wurden 20 Enzymgenloci inventiert. Es ist anzunehmen, dass die Erntebestände autochthon oder doch indigen¹⁴ waren. Hier wie in den weitaus meisten Untersuchungen dieser Art überwog im Durchschnitt aller Genloci die Variation zwischen Bäumen gleicher Provenienz die zwischen Provenienzen bei weitem. An einzelnen Genloci waren Unterschiede zwischen Populationen indes- sen sehr groß (Müller-Starck *et al.* 2002). Dementsprechend variierte die gameti- sche Multilocus-Diversität, die das Vermögen von Populationen zur Bildung un- terschiedlicher Gameten misst und daher einen wichtigen Indikator der Anpas- sungsfähigkeit von Populationen darstellt, zwischen den Extremen mit einem Faktor 8. Die morphologische und physiologische Differenzierung autochthoner Populationen übertraf im Allgemeinen die Variation unter den Individuen inner- halb einer Population beträchtlich. ♦

Wie Kleinschmit (1993, 1994) am Beispiel der Douglasie erwähnt, können Bemü- hungen hierzulande nicht zum Ziel haben, die gesamte Variation dieser wichtigen neophytischen Baumart mit ihrem sehr großen natürlichen Verbreitungsgebiet zu erhalten. Vielmehr gilt das Interesse hier den für die deutsche Forstwirtschaft erfolgversprechenden Populationen. Die Grundlagen hierfür liefern Provenienz- versuche sowie die in den Beispielen 5-2 und 12-3 referierten Untersuchungsergebnisse an deutschen Beständen.

Erfüllt eine Provenienz die Voraussetzungen für die Ausscheidung als Gen- ressource, ist aber ihr Erntebestand nicht mehr vorhanden, erlangen ihre Ver- suchsparzellen enorme Wichtigkeit. Die mit der Regeneration verbundenen Prob- leme werden in Kapitel 9.7 angesprochen.

¹⁴Dieser Begriff ist durch die Gesetzgebung definiert (s. Kapitel 14.2).

7. Erhaltung forstlicher Genressourcen *in situ*

7.1 Eigenschaften

Die Erhaltung von Genressourcen *in situ* impliziert die Erhaltung nicht nur einfach am Ort, sondern auch im Verbund ihres Ökosystems. Eine autochthone Population hat dort evolutionäre Prozesse durchlaufen. Auch eine allochthone Population kann dort in einer Generation oder in wenigen Generationen einen gewissen Grad von örtlicher Anpasstheit erwiesen haben, wenn sie ihn nicht bereits vor ihrer Verfrachtung besaß. Die Vernetzung von Bäumen und anderen Holzpflanzen mit Mykorrhizen, Parasiten, Phytophagen, Pollinatoren und Samenverbreitern, aber auch mit Konkurrenten, bleibt bestehen. Grundsätzlich ist daher die Erhaltung *in situ* das Holzgewächsen eigentlich angemessene Verfahren. Wann immer eine Genressource in ihrem angestammten Habitat nicht gefährdet ist, wird man diesen Weg einschlagen, besonders bei den Baumarten, die normalerweise naturverjüngt werden.

In erster Linie werden autochthone Populationen auf diesem Wege erhalten und damit auch autochthon bleiben, sofern ihr Verbleib in ihrem Habitat gesichert ist und Genfluss größeren Umfangs aus weniger gut angepaßten allochthonen Populationen nicht in größerem Umfang zu erwarten ist. Die vorwiegend dynamische Erhaltung *in situ* mit integrierter Naturverjüngung erhält in idealer Weise

evolutionäre Vorgänge, also auch den der Anpassung, ohne Unterbrechung durch den Wechsel des Habitats aufrecht (vgl. Kapitel 11.2). Bei der Erhaltung einer Population *in situ* bleibt die epigenetisch bedingte Angepasstheit erhalten.

7.2 Äußere Voraussetzungen

Die besondere Bedeutung der Erhaltung *in situ* ergibt sich aus der hauptsächlich genetischen Besonderheit der Holzgewächse, ihrer hohen genetischen Variation. Diese ist Voraussetzung nicht nur für die in der Regel anzutreffende hohe Heterozygotie, sondern auch für hohe evolutionäre Anpassungsfähigkeit. Grundvoraussetzung für die Erhaltung einer Genressource *in situ* ist, dass sie am Ort auch in absehbarer Zukunft nicht bedroht ist und dass ihr unter den standörtlichen Gegebenheiten Anpassung möglich sein und bleiben muß. Dies erfordert ein gewisses Maß an Angepasstheit. Die Fähigkeit zur Anpassung an Umweltänderungen wird bereits bei der Auswahl berücksichtigt. Rotach (2005) wies darauf hin, dass der Standort sowohl ungestörtes Wachstum als auch reichliche Reproduktion begünstigen soll.

Die Erhaltung *in situ* erfordert keine zusätzlichen Flächen und keinen Mittelaufwand für die Begründung. Sie erfordert lediglich die besondere Behandlung bereits bestehender Waldflächen, die aber von der wirtschaftlichen Nutzung deshalb nicht ausgenommen werden müssen. Waldbauliche Kenntnisse und Erfahrungen im Umgang mit der betreffenden Baumart in ihrem Ökosystem sind notwendige Voraussetzungen für die Erhaltung der physischen Stabilität der Bestände. Obliegt die Auswahl von Genressourcen primär dem Genetiker, so ist bei deren Erhaltung *in situ* auch der Waldbauer gefragt.

Auswahl und Erhaltung von Genressourcen in irgendwie geschützten Gebieten bietet den Vorteil der besonderen Sicherheit, ist aber im Hinblick auf die für Genressourcen i.e.S. üblichen Auswahlkriterien möglicherweise unspezifisch. Lassen sich forstgenetische Ressourcen wie autochthone Populationen in ein Schutzgebiet integrieren, ist dies ein glücklicher Umstand. In dieser Hinsicht ist die Bedeutung von Schutzgebieten gar nicht hoch genug einzuschätzen. Zweck von Naturschutzgebieten ist die Aufrechterhaltung bzw. Wiederherstellung des naturnahen Zustands von Ökosystemen. Wurde dieser Zustand einmal stark gestört, sind bestimmte Arten dezimiert. Andererseits kann es sein, dass seltene Arten gerade in Naturschutzgebieten vorkommen, oder dass in einem solchen Gebiet mehrere Zielarten vorkommen. Erstrecken sich Nutzungseinschränkungen auch auf die gelegentliche Ernte von Samen, scheidet die Nutzung dortiger forstlicher Genressourcen aus. Wie Kleinschmit (1993) feststellte, kommt der Verfügbarkeit aller Genressourcen für die Nutzung hohe Priorität zu (vgl. Kapitel 12). Auch unter diesem Aspekt stellen Genressourcen keine Museen dar.

Bei der Aufbewahrung von Genressourcen ist zu bedenken, dass deren Auswahl auf Dauer zu geschehen hat. Es besteht die Gefahr, dass der Generhaltung immer kleinere Fläche zugewiesen wird (Vane-Wright 1996).

Erfahrungsgemäß sind seltenere Arten von Holzpflanzen in Waldökosystemen höherem Druck durch Herbivoren ausgesetzt. Schränkte man den Abschuss von Wild stark ein oder unterließe die Kontrolle phytophager Insektenpopulationen, blieben solche Wälder einer Eigendynamik überlassen. Dies kann gravierende Folgen für die Reste autochthoner Populationen bzw. für die Vorkommen seltener Arten haben. Bei besonders gefährdeten Baumarten kann der Aspekt der Sicherheit höchste Priorität erlangen.

7.3 Umfang forstlicher Genressourcen *in situ*

Hat die Erhaltung einer Population *in situ* zur Voraussetzung, dass sie überhaupt reproduzieren kann, so ist doch im Hinblick auf den Langzeiterfolg von Erhaltungsprogrammen auch der Umfang von Genressourcen maßgeblich. Der Umfang von Genressourcen *in situ* erfordert, mehrere der in Kapitel 6.3 erwähnten Parameter zu berücksichtigen (Hattemer 2005). Die Betrachtung dieser oder jener einmal ohne nähere Begründung vorgeschlagenen Größenordnung ist kaum zweckdienlich (Koskela *et al.* 2013).

7.3.1 Verlustrisiko genetischer Varianten

Die mehrfach erwähnte Grundvoraussetzung für evolutionäre Vorgänge ist genetische Variation. Dies gibt Anlass zur Beschäftigung mit dem notwendigen Umfang einer Genressource. Unter dem Gesichtspunkt der Erhaltung der Anpassungsfähigkeit leiteten Krusche und Geburek (1991) mit einem speziellen Modellansatz ab, dass der kritische Mindestumfang

$$N_c = (\ln M - \ln L) / \alpha$$

betragen muss, wenn M die Anzahl beliebig über das ganze Genom verteilter seltener Varianten bezeichnet, L die Wahrscheinlichkeit, dass mindestens eine dieser Varianten verloren geht¹⁵ und α als die Mindesthäufigkeit der seltenen Varianten gilt. Es ist dabei sinnvoll, α so groß anzusetzen, dass die Varianten mit dieser Häufigkeit immer noch Relevanz für Anpassungsprozesse haben. Der erforderliche Umfang einer Genressource hängt also von den Ansprüchen ab, die an die Qualität des Verfahrens gestellt werden.

¹⁵ Im Gegensatz zu den in Kapitel 2.3.2 angestellten Überlegungen zur Nicht-Entdeckung seltener Varianten eines Genlocus bei genetischen Inventuren stellt das Fehlen eines Allels irgendeines Genlocus in einer Genressource einen Verlust im eigentlichen Sinne dar.

Tab. 7-1. Beispiele für Mindestumfänge N_c von Genressourcen für einige Kombinationen der Parameter M , L und α (verändert nach Krusche und Geburek 1991).

L	α	M					
		10	50	100	200	500	1000
0,05	0,05	106	138	152	166	184	198
0,02		124	156	170	184	203	216
0,01		138	170	184	198	216	230
0,005		152	184	198	212	230	244
0,05	0,02	265	345	380	415	461	495
0,02		311	391	426	461	506	541
0,01		345	426	461	495	541	576
0,005		380	461	495	530	576	610
0,05	0,01	530	691	760	829	921	990
0,02		621	782	852	921	1013	1082
0,01		691	852	921	990	1081	1151
0,005		760	921	990	1060	1151	1221
0,05	0,005	1060	1382	1520	1659	1842	1981
0,02		1243	1565	1703	1842	2025	2164
0,01		1382	1703	1842	1981	2164	2303
0,005		1520	1842	1981	2119	2303	2441

Im Unterschied zu dem Modellansatz von Gregorius (1980) wird jetzt nicht die vollständige Homozygotie der Population am betrachteten Genlocus, sondern HW-Struktur im gesamten Genom angenommen. Die Empfindlichkeit der angegebenen Funktion lässt sich in Tab. 7-1 an einigen Beispielen für Mindestumfänge N_c unschwer erkennen. Danach ist α die wohl wichtigste Größe, nach welcher der Umfang einer Genressource zu bemessen ist. Diese Größe ist damit wesentlich für den entstehenden Flächenbedarf. Im Zusammenhang mit der Erhaltung von Anpassungsfähigkeit ist für α zu postulieren, dass eine anpassungsrelevante genetische Variante mit dieser Häufigkeit bei starkem Selektionsdruck in einer nicht zu großen Anzahl von Generationen in der Lage sein soll, den Fortbestand einer Population zu sichern. Angesichts des Klimawandels wird allerdings für den möglichen Anpassungswert auch seltener Allele argumentiert; diese könnten für die

Anpassung unserer Holzgewächse an evolutionär neue Umweltbedingungen nunmehr entscheidende Bedeutung erlangen (Lstibůrek et al. 2017). In Kapitel 2.3.2 wurde diese Häufigkeit mit dem Argument der adaptiven Bedeutsamkeit auf 0,02 beziffert. Beispielsweise ergibt sich bei Wahl von $M = 1000$, $L = 0,01$ und $\alpha = 0,02$ bzw. $N_c = 576$ ein Flächenbedarf von 3 ha (bei Annahme von 50 m² Standort,

d. i. 200 Bäumen je ha), für $L = 0,005$ und $\alpha = 0,005$ bzw. $N_c = 2.441$ ein Flächenbedarf von reichlich 12 ha. Für Mischbestände ergeben sich je nach Mischungsanteilen entsprechende Mehrbedarfe für die Einrichtung einer Genressource.

Abb. 7-1 zeigt den Zusammenhang zwischen Mindestumfang und Verlustwahrscheinlichkeit in einem größeren Bereich von α , N_c und L . Die infolge mehrfach vorgenommener Approximation auftretenden größeren Werte von Verlustwahrscheinlichkeiten sind nicht realistisch. Sie sind es indessen in dem für die Anwendung interessierenden Bereich der eben noch akzeptierten kleineren Verlustrisiken; nur dieser Bereich ist auch in Tab. 7-1 berücksichtigt.

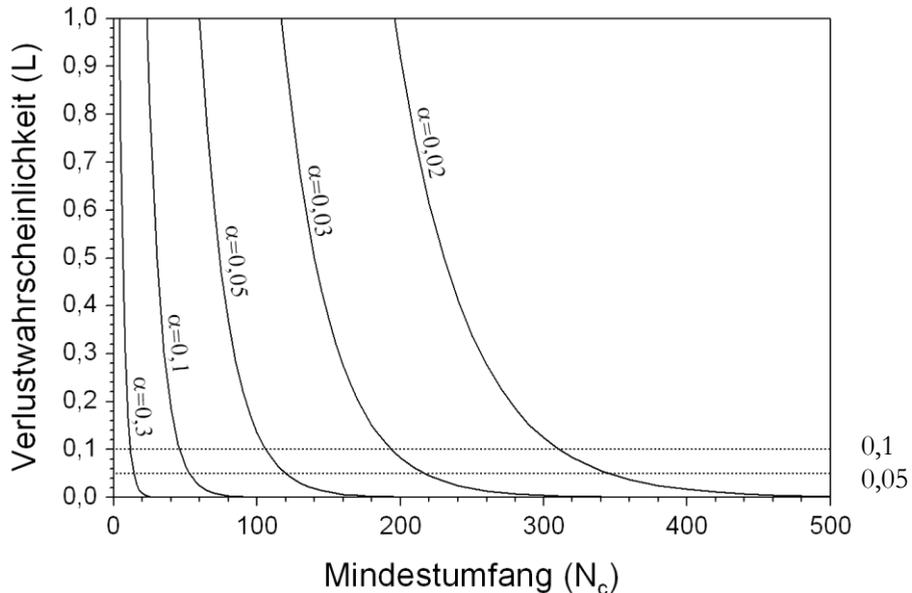


Abb. 7-1. Verlustrisiken bei Betrachtung $1/\alpha$ gleichhäufiger seltener Allele mit Häufigkeiten zwischen $\alpha = 0,02$ bis $\alpha = 0,3$ und $M = 1/\alpha$ je nach dem kritischen Umfang N_c der Genressource. Realistisch sind die Werte im interessierenden Bereich um $L = 0,05$ bzw. $L = 0,01$ (waagerechte punktierte Linien).

Ganz allgemein sind die Mindestumfänge für seltenere Allele größer, und mit zunehmendem Umfang der Ressource sinken die Verlustrisiken. Sie sinken zunächst schnell und später langsamer ab. Eine Hilfe für die Planung sind die Graphen der Abb. 7-1 insofern, als die erforderliche Größenordnung des Mindestumfangs erkennbar wird. So ist für $L = 0,1$ ein N_c von etwa 300 und für $L = 0,05$ ein N_c von 340 vorzusehen, wenn Allele mit der Häufigkeit $\alpha \geq 0,02$ erhalten werden sollen. Nahe null wird das Verlustrisiko dann erst bei $N_c \approx 480$.

Zunächst interessiert die Übereinstimmung einiger Angaben der Tab. 7-1 mit solchen, die in Kapitel 2.3.2 für eine andere Situation auf ganz anderem Wege hergeleitet wurden. Nach Tab. 7-1 ist bei Duldung eines Verlustrisikos von $L = 0,05$ für die Erhaltung gleichhäufiger Allele mit Häufigkeit von je $\alpha = 0,02$ ein Mindestumfang von $N_c = 345$ erforderlich; man findet diese Zahl in der Spalte für die Anzahl von $M = 1/\alpha = 50$ seltenen Varianten. Nach Tab. 2.2 hatte sich für ein Risiko von $L = 0,05$ für Nichterfassung eines Allels dieser Häufigkeit durch Extrapolation ein Mindestumfang in dieser Größenordnung (s. dort rechte Spalte unten) ergeben.

Wiederum nach Tab. 7-1 ist bei einem Verlustrisiko von $L = 0,05$ für die Erhaltung etwas häufigerer Allele mit Häufigkeit $\alpha = 0,05$ ein Umfang von $N_c = 138$ erforderlich; nach Tab. 2-5 beträgt dieser $N_c = 125$, liegt also in der gleichen Größenordnung. Die Abweichungen zwischen Tab. 2-5 und Tab. 7-1 sind zum Teil dadurch zu erklären, dass sich Tab. 2-5 auf Allele eines einzigen Genlocus bezieht, der Tab. 7-1 demgegenüber die ganz beliebige Verteilung vieler seltener Allele über das Genom zugrunde gelegt ist.

Tab.7-2. Risiken, wenigstens ein Allel an einem von 2, 3, usw. unabhängigen Genloci bei der Einrichtung der Genressource zu verlieren. Für jeden dieser Genloci wurde der Einfachheit halber angenommen, dass dort ein gleiches Verlustrisiko L von 0,001 oder 0,01 usw. besteht (nach Hattemer *et al.* 1993).

L	Anzahl unabhängiger Genloci				
	2	3	5	10	20
0,001	0,002	0,003	0,005	0,010	0,020
0,01	0,020	0,030	0,049	0,096	0,182
0,02	0,040	0,059	0,096	0,183	0,332
0,05	0,098	0,143	0,226	0,401	0,642
0,1	0,200	0,271	0,410	0,651	0,878
0,2	0,360	0,488	0,672	0,893	0,988

In Kapitel 2.3.2 wurde festgehalten, dass das Kalkül des Mindestumfangs einer Stichprobe für Zwecke der Inventur auf einen einzigen, beliebigen Genlocus zutrifft, wir bei der Entscheidung über die Größe einer Genressource aber keine der über viele Genloci verteilten Varianten verlieren wollen. Bestehen an k Genloci die Verlustrisiken L_i , ($i = 1, 2, \dots, k$), y_{xso} ist die Wahrscheinlichkeit für die Erhaltung aller Allele dieser Genloci $\prod_i (1 - L_i)$ und die Wahrscheinlichkeit für Verlust mindestens eines dieser Allele wird daher zu $W = 1 - \prod_i (1 - L_i)$. Nehmen wir zur Vereinfachung alle Verlustrisiken als gleich an, erhalten wir $W = 1 - (1 - L)^k$. Die Auflistung einiger Werte dieser Größe in Tab. 7-2 zeigt, dass sich das Verlustrisiko insgesamt erheblich vergrößert, wenn wir nicht einen einzigen, sondern auch nur mäßig viele weitere Genloci in unsere Betrachtung einbeziehen.

Ein Beispiel soll verdeutlichen, welche Rolle größere Anzahlen seltener Varianten in ihrer Verteilung über das Genom haben und wie in diesem Zusammenhang auch die Daten der Tab. 7-2 eingesetzt werden können, die sich auf Verlustwahrscheinlichkeiten an unterschiedlichen Anzahlen von Genloci beziehen. Man setze zunächst die Mindesthäufigkeit der relevanten Allele auf $\alpha = 0,01$ und die Verlustwahrscheinlichkeit auf $L = 0,05$. An einem einzigen Genlocus wäre dann als Gesamtanzahl seltener relevanter Varianten gerade 100 möglich ($M = 1/\alpha = 1/0,01 = 100$). Dies würde nach Tab. 7-1 zu einem Wert für N_c von 760 führen. Läge diese Konstellation von 100 seltenen Allelen mit Häufigkeiten von jeweils $\alpha = 0,01$ identisch an insgesamt zehn voneinander unabhängigen Genloci vor, so wäre die Wahrscheinlichkeit des Verlustes mindestens einer seltenen Variante deutlich größer, nämlich $L = 1 - (1 - 0,05)^{10} = 0,4013$ (vgl. Tab. 7-2). Allerdings wäre dann die Anzahl der seltenen Varianten ebenfalls größer, nämlich für die zehn Genloci zehnmal 100, also $M = 1000$. Setzt man zur Berechnung von N_c dieses L und dieses M ein, erhält man einen benötigten Mindestumfang von $N_c = (\ln 1000 - \ln 0,4013)/0,01 = 782$, was eine mit 760 gut übereinstimmende Größenordnung darstellt.

Das zur Herleitung dieser Richtgrößen benutzte Verfahren bezieht sich auf Individuen, im Zusammenhang mit Generhaltung *in situ* also Bäume. Sind diese jung, so sind im Hinblick auf die demographische Entwicklung bzw. natürliche Mortalität Zuschläge vonnöten. Über diese Mindestumfänge hinaus ist im Falle von Samen ein weit größerer Zuschlag erforderlich, da ein gewisser Prozentsatz der Samen nach den Erfahrungen der Saatgutprüfung keinen lebenden Keim enthält oder doch nicht keimt.

Die angestellten Überlegungen schützen vor übermäßigem Allelverlust, bewahren aber auch vor zu hohen Investitionen. An den Verlustrisiken verschieden häufiger Allele eines Genlocus bei wechselndem Umfang der Genressource in Abb. 7-1 ist leicht zu erkennen, dass bei sehr großen Umfängen die Verlustrisiken mehr oder weniger konstant sind, und zwar sind sie bei unnötig hohem Umfang nahe null. In diesem Fall wird also von einer Genressource zuviel aufbewahrt, was zu Lasten des Umfangs anderer Genressourcen geht. In einem mittleren Bereich

gibt es indessen breiten Raum für die Planung; und zwar reagiert das Verlustrisiko bei Umfängen zwischen 50 und 300 drastisch auf dessen Verminderung oder Anhebung. Sollte der Umfang der Ressource weniger durch genetische Kriterien bestimmt als durch die vorhandenen Mittel begrenzt werden, geben diese Graphen dennoch wichtige Hinweise zur Beurteilung der Qualität des Verfahrens *in terminis* der Erhaltung gering häufiger allelischer Varianten. Dies gilt auch für Fälle, in denen die geringen Reste einer stark dezimierten Art die Mindestgröße jeweils unterschreiten.

7.3.2 Inzuchtkoeffizient

Der – in endlichen Populationen zwangsläufig zu erwartende – Anstieg des Inzuchtkoeffizienten F über die Generationen hinweg steht in Beziehung mit der Populationsgröße; und zwar steigt nach Crow und Kimura (1970, *loc. cit.* Kapitel 3.11) der Inzuchtkoeffizient F von der Vorgeneration $t-1$ zu einer Generation t um den Betrag

$$F_t = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right) \cdot F_{t-1}$$

an, worin N die Populationsgröße bezeichnet. Dieser Inzuchtkoeffizient misst unter idealisierten Bedingungen wie Zufallspaarung, Abwesenheit von Selektion und Fehlen von Genfluss die Wahrscheinlichkeit für Abstammungsidentität zweier Allele eines Genlocus. Er entsteht in zufallsparenden Populationen aufgrund endlicher Größe und hat, wohlgemerkt, nichts mit demjenigen zu tun, welcher den bei bevorzugter Verwandtenpaarung entstehenden Homozygotenüberhang relativ zu HW-Struktur misst; er bringt den allgemeinen Grad der Homozygotie bzw. dessen Anstieg zum Ausdruck.

Der Anstieg von F wird unter den genannten Bedingungen umso rascher erwartet, je kleiner die Population bzw. Genressource ist. In der Größenordnung von etwa 50 bis 100, erst recht von einigen hundert reproduzierenden Bäumen, geht der Anstieg langsam vor sich; war der Koeffizient also in der Vorgeneration null gewesen, nimmt er in einer Genressource mit 50 monözischen Individuen in einer Generation gerade um $\Delta F = 1/(2N_e) = 0,01$ zu; unter 600 Individuen wäre die Zunahme gar nur ein Zehntel hiervon, nämlich höchstens 0,1 %. In der älteren Literatur über Genkonservierung wird demgemäß die Anzahl von 50 Individuen als derjenige Umfang der Genressource betrachtet, welcher den Anstieg von F eben noch bei 1 % oder darunter halten kann. Die Zahl 50 war unter der Bezeichnung ‚short-term rule‘ einmal so etwas wie eine Goldene Zahl der Genkonservierung (Frankel und Soulé 1981, *loc. cit.* Kapitel 4).

Offenbar vermag in Haustierpopulationen vom Umfang 50 Auslese den inzuchtbedingten Rückgang von Leistung und Fertilität zu kompensieren, wie oft

angeführt wird. Die Zahl 50, welcher ohnehin nur der Charakter einer Richtgröße zugeschrieben wurde, darf natürlich nicht als Alibi missbraucht werden: Wie Allendorf und Luikart (2007, *loc. cit.* Kap. 14.9) berichten, sei eine Kritik aus Kreisen des Naturschutzes an der Mitwirkung von Genetikern einmal damit begründet worden, eine Population von weniger als 50 Individuen sei ohnehin zum Aussterben verurteilt und verdiene keine weitere Beachtung; bei einem Umfang von mehr als 50 Individuen spiele Genetik andererseits keine Rolle mehr. Die beiden genannten Autoren schreiben dieser Zahl aber eine wichtige Signalfunktion zu. Sie führen das Beispiel einer roten Warnanzeige auf dem Armaturenbrett eines Kraftwagens an und verweisen darauf, dass man beim Aufleuchten während der Fahrt nicht etwa abwartet, bis der Kraftstoff zu Ende ist; man tankt und hört damit nicht bereits auf, wenn das rote Licht eben verschwindet. Dieses Tanken bedeutete eine wirksame Erweiterung der Genressource, die örtlich nicht unbedingt erreicht werden kann. So wird empfohlen bzw. teilweise praktiziert, den wenigen in ausgedehnten Buchenwäldern wachsenden Bacherlen mit Blick auf die irgendwann fällige Verjüngung Jungerlen aus der gleichen Region als eine Art von Kompletierung¹⁶ beizupflanzen (U. Tabel, mündl. Mitt.). Es sei dahingestellt, ob diese Bacherlen in besonderer Weise an dieses Ökosystem angepasst sind und den Charakter einer Genressource beanspruchen können; ihre Konkurrenzkraft gegenüber der Buche haben sie jedenfalls bewiesen. Die Vorsorge für eine Folgegeneration ist im Sinne eines schonenden Umgangs mit Biodiversität jedenfalls gerechtfertigt.

Die (als ‚long-term rule‘ bezeichnete) Zahl 500 als eine weitere Goldene Zahl der Generhaltung sollte gewährleisten, dass in einer Genressource dieser Größe nicht nur der Anstieg von F auf 0,01 % begrenzt, sondern auch verlorengegangene genetische Varianten durch Mutation ersetzt werden – im Zusammenhang mit Baumpopulationen eine etwas vage Vorstellung.

Diese sog. 50/500-Regel, die Franklin (1980) mit dem Gedanken an eine ganz bestimmte Situation einführte, sollte nur eine gewisse Richtgröße darstellen, die ohnehin nur unter einschneidenden Annahmen gültig sein kann. Frankham *et al.* (2014) leiteten unter erweiterten und weniger restriktiven Annahmen wesentlich größere Mindestumfänge ab.

7.3.3 Reproduktionseffektive Größe

Da die Erhaltung *in situ* den besonderen Charakter der Langfristigkeit am Ort besitzt und Naturverjüngung impliziert, ist die Frage nach der Mindestgröße der Genressource unlösbar mit der Beschaffenheit des Reproduktionssystems verbunden. Im Zusammenhang mit dieser Art der Erhaltung von Genressourcen ist

¹⁶ Diese auch in anderem Zusammenhang verwendete Bezeichnung soll nicht den Eindruck erwecken, als entstünde dabei unmittelbar ein irgendwie vollständiges Ganzes. Die Bestandsstützung kann sich aber zum Zeitpunkt der Reproduktion als sehr förderlich erweisen.

also bereits bei Überlegungen zu deren Umfang der Aspekt der Regeneration zu berücksichtigen.

Neben Faktoren wie unterschiedlichen Anzahlen weiblicher und männlicher Paarungspartner und bevorzugter Verwandtenpaarung, Phänomenen des Paarungssystems, wirkt sich bei der Reproduktion der Bäume die Variation der Nachkommenzahl, primär ein Phänomen der Selektion, in Richtung auf eine Verminderung der effektiven Populationsgröße aus und setzt damit Veränderung der genetischen Struktur in Gang. Unter der effektiven Populationsgröße versteht man die Größe einer idealen Population, welche unter bestimmten Aspekten die gleiche Rate genetischer Änderung aufwiese wie eine vorliegende biologische Population. So betrachtet man die inzuchteffektive, die variationseffektive usw. Populationsgröße. Die reproduktionseffektive Größe N_e oder die Anzahl der an der Reproduktion vorrangig beteiligten Bäume der Genressource einer kosexuellen Population ist

$$1 \leq N_e = \left(\sum_{i=1}^N w_i^2 \right)^{-1} \leq N ,$$

worin w_i den relativen Anteil der vom i -ten Baum zur Folgegeneration beigesteuerten effektiven Gameten bezeichnet. Man erkennt leicht die vollständige Analogie zu der in Kapitel 2.1 vorgestellten effektiven Anzahl der Allele eines Genlocus nach Crow und Kimura (1970). Exakte Angaben über die reproduktionseffektive Populationsgröße in Beständen sind experimentell nur schwer möglich, weil sie die Zuordnung von Samen zu Elternindividuen voraussetzt. Damit ist es erst recht schwierig, reproduktionseffektive Mindestgrößen für genetische Ressourcen *in situ* exakt abzuleiten; vor Rezepturen sollte man sich ohnehin hüten.

Wären die w_i alle gleich, bliebe $N_e = N$. In nicht zu großen Populationen lassen sich diese w_i unter Zuhilfenahme sehr variabler Marker zumindest exemplarisch für einige Bäume schätzen, so dass man mit dem Quotienten N_e/N in solchen Fällen wenigstens einen adäquaten Reduktionsfaktor für die durch Zählen aller Individuen ermittelte Zensusgröße erhält. Wir betrachten hierzu das Beispiel 7-1 mit willkürlich angenommenen Zahlen.

Beispiel 7-1. Berechnung der reproduktionseffektiven Größe einer Population. Aus der gesamten Samenproduktion eines Koniferenbestandes mit $N = 50$ Bäumen wurde eine größere Stichprobe auf ihre Abstammung hin untersucht. Unter Benutzung hochvariabler Marker sei es gelungen, die Abstammung von 40 Samen zu rekonstruieren, und zwar ließen sich 10 der 50 Bäume als Eltern mit folgenden Anzahlen effektiver Gameten identifizieren:

10 2 30 4 15 1 4 5 6 3.

Die zehn Eltern haben zu den insgesamt 80 in ihrer Abstammung rekonstruierten Gameten also nicht, wie man vielleicht hätte vermuten können, jeweils acht effektive Gameten beigesteuert, sondern recht unterschiedliche Anzahlen. Wir berechnen daraus die effektive Anzahl der Elternbäume:

$$N_e = \left[\left(\frac{10}{80} \right)^2 + \left(\frac{2}{80} \right)^2 + \dots + \left(\frac{3}{80} \right)^2 \right]^{-1} = 4,8$$

Die effektive Größe beträgt also nicht 10 wie im idealen Falle gleicher Beiträge von je acht Gameten, sondern weniger; und zwar beläuft sie sich mit 4,8 noch nicht auf die Hälfte der zehn Eltern und damit ist $N_e/N = 0,48$. Daraus schätzen wir die effektive Anzahl der an der Reproduktion vorrangig beteiligten Eltern unter allen 50 Bäumen mit $0,48 \times 50 = 24$. Verallgemeinert man das Ergebnis und überträgt es auf unsere oben vorgenommene Schätzung von Mindestgrößen einer Genressource, so verbliebe von der für $L = 0,005$ bzw. $M = 500$ bei $\alpha = 0,02$ erforderlichen Anzahl 576 eine effektive Anzahl von 275 und wir müssten nach Tab.

7-1 bei gleichem L und M erwarten, dass die Nachkommen in Wirklichkeit anstatt von Varianten mit Häufigkeit $\alpha = 0,02$ nur solche mit der etwas größeren Häufigkeit von $\alpha \approx 0,05$ enthalten (nach Tab. 7-1 wäre die zugehörige Mindestanzahl 230).

Die Verlässlichkeit der Schätzung steht und fällt mit der Repräsentativität der Samenstichprobe. Wird bei der Stichprobennahme die Zufällsmäßigkeit nicht strikt eingehalten, so induziert man auf dem Wege künstlicher Selektion zusätzliche Variation der Anzahlen effektiver Gameten. ♦

Stern und Gregorius (1972) haben untersucht, wie sich bei Monözisten die Erzeugung von Gameten beiderlei Geschlechts auf deren effektive Populationsgröße auswirkt; die Autoren demonstrierten aber auch die große Schwierigkeit der Schätzung; die oben angegebene Formel zur Schätzung der effektiven Populationsgröße berücksichtigt die möglicherweise asymmetrische Aufteilung der effektiven Gameten auf die beiden Geschlechter nicht.

Zu den aus der Verlustwahrscheinlichkeit von Allelen bei der Bildung der Genressource bzw. den aus der Zunahme des Inzuchtkoeffizienten resultierenden Richtwerten sind infolge verringerter effektiver Populationsgröße ganz wesentliche Zuschläge zu machen, wenn die Genressource ohne große Einbußen an genetischer Variation in die nächste Generation hinübergeleitet werden soll. Das Beispiel 7-1 für die Variation der Beiträge von Bäumen zur Samenproduktion der Population basierte zwar auf willkürlich angenommenen Zahlen; diese entsprechen jedoch gewissen Erfahrungen. Frankel *et al.* (1995) schätzen die relative reproduktionseffektive Größe bei Waldbäumen nicht etwa auf die Hälfte, sondern sogar nur auf ein Fünftel oder noch weniger ein.

Die etwas problematische, nicht direkte, Abhängigkeit der Qualität des Erhaltungsverfahrens von den dafür aufgewendeten Kosten soll nicht zu Wahllosigkeit verleiten. Nicht jede Population bzw. Genressource kann in der geschilderten Weise auf ihre effektive Größe hin untersucht werden. Dies verbietet sich in Beständen sowohl wegen zu vieler potentieller Eltern (und damit Problemen der Abstammungsrekonstruktion) als auch aus Kostengründen. Es wird daher stets bei exemplarischen Untersuchungen bleiben müssen. Je nach den örtlichen Gegebenheiten, den biologischen Besonderheiten der Population und den vorhandenen Mitteln werden Erhaltungsmaßnahmen immer von unterschiedlicher Qualität sein. In diesem Kapitel kam es aber darauf an zu zeigen, wie empfindlich das Produkt, d.i. die *in situ* aufbewahrte und zur Naturverjüngung vorgesehene Genressource, auf die planbaren Modalitäten des Verfahrens und die nur gering beeinflussbaren Besonderheiten der Reproduktion reagiert.

Zu der ursprünglich, d.i. bei Einrichtung einer Genressource geplanten, Mindestgröße sind aufgrund unterschiedlicher Beteiligung der Bäume an der Reproduktion also Zuschläge zu machen. Rotach (2005) hat eine Reihe von Empfehlungen für Ressourcengrößen vorgestellt. Sie alle basieren auf dem Kalkül der Erhaltung allelischer Varianten geringer Häufigkeit. Noch heute bewegen sich die für Genressourcen empfohlenen Mindestgrößen in weiten Grenzen zwischen etwa 50 und etwa 5.000; sie unterscheiden sich sehr durch die Art der Argumentation. Dagegen spielte die effektive Größe von Baumpopulationen in der Vergangenheit keine Rolle. Erst durch genetische Untersuchungen des Reproduktionssystems wurde man auf die Auswirkungen aufmerksam, welche die reproduktionseffektive Größe einer Population im Verhältnis zur Zensusgröße hat.

Last but not least ist zu beachten, dass die Schätzung der reproduktionseffektiven Größe einer Population bzw. Genressource aus der Samenproduktion eines einzigen Jahres unzuverlässig ist (vgl. Kapitel 11.2). Dieser Parameter ist abhängig vom jeweils realisierten Reproduktionssystem; große Populationen sind also nicht immer groß. Aufgrund der zeitlichen Variation des Reproduktionssystems einer Population ist auch ihre effektive Größe von zeitlichem Wandel betroffen. Zur Angabe der effektiven Populationsgröße über einen gewissen Zeitraum hinweg verwendet man das harmonische Mittel der zu verschiedenen Zeitpunkten erfolgten Messungen dieser Größe (Kalinowski und Waples 2002). Der instruktive relative Anteil der maßgeblich an der Reproduktion beteiligten Individuen wird durch den Quotienten N_e/N_c gemessen. In Populationen mehrfach reproduzierender Individuen wie denen der Holzgewächse gibt das harmonische Mittel dieser Quotienten deren durchschnittlich effektiven Anteil an.

Darüber hinaus ist zu bedenken, dass trotz aller negativen Folgen für die Diversität nicht alle Populationen groß sein *können*; viele Arten haben in mäßig großen Populationen evolviert. Dieses Kapitel betrifft auch Populationen anthropogen vermindelter Größe.

7.4 Verfahren

7.4.1 Isolation

Die Möglichkeit, Genressourcen von anderen Vorkommen der gleichen Art zu isolieren, ist bei Erhaltung *in situ* im Allgemeinen kaum gegeben; denn mit Ausnahme seltener Baumarten sind vermutlich die meisten zu Genressourcen erklärten Bestände reproduktiv nicht als vollständig isoliert von ihrer Umgebung zu betrachten. Das bedeutet zum Zeitpunkt ihrer Verjüngung die Möglichkeit des Eintrags effektiven Externpollens, was nicht unbedingt negativ zu beurteilen ist; denn dadurch erhöht sich die effektive Populationsgröße. Bei einer weitverbreiteten Baumart ist von diesem Externpollen wohl vorwiegend eine Zufuhr genetischer Varianten zu erwarten, wenn die umgebenden Bestände von der Empfängerpopulation mindestens gering differenziert sind und mit dem Pollen örtlich fehlende private Allele zugeführt werden. Der einzige abträgliche Effekt ist in der mit dieser ‚Verdünnung‘ bzw. teilweisen Verdrängung des ressourceneigenen effektiven Pollens und der damit verbundenen Verschiebung von Allelhäufigkeiten zu sehen. Das verändert die genetischen Strukturen, welche die Genressource einmal zu einer solchen werden ließen, wenn hierdurch die Gefahr eines Identitätsverlustes auch nicht unbedingt heraufbeschworen wird.

Der Eintrag effektiven Externpollens wird als Pollenkontamination bezeichnet, wenn er nicht mit der Intention vereinbar ist, die man mit der Empfängerpopulation verbindet. Er ist Ernst zu nehmen, wenn sich in der Nachbarschaft einer Genressource allochthone Populationen unbekanntes, möglicherweise weit entfernten, Ursprungs mit vielleicht deutlich anderer genetischer Struktur befinden; von dort könnten solche Allele eingetragen werden, welche die Anpassungsfähigkeit der Genressource herabsetzen. Für Genressourcen der Buche in einer vorwiegend von Buchenwäldern bedeckten Umgebung (Beispiel 6-3) ist in einem überschaubaren Zeitraum kaum zu erwarten, dass Bestände dieser vorwiegend naturverjüngten Baumart durch allochthone Populationen ersetzt werden. Auch dürften bei dieser Baumart die Spenderpopulationen in der Umgebung vorerst viel genetische Variation aufweisen, so dass Externpollen in Genressourcen kaum abträglich wirken könnte; dieser Gedanke von Ibleib (2005) ist sicher berechtigt. Für Genressourcen etwa der Douglasie ist schon eher zu befürchten, dass effektiver Pollen aus Beständen unerwünschten Ursprungs einfliegt; in einem solchen Falle wäre Isolation ausdrücklich vorteilhaft, solange es in der betreffenden Gegend noch Bestände negativ beurteilter Kategorien im reproduktiven Alter gibt (vgl. die Beispiele 2-5 und 5-2).

Die Planer von Erhaltungsmaßnahmen sollte nicht nur die Quantität, sondern auch die Qualität von Genfluss beschäftigen, nämlich die genetische Struktur von eingetragenen Pollen bzw. Samen. Sind die Spenderpopulationen in der Umgebung weniger gut angepasst, so kann Genfluss die Angepasstheit der Gen-

ressource nur vermindern. Bei Erhaltung *in situ* bzw. der in das Verfahren integrierten Naturverjüngung ist andererseits offen, in welchem Umfang die natürliche Auslese die genetische Last wenigstens teilweise wieder entfernt. Es ist also nicht nur die Quantität des Genflusses fraglich, sondern auch der Grad der Reduzierung der Fitness sowie die Intensität und Richtung der Auslese gegen eingetragene Allele. Je nach der Umgebung einer Genressource kann es sich also verbieten, in Polleneintransport lediglich den Vorteil vergrößerten Populationsumfangs zu sehen.

Eine besonders wenig erwünschte Funktion hat effektiver Externpollen bei Baumarten, welche auch als Obst- bzw. Ziergehölze angebaut werden. Dazu gehören Vogelkirsche, Wildapfel, Wildbirne und die Eibe. Die mit Fernpollen möglicherweise eingetragenen Gene für die Ausprägung ganz besonderer Nutzeigenschaften dürften die Anpassbarkeit der Erhaltungspopulation kaum erhöhen. Anbauten von Süßkirschenplantagen (zur Erzeugung von Obst) befinden sich jedoch oft in geringer Entfernung zum Wald und damit zu etwaigen Populationen der wilden Ausgangsart, zu der keinerlei Paarungsbarrieren bestehen. Auch bei der Eibe ist die Nähe zu Siedlungen, Parks oder Friedhöfen ganz entscheidend; man denke nur an die besonders geringe Sinkgeschwindigkeit und folglich weite Ver-

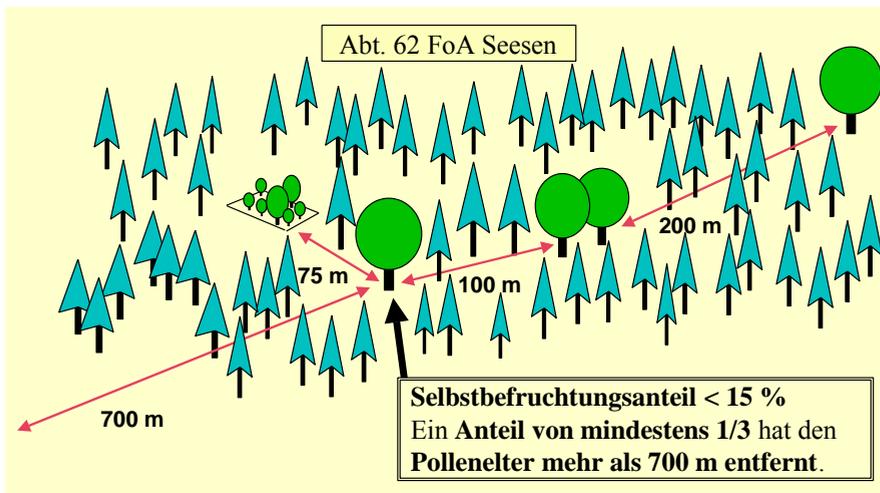


Abb. 7-2. Pollenelternschaft der Samen einzelner Buchen in einem ausgedehnten Fichtenbestand (aus Ziehe 2004). Polleneltern in einer Distanz von mehr als 700 m trugen zur Nachkommenschaft des zentralen Altbaums noch mindestens ein Drittel bei.

Von kleineren Beständen sollte man erwarten, dass hier Externpollen auf ganzer Fläche etwa gleichmäßig und mit hohem Anteil effektiv wird. Entscheidend sind

die Position der Pollenspender und die Menge des von ihnen erzeugten Pollens. In drei Fichtenbeständen (darunter einem nach FoVG zur Saatguternte zugelassenen) des Harzes, einer Gegend mit ausgedehnten Vorkommen dieser Baumart, schätzten Nascimento *et al.* (2010) einen so gut wie einheitlichen Mindestanteil effektiven Externpollens von 61 %. Damit stammten im Untersuchungsjahr mindestens 30 % der genetischen Information der Samen von Bäumen außerhalb dieser Bestände. Die Anteile von Externpollen an den individuellen effektiven Pollenwolken waren indessen genetisch differenziert (vgl. Beispiel 11-3). In einer Feldahornallee fand Bendixen (2001), dass Externpollen auf großer Strecke, wenn auch mit gewissen Häufungen, effektiv wurde (Beispiel 12-16).

Wie in den genannten Untersuchungen setzt sich entdeckter effektiver Externpollen aus zwei Komponenten zusammen. Ein Teil ist erkennbar an privaten Allelen der Spenderpopulationen, welche in den Samen und nicht in den Altbäumen auftraten; der andere Teil besteht in effektiven Mehrlocusgameten, welche zwar keine privaten Allele enthalten, jedoch bei Berücksichtigung der Kopplung der Markergenloci (Leinemann und Hattemer 2006) von den Altbäumen nicht gebildet worden sein konnten. Vor allem letztere Komponente ist für eine Dunkelziffer verantwortlich, welche zu notorischer Unterschätzung der Kontamination führt und bei Verwendung nur gering variabler genetischer Marker besonders hoch ist.

Über welche Entfernungen effektiver Buchenpollen verbreitet wird, zeigte Ziehe (2004) am Beispiel einzelner Buchen in einer ganz überwiegend mit Fichte bestockten Umgebung (Abb. 7-2). Da bei geringer örtlicher Dichte die effektive Anzahl der Polleneltern gering sein dürfte, treten in solcher Situation auch korrelierte Paarungen ein. Für einen Eibenbestand zeigten Leinemann und Hattemer (2006) wiederum mit Hilfe von Enzymgenloci, dass mindestens 28 % des effektiven Pollens über mehrere Kilometer herantransportiert worden sein mussten (vgl. Beispiel 12-9). Mittels hochvariabler Marker ließe sich vermutlich eine bessere Annäherung an den wahren Wert erreichen.

Wie die Pollenverbreitung im Inneren einer Population ist auch Genfluss zwischen Populationen von vielen und sehr variablen Einflussgrößen abhängig. Hatten Ziehe *et al.* (1998) anhand wenig variabler Marker beobachtet, dass in einen Buchenbestand aus einer Entfernung von mehreren hundert Metern effektiver Fernpollen zu mindestens 3 % eingeflogen sein musste, so stand angesichts der geringen Variation der damals verfügbaren genetischen Marker außer Frage, dass der wahre Wert sicher erheblich darüber lag. Die mit Mikrosatelliten angestellten Untersuchungen von Ibleib (2005) zeigten für diese Baumart unerwartet große Entfernungen zwischen Jungwuchsindividuen und ihrem Samenelter (etwa 40 m), besonders aber ihrem Pollenelter (etwa 170 m, in einigen Fällen erheblich mehr); für viele Buchenbestände haben diese Verhältnisse bereits den Charakter von Genfluss.

Vom Anteil des effektiven Externpollens wird allgemein erwartet, dass er mit der Entfernung vom Rand der Genressource bis ins Innere abnimmt. Gelegentlich werden daher Genressourcen nach dem Beispiel von Schutzgebieten in Kern- und Randzonen eingeteilt. Im Falle geringer Flächengröße wie im Falle der von Nascimento *et al.* (2010) untersuchten Fichtenbestände wäre diese Vorkehrung jedoch kaum sinnvoll gewesen. Auch wurden nach dem Ergebnis dieser Studie bei den je 10 Sameneltern im Inneren der drei Bestände etwa gleiche Anteile von Externpollen effektiv (vgl. Abb. 11-3). Da sich dieser effektive Externpollen jedoch als weniger gut durchmischt herausstellte, ist anzunehmen, dass ein erheblicher Anteil aus der näheren Umgebung stammte; in Genressourcen größerer Ausdehnung ließe dies die Ausscheidung einer Kernzone ratsam erscheinen.

Adams und Burczyk (2000) sowie Hamrick und Nason (2000) machten überdies darauf aufmerksam, dass der mit Hilfe eines bestimmten Gameten entdeckte Anteil der Pollenkontamination (b) nicht der eigentlichen Genflussrate (m) entspricht. Die Genflussrate beträgt in Wirklichkeit $m = b/d$, worin d die Häufigkeit des diagnostischen Gameten in der Umgebung der Ressource bezeichnet. Nur wenn die Umgebung auf ein privates Allel fixiert ist und sämtlicher Externpollen entdeckt wird, so ist $d = 1$ und nur dann stimmt die Genflussrate mit dem Anteil der Kontamination überein.

Eine Genressource wird durch Genfluss desto stärker verändert, je stärker die Spenderpopulationen in der Umgebung von der Genressource differenziert sind. Sind in der Umgebung einer Genressource viele Bestände der gleichen Baumart allochthon, dürfte die Bedeutung von Isolation in künftigen Generationen eher zunehmen. Diese Aussage wäre dann begründet, wenn der Anteil allochthoner, stärker differenzierter, Bestände in der Zukunft steigt; auch hierauf machten Adams und Burczyk (2000) aufmerksam.

Bisher wurden im Zusammenhang mit Isolation nur anemophile Baumarten erwähnt. Der Transport effektiven Pollens durch Insekten wird zwar auch von mehreren Faktoren beeinflusst, doch ist die Größenordnung der Transportweiten des Pollens entomophiler Arten sicher nicht grundsätzlich anders – wenn man von dem sicher weiten Ferntransport geringer Pollenmengen einmal absieht. So wies Fromm (2001) in einer größeren Population der Winterlinde nach, dass effektiver Pollen auch von einzelnen weit entfernt in der Feldflur stehenden Bäumen stammte (vgl. Beispiel 11-4). Schnabel und Hamrick (1995) berichteten von zwei kleineren je etwa 3 ha großen Beständen der diözischen Gleditschie (*Gleditsia triacanthos*), in welche je nach Reichlichkeit der Blüte ein deutlicher Anteil effektiven Externpollens eingetragen wurde; er betrug in guten Samenjahren 17 bzw. 19 %, in weniger guten 28 bzw. 30 %. Hamrick und Nason (2000), Hamrick (2004) und Savolainen *et al.* (2007) präsentierten Übersichten über Anteile effektiven Externpollens verschiedener Baumarten und Mindestentfernungen seiner Verfrachtung. Am Beispiel tropischer Baumarten verwies Boshier (2004) auf die zahlreichen Faktoren, die für den Paarungskontakt zwischen Populationsfragmenten (sie sind

in dieser Hinsicht mit Genressourcen vergleichbar) maßgeblich sind; dazu gehören neben den Entfernungen zwischen den Fragmenten (bei zoophilen Arten) die Art der Pollinatorenfauna, der Grad der Selbstunverträglichkeit der Arten und deren Häufigkeit in dem betreffenden Gebiet. Diese Faktoren beeinflussen auch den Grad des Eintrags von Pollen und ggfs. Samen aus künstlich entstandenen Produktionspopulationen.

Zu entomophilen Arten in der mitteleuropäischen Baumflora gehören auch Rosaceen, welche über ein System genetischer Inkompatibilität verfügen, wie es in Kapitel 1.3.3 skizzenhaft vorgestellt wurde. Danach sind bei diploiden Rosaceen wie der Vogelkirsche oder Elsbeere mit ihrer teilweise vegetativen Reproduktion geklumpt auftretende ‚Klongeschwister‘ untereinander nicht kompatibel, da Selbstbefruchtung grundsätzlich ausgeschlossen ist. Einwanderung der im Obstbau vorteilhaften rezessiven (also nicht kodominanten) S-Allele aus Süßkirschenplantagen würde jedoch die Barriere gegenüber Selbstbefruchtung zerstören. Diese Allele sind bei der Reproduktion mit einem Selektionsvorteil ausgestattet – ein Vorteil, von dem nicht sicher ist, ob er durch spätere Viabilitätsauslese gegen Homozygotie im Gesamtgenom wieder kompensiert werden kann. Die Rekonstruktion der Abstammung von 319 Samen eines wenige Genotypen umfassenden Vorkommens durch Kownatzki (2002) ergab einen Anteil effektiven Externpollens von immerhin $\geq 44\%$. Obwohl in kleinen Vorkommen die örtliche Produktion effektiven Pollens gering ist und viel Raum für Externpollen lässt, gibt diese Zahl doch zu denken. Die zur Analyse verwendeten Marker waren nicht sehr variabel, so dass der Nachweis effektiven Externpollens nicht voll effizient gewesen sein mag. Die Entfernung sowohl zum nächsten Wald mit Vogelkirschen als auch die zu Süßkirschen in Hausgärten betrug jeweils etwa 600 m; sie wird von Bienen und Hummeln offenbar leicht überwunden.

Ist für Erhaltungssamenplantagen (Kapitel 8.4) Genfluss lediglich durch Eintrag von Externpollen relevant, so kann je nach Baumart für Genressourcen *in situ* (dieses Kapitel) sowie für künstliche Erhaltungsbestände (Kapitel 8.3) auch Samenmigration Bedeutung haben. Dies gilt etwa für die anemochoren Salicaceen, aber auch die zoochoren Rosaceen und Eichen. Wohl jedermann ist bereits auf junge Eichen aufmerksam geworden, die sich weitab von fruktifizierenden Eichenbeständen einstellen. Umgekehrt wird auch in Eichenpopulationen eine gewisse Menge von Eicheln eingetragen, die mithilfe genetischer Marker auch eingeschätzt werden kann (Adams 1992). Für die Genflussrate ist zu erwähnen, dass mit Samen gegenüber Pollen mehr genetische Information eingetragen wird.

Um auf der sicheren Seite zu bleiben, folgten Adams und Burczyk (2000) der Empfehlung, den Eintrag externer genetischer Information so weit wie möglich fernzuhalten und zogen verschiedene Möglichkeiten in Betracht: Bei Aufbewahrung von Genressourcen *in situ* sind negative Wirkungen durch Genfluss dort zu erwarten, wo in der Umgebung mehrheitlich allochthone Bestände vorkommen. Ob sich ein Sicherheitsabstand einhalten lässt, hängt von der Baumart,

dem Ergebnis der für die Auswahl vorgenommenen Inventuren sowie der Größe allochthoner Populationen, deren Blühphänologie und deren Anpassungszustand ab. Der Rahmen für eine entsprechende Planung ist im Gegensatz zur Bewahrung *ex situ* natürlich begrenzt. Als Ausweg bietet sich die Begründung von Pufferzonen mit Vermehrungsgut aus örtlichen autochthonen Beständen um die Genressourcen an oder aber deren Bepflanzung mit ganz anderen Baumarten. Die Autoren rechneten vor, dass eine Pufferzone von nur 200m Breite um eine idealerweise als quadratisch angenommene Ressource von 100 ha Fläche nahezu die gleiche Fläche beansprucht wie die Ressource selbst. Zusammenhängende Flächen von nahezu 2 km² Größe für eine Genressource einer Baumart dürften in Mitteleuropa schwer zu finden sein. Ob die hier angenommene Breite der Pufferzone zum Ziel führt, ist nach den oben erwähnten Untersuchungen von Ibleib (2005) an der Buche und denen von Buschbom *et al.* (2012) an der Traubeneiche überdies fraglich; in Mitteleuropa mit seinem vergleichsweise geringen Baumartenspektrum dürften nur wenige Landschaften von viablem Pollen häufigerer Baumarten gänzlich frei sein (vgl. Gillet und Ziehe 2012).

Tab.7-3. Flächenbedarf (in ha) forstlicher Genressourcen je nach Umrissform (Kreis oder Quadrat) und Breite einer Pufferzone.

Größe ohne Pufferzone	Größe mit einer Pufferzone von 200m Breite		Größe mit einer Pufferzone von 300 m Breite	
	Kreisform	Quadratform	Kreisform	Quadratform
100	183	196	235	256
50	112	123	153	171
10	45	51	72	84

In Tab. 7-3 wird an einigen Beispielen ersichtlich, wie der Flächenbedarf für Genressourcen verschiedener Größe (10 bis 100 ha) durch die Anlage einer (200 bzw. 300 m breiten) Pufferzone zunimmt. Von einer möglichst geschlossenen Umrissform ist weniger Polleneintrag zu erwarten. Die Auswahl weniger und größerer Populationen erfordert unter sonst gleichen Bedingungen relativ geringeren Mehrbedarf für Pufferzonen als mehrere kleinere Populationen.

Vor dem Stadium der Naturverjüngung bleiben also nur die waldbaulich erprobten Möglichkeiten zur Anregung der Blüte bzw. der Reproduktion in der Genressource. Die Erhöhung der Produktion effektiven Pollens der Genressource selbst relativ zur Umgebung dürfte sich schwierig gestalten. Der Ausweisung einer *in situ* zu bewahrenden Genressource entsprechende Nutzungseingriffe in der Umgebung vorausgehen zu lassen, stellt sich ebenso als nicht einfach dar. Eine einmalige Blühstimulation vor Einleitung des Prozesses der Naturverjüngung wirkt auf einzelne Genotypen sicher unterschiedlich. Aus alledem ist zu folgern, dass sich bei gegebener Entfernung wohl nur eine teilweise Herabsetzung des Externpolleneintrags erreichen lässt.

Die durch SEWALL WRIGHT in die Forschung eingeführte indirekte Methode zur Quantifizierung stattgefundenen Genflusses als evolutionäre Kraft aus dem Grad der derzeitigen Differenzierung von Populationen ist nur auf ideale Populationen anwendbar und ersetzt nicht direkte Schätzungen auf experimenteller Grundlage. Auf dem Gebiet der Verbreitung effektiven Pollens zwischen Beständen bzw. Populationen besteht noch erheblicher Forschungsbedarf. Voraussetzung für Fortschritte auf diesem Gebiet ist Forschung mittels hochvariabler genetischer Marker in Verbindung mit genetischem Monitoring zumindest der Genressourcen.

7.4.2 Waldbauliche Behandlung und Verjüngung

Zur Einhaltung eines ausreichend großen Umfangs der Genressource müssen Bemühungen um deren langfristige Erhaltung treten. Vor allen Dingen bei rascher Umweltänderung muss die Variation in der *in situ* erhaltenen Genressource ausreichende Sicherheit für langfristige Persistenz und damit für Anpassung bieten. Wie bereits in der Einleitung zu diesem Kapitel zum Ausdruck kam, wird bei der *in situ* vorgenommenen Erhaltung genetischer Ressourcen der Zusammenhang zum angestammten Ökosystem nicht unterbrochen und bei der in das Erhaltungsverfahren integrierten Naturverjüngung tritt auch kaum eine Unterbrechung des örtlichen Anpassungsprozesses ein. Dies betont den langfristigen Charakter der Aufbewahrung *in situ*. Auch ist der Spielraum der Viabilitätsauslese angesichts hoher Nachkommenszahlen bei Naturverjüngung größer als etwa in künstlich begründeten Erhaltungsbeständen – ein der Kontinuität des Anpassungsprozesses förderlicher Umstand. Man überlege einmal für sich selbst, über wieviele Generationen eine Genressource erhalten werden soll, und wie langen Zeiträumen dies entspricht!

Sowohl bei der Bestandespflege als auch bei der Naturverjüngung von Genressourcen muss waldbaulich gesteuert werden, dass *viele* Bäume ihren Genbestand an die Folgegeneration weitergeben können. Das verlangt eine sorgfältig abgestimmte Bestandesdichte. Im Baumalter behindert die bei hoher Dichte herrschende Konkurrenz Bäume mit weniger Zugang zum Licht an der Reproduktion; zu geringe Dichte bedeutet andererseits eine zu starke Verringerung der Individuenzahl. Angesichts zeitlich wechselnder Beteiligung der Bestandesmitglieder an der Reproduktion bieten lange Verjüngungszeiträume einen Weg, um viele Bäume am Verjüngungsprozess zu beteiligen. Am Beispiel Österreichs wies Müller (1996) auf die Besonderheit der Waldbehandlung in Erhaltungsbeständen hin.

Im Interesse der Reproduktion der zu Genressourcen erklärten Bestände haben bei der Behandlung sowohl das Wachstum als auch die mechanische Stabilität hohe Priorität. Rotach (2005) stellte in seiner eingehenden Diskussion dieser Grundsätze fest, dass Durchforstung nicht nur erlaubt, sondern dringend angezeigt ist, um Überbestockung mit ihren Risiken für die Stabilität zu vermeiden. Für die Durchforstung haben verschiedene Autoren die Niederdurchforstung emp-

fohlen. Eine systematische Durchforstung ist unzweckmäßig, weil sie die natürliche Auslese behindert und teilweise stagnieren lässt. Die sonst bei der Durchforstung übliche Auswahl der Bäume nach ihrer morphologischen Qualität sollte in Genressourcen nicht zu stark ausfallen.

Da bei der Verjüngung die genetische Struktur der Folgegeneration bestimmt wird, kommt es auf dieses Stadium besonders an (Rotach 2005). Für *in situ* erhaltene Genressourcen stellt die Naturverjüngung die Methode der Wahl dar. Die Dichte der Population bzw. des Bestandes ist während des gesamten Vorgangs so hoch zu halten, wie es die Anforderungen der Folgegeneration an Licht und Wärme erlauben. Müller-Starck (1996) sieht je nach Baumart auch die Schaffung von Mosaikstrukturen durch kleinflächige Verjüngung und – je nach den vorkommenden Baumarten – stufige Bestandesstrukturen als vorteilhaft an.

In genetischer Hinsicht gelten für die Behandlung zwei Grundanforderungen: Vermeidung starker Eingriffe in die Umwelt und das Reproduktionssystem sowie die Erhaltung eines großen effektiven Populationsumfangs durch die Beteiligung möglichst vieler Bestandesglieder an der Reproduktion. Diesen Umstand haben Hussendörfer und Müller-Starck (1997) in seiner Bedeutung herausgestellt. Baumgruppen und erst recht Einzelbäume besonders seltener Arten erfordern eine Ausrichtung des Waldbaus auf deren Erhaltung; so sind die in Buchenbeständen wachsenden sog. Edellaubhölzer ohne Pflegeeingriffe der Konkurrenz der Buche unterlegen – auch, wenn sie örtlich häufiger vertreten sind als die Buche.

Bleibt die Naturverjüngung teilweise aus, kann man durch Ergänzungspflanzung von Vermehrungsgut aus der Genressource selbst nachhelfen; die Samen müssen mit besonderer Sorgfalt, in idealer Weise in mehreren Jahren, geerntet werden. Das Saatgut aus verschiedenen Teilen der Genressource wird vor der Aussaat gemischt. Vermehrungsgut aus anderen, besonders allochthonen, Populationen sollte dabei keine Verwendung finden.

In Beispiel 7-2 sind einige Grundsätze zusammengestellt, die für die Erhaltung von Genressourcen der Buche in Rheinland-Pfalz (vgl. Beispiel 6-3) maßgeblich sind.

Beispiel 7-2. Behandlung von Genressourcen der Buche in Rheinland-Pfalz. Nach Maurer und Tabel (2000) werden in Rheinland-Pfalz die *in situ* erhaltenen Genressourcen der Buche nach folgenden Grundsätzen behandelt: Die Bestände sind als Versuchsflächen ausgewiesen und genießen damit den besonderen Schutzstatus der landeseigenen Versuchsanstalt; mit dieser sind denn auch alle waldbaulichen Maßnahmen abzustimmen. Insbesondere werden Bestände nach den Regeln des naturnahen Waldbaus behandelt. Die Verjüngung erfolgt ausschließlich auf dem Wege der Naturverjüngung.

Der Verjüngungsvorgang soll nicht zu rasch ablaufen, d.h. eine mittelfristige Verjüngungsplanung ist einzuhalten. Steht das Gelingen der Naturverjüngung durch hohen Wilddruck in Frage, so ist Flächenschutz vorzusehen. Bleibt Naturverjüngung infolge schlechten Bodenzustandes aus, so ist der Boden zu bearbeiten. Im Falle starker anthropogener Belastung sind Kalkung oder andere Arten der Düngung zur Vitalisierung angezeigt. Auf keinen Fall darf künstlich gewonnenes Vermehrungsgut aus dem betreffenden oder gar einem anderen Bestand eingebracht werden. Die Buche muss langfristig die führende Baumart bleiben; nur unter dieser Bedingung können auch Mischbaumarten an der Verjüngung beteiligt werden. ♦

Das Thema Naturverjüngung wird in Kapitel 11.2 im Zusammenhang mit Produktionsbeständen aufgegriffen. Koskela *et al.* (2013) wiesen auf eine große Zahl vorgeschlagener Behandlungsrichtlinien hin.

7.4.3 Genetisches Monitoring

Auf dem Gebiet des Naturschutzes ist es bereits Routine, im Rahmen der Berichtspflicht gem. Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie der Europäischen Union periodisch den Erhaltungszustand bestimmter biologischer Arten und Lebensraumtypen mit bestimmten Parametern zu beurteilen (Weddeling *et al.* 2007). Überdies ist die Überwachung bestimmter Bestandteile der Biodiversität gem. Artikel 7b CBD (siehe Kapitel 14.1) seit Jahren für die Unterzeichnerstaaten verpflichtend.

Man unterscheidet verschiedene Intensitätsstufen genetischen Monitorings (vgl. Schwartz *et al.* 2006). Stufe I zielt auf die genetische Inventur von Individuen und Populationen ab, wodurch sich etwa der Umfang von Introgression feststellen lässt. Stufe II konzentriert sich auf genetische Parameter wie genetische Variation, Heterozygotie, effektive Populationsgröße, Zerstückerungseffekte, Modalitäten des Paarungssystems oder Genfluss. Damit erlaubt die periodische Erhebung dieser Parameter Schlüsse auf den Verlauf genetischer Prozesse. Nicht erst mit der Entwicklung molekularer Marker kommen dem genetischen Monitoring von Pflanzenpopulationen nicht-invasive Methoden der Probennahme zustatten. Kätzel *et al.* (2012) beschreiben hierfür geeignete Konzepte auf der Grundlage des deutschen Fachprogramms Genressourcen.

In letzter Zeit wurde verschiedentlich die Notwendigkeit des genetischen Monitorings sowohl *ex situ* als auch *in situ* aufbewahrter Genressourcen angesprochen (Rotach 2005, Gregorius und Degen 2007, Maurer und Kätzel 2007). Genetisches Monitoring bedient sich der Indikatoren und ihrer Verifikatoren, welche bei der Auswahl von Genressourcen Verwendung finden. Besonders während der Erhaltung von Genressourcen *in situ* – aber nicht nur hier – liegt es nahe zu beobachten, ob und in welchem Umfang die für die Auswahl maßgeblichen Kriterien nach wie vor erfüllt sind, und wie sich die Erfolgchancen einer Maßnahme entwickelt haben. Genetische Strukturen sind zwar Ergebnis zurückliegender evolutionärer

Ereignisse, stecken aber auch den Rahmen für die Reaktion auf künftige Ereignisse (Umweltänderung) ab und eignen sich daher für die Früherkennung potentieller Gefährdungen (Gregorius und Degen 2007).

Monitoring gilt vor allem den genetischen Folgen menschlicher Einflussnahmen im Vergleich unterschiedlich intensiv beeinflusster Wälder. Es dient der Gewinnung von Erkenntnissen über die Auswirkung der Tätigkeit des Menschen und man darf zuversichtlich sein, dass damit öffentliches Interesse an der Erhaltung genetischer Ressourcen geweckt wird. Die Bioindikation mithilfe genetischer Marker hat besondere Verfahren entwickelt, welche die Effizienz genetischen Monitorings nur sehr verbessern können (Müller-Starck und Schubert 2000).

Maurer und Kätzel (2007) haben Aufgaben und Inhalt des Monitorings forstlicher Genressourcen beschrieben. An Genressourcen als Objekten des Monitoring lässt sich der Vergleich zu den zuvor bei der Auswahl ohnehin erhobenen Daten der wichtigen Verifikatoren ziehen. Ein besonderer Erkenntniswert periodisch wiederholter Aufnahmen liegt in der Einschätzung zeitlicher Variation des genetischen Systems von Baumpopulationen und der Abgleich mit den bei der Auswahl zugrunde gelegten Indikatoren.

Maurer *et al.* (2001) berichteten über die Methodik der Inventur einer Buchenpopulation, welche später in ein umfangreicheres Programm mit vier derartigen Flächen aufgenommen wurde (Maurer *et al.* 2008). Steiner *et al.* (2010) haben über eine erste Zustandsbeschreibung von fünf Populationen der Vogelkirsche auf speziell ausgewählten Monitoringflächen berichtet (s. Kapitel 2.4) und für die Zukunft Folgeaufnahmen angekündigt; Degen *et al.* (2008) hatten bereits Details des Verfahrens einschließlich des Aufbaus einer Datenbank mitgeteilt.

Ergebnisse über längerfristiges Monitoring von Genressourcen liegen angesichts der noch kurzen Geschichte dieser Tätigkeiten bisher nicht vor. Hier und da vorgenommene Untersuchungen dienen zwar der Analyse räumlicher Variation genetischer Systeme, entbehren aber vorerst der Möglichkeit zeitlicher Vergleiche. Findet auf Flächen genetischen Monitorings von Populationen gleichzeitig ein Umweltmonitoring statt, bietet sich die willkommene Gelegenheit, ökologische Untersuchungen durch genetische Analysen zu vervollkommen (Kätzel *et al.* 2005).

Wie bereits im Kapitel 5 erwähnt, sind auch Genressourcen *ex situ* in einem Zustand zu erhalten, welcher einmal für ihre Auswahl als genetische Ressource maßgeblich gewesen sein könnte, der aber auch der Verfolgung des dabei ins Auge gefassten Ziels entspricht und die spätere Regeneration bzw. Nutzung erlaubt. Auch *ex situ* aufbewahrte Genressourcen werden dadurch zu Objekten genetischen Monitorings.

8. Erhaltung forstlicher Genressourcen *ex situ*

„Die beste Genbank ist der Wald.“
(BURSCHEL 1989)

8.1 Eigenschaften

Erhaltung *in situ* ist mit Naturverjüngung verknüpft, die ihren dynamischen Charakter ausmacht und insbesondere die Möglichkeit der Anpassung aufrechterhält. Demgegenüber ist Erhaltung *ex situ* dynamisch oder statisch, je nachdem die genetischen Strukturen der Ressource möglichst unverändert erhalten werden, oder ob ihnen dynamische Entwicklungen möglich bleiben sollen. Ist die Erhaltung im angestammten Ökosystem wegen der Gefahr der Störung oder Zerstörung nicht genügend sicher oder sind die Möglichkeiten der Reproduktion dort stark eingeschränkt, ist die Bewahrung *ex situ* zwangsläufig. Anpassung an die Umwelt im Gelände ist unter den meisten Verfahren der Erhaltung *ex situ* aber kaum möglich.

Wie auch in Art. 9 CBD (Anonymus 1993a; vgl. Kapitel 14.1) festgestellt wird, erfolgt Generhaltung *ex situ* in Ergänzung zu Erhaltungsmaßnahmen *in situ*. Die Erhaltung *ex situ* ist zwar auf bestimmte Vorhaben beschränkt, darum als Instrument der Genkonservierung aber nicht weniger wichtig.

Ein Grund für die Erhaltung *ex situ* kann zu geringe Größe oder zu geringe Dichte einer an sich erhaltenswerten Population oder deren Vorkommen in Mischung mit einer konkurrenzüberlegenen Baumart sein. Die Aufbewahrung *ex situ* ist also dann die Methode der Wahl, wenn eine sehr selten gewordene Baumart wie die Eibe wieder angesiedelt werden soll. Zum Beispiel bestehen manche Vorkommen der Eibe nur aus vereinzelt Bäumen, deren Geschlechterverhältnis oft nicht annähernd ausgewogen ist, was die reproduktionseffektive Populationsgröße zusätzlich vermindert (vgl. Beispiel 12-9).

Vander Mijnsbrugge et al. (2005) erkennen in der Erhaltung eine unersetzliche Alternative, wenn die Erhaltung in Privatbesitz befindlicher genetischer Ressourcen wegen der Folgekosten für den Besitzer schwierig wäre. Auch die Gefahr umfangreichen Polleneintrags aus allochthonen Beständen zwingt zur Erhaltung *ex situ*, etwa in Form von Erhaltungsbeständen (vgl. Kapitel 8.3). Vorwiegend statischen Charakter hat die Generhaltung *ex situ* bei der Einlagerung von Samen, Pollen oder Spross- bzw. Wurzelteilen. Diese Verfahren haben allerdings auch nur so lange statischen Charakter, wie keine oder doch nur geringe Mortalität eintritt. Besondere Bedeutung erlangen Methoden der Regeneration von Organ- oder Gewebekulturen zu ganzen Pflanzen. Eindeutig dynamischen Charakter hat die Bewahrung in künstlich angelegten Erhaltungsbeständen.

8.2 Aufbewahrung von Samen in Genbanken

Dem Vorbild von N.I. VAVILOV folgend, ist die Einlagerung von Saatgut in Genbanken Grundpfeiler der Erhaltung genetischer Ressourcen landwirtschaftlicher Kulturpflanzen (vgl. Beispiel 5-4). Für Maßnahmen bei Waldbäumen hat diese Art der Generhaltung zwar nicht diese ausschließliche Bedeutung, doch ist die zugehörige Samenernte Bestandteil einiger Maßnahmen im Rahmen der Erhaltung von Genressourcen *ex situ*.

Vorteilhaft an der Aufbewahrung einer Genressource als Saatgut sind dessen leichter Transport und vor allen Dingen der geringe Raumbedarf. Dieser lässt im engstem Raum die Aufbewahrung sehr großer Anzahlen von Genotypen zu. Die Aufbewahrung von Samen stellt daher eines der wichtigsten Instrumente der Erhaltung *ex situ* dar. In den Beispielen 5-1 und 5-4 wurde von großen internationalen Genbanken und ihrer Bedeutung berichtet. Gemessen an der Generationsdauer von Waldbäumen sind der Einlagerung von Samen in Genbanken je nach Baumart jedoch gewisse Grenzen gesetzt. Zwar lässt sich Saatgut der meisten Koniferen (mit Ausnahme der Weißtanne) für einige Jahrzehnte ohne wesentliche Keimkraftverluste aufbewahren, doch betragen die Lagerzeiten für Saatgut der Laubbäume, besonders in der Familie der Fagaceen, in der Regel nur einen Winter oder – bei bestimmter Art der Behandlung – doch nur wenige Jahre (vgl. Tab. 8-1). Die Lagerfähigkeit hängt vom Feuchtigkeitsgehalt bei der Einlagerung und der Lagertemperatur ab. Ein allgemein akzeptiertes Kriterium für die mögli-

che Lagerungsdauer, d.h. einen tolerierbaren Keimkraftverlust, gibt es nicht. Je höher dieser Verlust, desto größer auch die Gefahr unerwünschter Selektion. Umfangreiche Daten über die Aufbewahrung von Saatgut stellte Schubert [ca. 1999] zusammen; dort finden sich auch Empfehlungen für die Art der Vorbehandlung sowie Erfahrungen über Keimkraftverluste.

Die Beschaffenheit und die Langlebigkeit der Samen spielen eine große Rolle für ihre Verbreitung, den Genfluss sowie die Etablierung einer Pflanzengeneration; sie stellen somit wichtige Elemente in deren genetischem System dar. Pflanzenarten unterscheiden sich enorm hinsichtlich der Langlebigkeit ihrer Samen im Boden; es bestehen Parallelen zur Variation dieses Merkmals innerhalb von Arten. Die zugrundeliegenden physiologischen Eigenschaften wirken sich zweifellos auch bei der Lagerung von Samen unter Bedingungen aus, welche von denen in der Natur stark abweichen. Im Gegensatz zu annuellen Pflanzen ist die Lebensdauer von Baumsamen auch bei Einsatz sehr guter Lagerungsmethoden viel geringer als die Dauer einer Generation.

Mit der Erhaltung forstlicher Genressourcen befasste Organisationen wie das Bayerische Amt für forstliche Saat- und Pflanzenzucht in Teisendorf unterhalten Klengen, denen Lagerkeller in einem Verbundnetz zur Doppellagerung angeschlossen sind. Diese Art der Lagerung erhöht die Sicherheit. In Teisendorf wird jeder Saatgutposten einerseits in Großbehältern (verschweißten Dreischichtfolien) für die eigentliche Langzeitlagerung aufbewahrt; daneben enthalten Kleinbehälter Samen für die in zwei- bis dreijährigen Abständen durchgeführten Keimprüfungen. Diese Art der Prüfung liefert sichere Ergebnisse, während der Tetrazoliumtest die Keimfähigkeit nicht immer verlässlich anzeigt (für die Winterlinde vgl. Fromm 2001). Zur Erhaltung der Keimkraft ist eine optimale technische Ausstattung der Genbank erforderlich. Gelagert wird je nach Empfindlichkeit der Baumart bei $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ bzw. bei $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$. Die Kaltzellen sind mit einer Frostsicherung im Boden ausgerüstet, damit dort nicht mit der Zeit Permafrost eintritt (Behm 2004; vgl. Beispiel 5-4).

Maßstab für die Güte der Aufbewahrungsmethode von Samen ist, ob und in welchem Grade deren Regeneration gelingt. Insofern ist die Methode der Aufbewahrung nicht vom Aspekt der Regeneration zu trennen (vgl. Kapitel 9.4). Die Angaben in Tab. 8-1 sind nur grobe Durchschnittswerte, denn auch die Viabilität von Samen unterliegt in gewissem Umfang genetischer Kontrolle. Wie Melchior (1985) und Gallo (1991) gezeigt haben, ist der Keimkraftverfall länger eingelagerten Saatgutes der Aspe (und zwar Hybriden *Populus tremula* \times *P. tremulodes*) nicht nur mit Drifteffekten, sondern auch mit Viabilitätsselektion und damit adaptiver Änderung der genetischen Struktur der Ressource verbunden. Die Viabilitäten einzelner Kreuzungsfamilien wichen bereits nach zweijähriger Lagerung stark voneinander ab und sanken nach 5 Jahren auf Werte zwischen 92 und 0 %. Diese Differenzierung hatte nichts mit unterschiedlicher Qualität der eingelagerten Samen zu tun; denn erstens waren die Keimprozentage anfänglich gleich, und zweitens

wirkte sich der Genotyp des männlichen Kreuzungselters bei den 40 Kreuzungsfamilien stärker aus als der des Samenelterns (vgl. Hattemer *et al.* 1993, *loc. cit.* S. 341f.). Eine mit besonderem Selektionsdruck *ex situ* einhergehende Anpassung, hier an das Klima im Kühlraum, ist kaum vorteilhaft.

In die Tab. 8-1 ist auch die Aufbewahrung von Pollen als eine Methode der Erhaltung genetischer Information aufgenommen. Da eine derartige Ressource zur Regeneration allerdings eines Befruchtungsprozesses bedarf, interessiert diese Methode nur am Rande. Sie spielt eine gewisse Rolle in der Züchtung, im Zusammenhang mit Genkonservierung aber allenfalls bei Verfolgung des Ziels (a). Klumpp (2005) gab eine ausführliche Zusammenstellung sowohl der einschlägigen Methoden als auch der heutigen Möglichkeiten zur Aufbewahrung von Samen und Pollen.

Tab. 8-1. Derzeit mögliche Lagerungsdauer von Saatgut und Pollen verschiedener Baumarten (nach Behm *et al.* 1997). + bedeutet: Anwendung vorläufig möglich; technische Entwicklung mehr oder weniger abgeschlossen; ? Erfahrungen liegen nicht vor; – Methoden derzeit nicht verfügbar. Einige Angaben über Saatgut sind gem. Paul *et al.* (2010) aktualisiert.

Baumart	Lagerungsdauer in Jahren	
	Saatgut	Pollen
<i>Taxus baccata</i>	5-6	+
<i>Abies alba</i>	3-6	3
<i>Larix europaea</i>	>20	10
<i>Picea abies</i>	>30	10
<i>Pinus sylvestris</i>	>10	10
<i>Pinus cembra</i>	2-3	+
<i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>A. campestre</i>	2-3	–
<i>Alnus glutinosa</i> , <i>A. incana</i>	>10	+
<i>Betula pendula</i> , <i>B. pubescens</i>	3-6	5
<i>Carpinus betulus</i>	2-3	?
<i>Fagus sylvatica</i>	5	–
<i>Fraxinus excelsior</i>	>10	–
<i>Populus spp.</i>	>5	10
<i>Quercus petraea</i> , <i>Q. robur</i>	1	–
<i>Sorbus torminalis</i>	2-3	?
<i>Sorbus domestica</i>	1-2	?
<i>Tilia cordata</i>	ca. 5	–
<i>Ulmus glabra</i>	2-3	?

Über Lagerungsversuche mit Bucheckern berichteten Kleinschmit *et al.* (2008).

Nach Trocknung auf 8 bis 9 % Wassergehalt und Lagerung bei $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ sank das Keimprozent im Durchschnitt von 30 verschiedenen Saatgutpartien von anfänglich 80 % nach 18 Jahren auf 60 % ab; die Behandlung ist damit eventuell für Zwecke der Mehrfachsicherung brauchbar.

Ist die Aufbewahrung von Saatgut in der Regel nur über Zeiträume möglich, welche die Dauer einer Generation unterschreiten, so schafft die Einlagerung von Saatgut die erforderliche Flexibilität, um Jahre reichlicher Samenproduktion von Genressourcen etwa für die Regeneration zu Erhaltungsbeständen (s. Kapitel 8.3) zu verwenden. Hinsichtlich des Umfangs der Aussaat für Erhaltungsbestände sind wegen der zu erwartenden Pflanzenausfälle Zuschläge zu machen; der Mindestumfang der Aussaat lässt sich jedoch nur annähernd angeben. Dabei ist zu bedenken, dass nicht nur im Zuge der Baumschulanzucht und der späteren Bestandesausscheidung zusätzliche Mortalität eintritt, sondern dass mit Blick auf eine eventuelle spätere Regeneration durch Naturverjüngung die Anzahl der im reproduktionsfähigen Alter verbleibenden Bäume berücksichtigt werden muss (vgl. Kapitel 7.3).

Die Tätigkeit von Genbanken beschränkt sich nicht auf die Unterhaltung von Samenlagern. Diese sind vielmehr nur eines der Instrumente der Erhaltung forstlicher Genressourcen *ex situ* und sind in die übrigen Erhaltungsmaßnahmen von Instituten integriert, die weitere Aufgaben der Generhaltung erfüllen.

In den niederen Breiten, vor allem in tropischen Feuchtwäldern, ist der Anteil der Baumarten mit orthodoxen Samen, die sich für die Lagerung stark herunter trocknen lassen, gering. Die Regeneration vieler Ressourcen gelingt in diesem Falle nach kurzer Dauer nicht mehr.

Mindestens ebenso wichtig wie die Methode der Aufbewahrung der Samen ist die ihrer Gewinnung, denn diese entscheidet über die zum Zeitpunkt der Einlagerung gegebene genetische Struktur und damit den Informationsgehalt. Ebenso entscheidend für die Tauglichkeit dieser Art der Generhaltung ist die Regeneration aus den Samen (vgl. Kapitel 9.4). Ernte und Aufbewahrung von Samen stellen waldbauliche Routinemaßnahmen dar (vgl. Kapitel 11.3).

8.3 Künstliche Erhaltungsbestände

In der Ära des Waldsterbens durch sauren Regen während der 80er und 90er Jahres des vorigen Jahrhunderts gab es Pläne, mitteleuropäische Baumpopulationen bzw. -arten durch die Einlagerung ihres Saatgutes oder die Begründung von Erhaltungsbeständen so lange aus dem gefährdeten Habitat zu evakuieren, bis sich die Verhältnisse dort wieder normalisiert hätten. Damals dachte man sogar daran, stark geschädigte Baumarten wie die Weißtanne und die Buche durch ihre Evakuierung in immissionsfreie Regionen, und zwar auf den südamerikanischen Kontinent oder nach Neuseeland, zu retten (Geburek und Muhs 1986). Wie oben erwähnt (vgl. Tab. 8-1), ist Saatgut gerade dieser Baumarten nicht lange lagerfähig,

so dass Erhaltungsbestände vorgesehen waren. Die Funktion von Erhaltungsbeständen wird an diesem Beispiel besonders deutlich – wenn auch die damaligen Voraussetzungen heute nicht mehr gegeben sind. Künstliche Erhaltungsbestände zur Erhaltung autochthoner Vorkommen sind in einem strengen Sinne nicht mehr autochthon, bieten gleichwohl die Alternative *ex situ*, wenn die Erhaltung *in situ* nicht mehr möglich ist (Vander Mijnsbrugge *et al.* 2005).

Eine aktuelle Parallele besteht in dem in der Ökologie vieldiskutierten Prinzip der ‚assisted colonization‘. Loss *et al.* (2011) verstehen hierunter die Verfrachtung einer biologischen Art in ein Habitat außerhalb ihres historischen Verbreitungsgebiets, wo die Gegebenheiten für ihren Fortbestand günstig sind (vgl. Kapitel 3.4.1). Ist das Überleben einer Art in ihrem derzeitigen Habitat nicht mehr sicher, wird ‚assisted colonization‘ als zwangsläufig erachtet. Risiken derartiger Maßnahmen werden vorrangig darin gesehen, dass die verfrachtete Art invasiv wird bzw. zu Introgression übergeht. Das Risiko der Invasivität verfrachteter Baumarten ist wohl weniger groß als das gewisser Straucharten oder annueller Pflanzen. Bedenkt man, dass für die verfrachtete Art mehr oder weniger zusammenhängende Flächen verfügbar sein müssen, ist die Durchführbarkeit wohl auf Arten mit geringerem Verbreitungsgebiet beschränkt. Für die Evakuierung werden sehr verschiedene Entfernungen ins Auge gefasst: für montane Arten dürften oft wenige hundert Meter Höhenverschiebung ausreichen, für andere Arten erst viel weitere horizontale Verfrachtung. Die Ungewissheit der Verteilung der genetischen Variation in der zu rettenden Art zwingt zu Entscheidungen darüber, welche Populationen (etwa zentrale oder periphere) die Anpassung an das neue Habitat am ehesten bewältigen bzw. wo sie sich in die betreffenden Ökosysteme am ehesten einfügen könnten. Gesucht wird also nach so etwas wie erwarteten Idealzuständen an den Zielorten. Sicher ist jedenfalls, dass der Anpassungsdruck im neuen Habitat nur bei entsprechender Planung geringer sein dürfte als der durch den Klimawandel im alten Habitat zu erwartende. Bislang empfiehlt sich, solche Maßnahmen mit bestimmten Arten und in geringem Umfang zu erproben. Ungeachtet denkbarer Nutzeffekte stellt ‚assisted colonization‘ eine Form der Verfrachtung dar (vgl. die Kapitel 3.2.3 und 10.3.1).

In Beispiel 8-1 wird von einer unkonventionellen, aber sicher öffentlichkeitswirksamen, Aktion zur Rettung einer stark reduzierten Baumart berichtet; hier sind Erhaltungsbestände von Klongemischen vorgesehen.

Beispiel 8-1. Klonsortimente von Redwood. Die natürlichen Bestände der in Kalifornien beheimateten *Sequoia sempervirens* sind infolge der Übernutzung ihres begehrten Holzes bis auf etwa 4 % ihrer ursprünglichen Ausdehnung geschrumpft. WILLIAM B. LIBBY, emeritierter Professor für Forstgenetik an der University of California, Berkeley, hat sich der Erhaltung dieser Baumart angenommen und ist Vorstandsmitglied der Save-the-Redwoods League. Er hat damit begonnen, hundert der höchsten (70 m bis 100 m Baumhöhe) und vermutlich

ältesten Bäume durch Steckhölzer zu vermehren; die Bewurzelung von etwa 15cm langen Zweigspitzen ist nach Eintauchen in eine Wuchsstofflösung trotz des hohen Alters der Bäume unproblematisch. Mit je einem Satz der daraus gezogenen Pflanzen sollen in aller Welt kleine Bestände begründet werden, wo immer diese Baumart gedeiht. Weite geographische Streuung soll das Risiko vermindern, dass die selten gewordene Art einer Krankheit oder dem Klimawandel zum Opfer fällt. Der Tatsache, dass die Ausgangsbäume zweitausend Jahre überlebt haben, wird aber große Bedeutung beigemessen. Außerhalb Kaliforniens gibt es bereits klonvermehrte Erhaltungsbestände in England, Schottland, Frankreich, Spanien, Chile und Neuseeland. In diesem Projekt werden als Genressource betrachtete Altbäume so regeneriert, dass ihr Genotyp erhalten bleibt, und Erhaltungsbestände *ex situ* begründet (aus New York Times vom 17.12.2007). Früher hatte dieser Autor auf die Bedeutung des Engagements finanzstarker Organisationen hingewiesen (Libby 1990). ♦

Wie im Falle der Aufbewahrung *in situ* kann eine einzige Genressource kaum einmal sämtliche für die Auswahl bestimmenden Kriterien auf sich vereinigen. Bei der Begründung von Erhaltungsbeständen bietet sich mehr als bei Aufbewahrung *in situ* in gewissem Rahmen die Möglichkeit regionaler Planung. Das bedeutet grundsätzlich die Anlage mehrerer Erhaltungsbestände einer Zielart. Die Aufbewahrung einer Genressource in mehreren Teilpopulationen beugt auch dem totalen Verlust durch Brand, Straßenbau etc. vor (Skrøppa 2005).

Die früher diskutierte Frage, ob man für eine bestimmte Ressource einen einzigen großen Bestand oder – zur Verteilung des Verlustrisikos – mehrere kleinere Bestände vorsehen sollte¹⁷, ist heute wohl unter Hinweis auf die Vorteile einer Art von künstlicher Metapopulation zu beantworten (Eriksson 2005b). Die Begründung mehrerer kleinerer Bestände in gewissen Entfernungen untereinander in heterogener Umwelt erlaubt in einem gewissen Umfang selektive Differenzierung und Anpassung (Skrøppa 2005). Gleichzeitig kann Genfluss durch effektiven Pollen in örtlichen Teilpopulationen nicht vorhandene bzw. verlorengegangene genetische Varianten ersetzen. Die Planung solcher Verbände mit Eigenschaften einer Metapopulation richtet sich nach der Flächenstruktur und der Zusammensetzung der umgebenden Wälder sowie nach den Reichweiten der Pollenverbreitung bzw. der Verteilung der Transportentfernungen effektiven Pollens. Eine derartige Ressource, die einige Investitionen erfordert, muss aber nicht unbedingt außerhalb des Verbreitungsgebiets der betreffenden Art aufbewahrt werden; trotzdem soll der Eintrag effektiven Pollens aus benachbarten großen Beständen zur Dynamik genetischer Strukturen weniger als der Austausch effektiven Pollens zwischen den Teilpopulationen beitragen. Hier hat ein Verbund mehrerer Teilpopulationen den

¹⁷ Man verwendet für diese Alternative das im Englischen übliche Schlagwort SLOSS (single large or several small populations).

offensichtlichen Vorteil, dass nach örtlichem Verlust bzw. Erlöschen ein Ersatz aus angrenzenden Teilpopulationen rekrutiert werden kann (Cabeza *et al.* 2004). Die Planung einer Genressource als Metapopulation stellt sich positiv dar. Sie ist aber kaum einfach zu verwirklichen und noch schwieriger wird sie bei Einbeziehung vorhandener, *in situ* zu erhaltender Bestände.

Zu den in Kapitel 7 angestellten Überlegungen zur Mindestgröße einer Genressource tritt die Größe der 10 bis 20 Teilpopulationen und die der gesamten künstlichen Metapopulation (Gilpin 1991). Es handelt sich hierbei ja lediglich um die Art der Aufteilung einer Population auf Teilpopulationen. Auch mit Rücksicht auf die Ergiebigkeit späterer Nutzung durch Samenernten sollten sowohl die gesamte Genressource als auch ihre Teilpopulationen nicht zu klein sein. Ein Blick auf die Dynamik von Metapopulationen (Cabeza *et al.* 2004) wird sich bei der Auswahl bzw. der Konstruktion von Genressourcen als hilfreich erweisen.

Erhaltungsbestände werden in idealer Weise durch Saat, aus pragmatischen Überlegungen heraus durch Pflanzung begründet. Je nach Baumart wird auf der freien Fläche oder – etwa im Falle der Tanne und erst recht der Eibe – in engem Verband unter Schirm gepflanzt. Im Falle akuter Gefährdung auch am Ort der Aufbewahrung und zu erwartender sehr hoher Mortalität empfiehlt sich, die Nachkommenschaften einzelner Bäume getrennt auszupflanzen (Finkeldey 1992b). Fallen die Nachkommenschaften, die keine toleranzliefernden Allele besitzen und daher weniger viabel sind, in größerem Umfang aus, kann auf den betreffenden Teilflächen mit Pflanzgut von Nachkommenschaften höherer Viabilität nachgebessert werden.

Künstliche Erhaltungsbestände werden nicht notwendig in geschlossener Form angelegt. Sie kommen auch zur Komplettierung erhaltenswerter Restvorkommen *in situ* in Frage, wenn deren Größe und Dichte sehr gering sind. So pflanzt man etwa in der Eifel den selten gewordenen Bacherlen junge Bäume bei, die man aus Saatgut der Region angezogen hat (vgl. Kapitel 7.3.2). Auch in kleinen Restvorkommen der Eibe ist die Beipflanzung von Wildlingen als eine Maßnahme *ex situ* angezeigt, um die Erhaltung *in situ* zu unterstützen. Für die Gewinnung dieser Wildlinge gelten *mutatis mutandis* die gleichen Grundsätze der Stichprobenahme wie für die Samenernte: Verteilung über die ganze Fläche und die Vermeidung von Ballungen vermutlich verwandter Individuen. Zur Förderung der Stabilität ist wiederholte schwache Durchforstung vorzusehen.

Bei aller Sorgfalt, die auf die Gestaltung der Genressource mit Blick auf örtliche Anpassung und Genfluss verwendet wird, darf die Wahl des Standorts nicht vergessen werden. Die Standorte sollten geringe Mortalität und hohe Fertilität erwarten lassen, was für die eventuelle spätere Naturverjüngung vorteilhaft ist.

In Schweden, einem Land mit hohem Waldanteil und einer vergleichsweise geringen Anzahl von Baumarten, werden selbst für Massenbaumarten Erhaltungsbestände angelegt bzw. weitere Maßnahmen vergleichbaren Charakters ergriffen (Beispiel 8-2).

Beispiel 8-2. Künstliche Erhaltungsbestände in Schweden. Skråppa (2005) berichtete aus schwedischen Quellen über ein System künstlicher Erhaltungsbestände der Fichte. Dort wurden zu Ende der 80er Jahre des vorigen Jahrhunderts aus 26 natürlichen Fichtenpopulationen in Gebieten zwischen 60 und 67° n.Br. von je >100 Bäumen Saatgut geerntet und mit dem daraus gezogenen Pflanzgut 67 Erhaltungsbestände begründet. Diese haben eine Größe zwischen 1 und 6 ha und sind auf 33 Anbauorte verteilt. Daneben wurden 6 Klonarchive mit ebenfalls autochthoner Fichte angelegt, insgesamt handelt es sich um 586 Klone aus acht Populationen. Für Kiefer wurden 171 Naturverjüngungen mit zusammen 3.520 ha ausgewiesen und in der Gegend von Göteborg ein Klonarchiv aufgebaut. Für Eiche wurden Erhaltungsbestände mit 513 Familien, außerdem ein Klonarchiv angelegt.

Die meisten Ressourcen sind räumlich wiederholt, und zwar in ihrem Ursprungsgebiet. Wie das schwedische Beispiel zeigt, wird zumindest gelegentlich die Erhaltung von Populationen selbst weit verbreiteter Baumarten *ex situ* als notwendig erachtet (www.shop.skogsstyrelsen.se). ♦

Hinsichtlich der minimalen Anzahl von Samen für die Generhaltung *ex situ* befassen sich Brown und Briggs (1991) mit der Stichprobennahme aus einer oder mehreren Populationen; Grundlage ihrer Überlegungen war ein als logarithmisch angenommener Zusammenhang zwischen dem Umfang der Genressourcen und der Anzahl enthaltener Allele. Brown und Hardner (2000) untersuchten Fragen nicht nur des Umfangs, sondern auch der Zusammenstellung von Genressourcen in Form eines ganzen Systems künstlicher Erhaltungsbestände einer Baumart. Das Modell sieht vor, dass die Stichprobennahme in natürlichen Populationen erfolgt. Das Modell bezieht sich auf sehr allgemeine biologische Eigenschaften. Verfahren der praktischen Anwendung müssen wiederum spezifisch für die betreffende Baumart entwickelt werden.

8.4 Klonarchive und Erhaltungssamenplantagen

Gelingt in einer erhaltenswerten Population wegen Ungunst der örtlichen Verhältnisse die natürliche Reproduktion *in situ* infolge zu geringer Dichte oder zu starken Konkurrenzdrucks durch andere Baumarten nicht mehr, vermehrt man die vorhandenen Bäume vegetativ. Dadurch werden die Genotypen von Bäumen transportabel. Vegetative Vermehrung kann wurzelecht aus verschiedenen Pflanzenteilen wie Steckholz, Wurzelteilen oder Wurzelbrut erfolgen. Daneben sind die meisten Holzpflanzen leicht durch Pfropfung zu vermehren. In den letzten Jahrzehnten hat die mikrovegetative Vermehrung durch Regeneration von Gewebe *in vitro* eine rasche Entwicklung genommen.

Im Interesse frühzeitiger Reproduktion geschieht bei den meisten Baumarten die vegetative Vermehrung durch Pfropfung. Man pflanzt die Pfropflinge solcher

Bäume zunächst in ein Klonarchiv. Sind weitere Bäume vorerst nicht zu erwarten, werden die Klone an einem hierfür geeigneten Standort in einer speziellen Anpflanzung in Form einer Erhaltungssamenplantage zusammengefasst. Eine wesentliche Funktion derartiger Genressourcen ist die Herstellung des Paarungskontakts zwischen Individuen, welche vorher untereinander nicht paaren oder überhaupt nicht reproduzieren konnten; dadurch erhält dieser Typ der Samenplantage eine wichtige Funktion im Rahmen der Regeneration forstlicher Genressourcen (s. Kapitel 9.5). Zunächst werden die verstreut wachsenden Bäume durch Pfropfung vegetativ vermehrt – ein Element statischer Erhaltung *ex situ*. Sodann werden die gepfropften Klone in einer bestimmten Anordnung in die Samenplantage verbracht, wo sie nunmehr reproduzieren können. Dabei handelt es sich um einen generativen und damit dynamischen Vorgang. Für geringe Populationsreste ist diese Art der Aufbewahrung also nicht nur adäquat, sondern regelrecht unersetzlich. Erhaltungssamenplantagen sind auch dann aktuell, wenn eine Population in ihrem Habitat der Introgression ausgesetzt wäre und damit die Artreinheit auf dem Spiel stünde. Eine im Jahre 1972 erlassene Allgemeine Verwaltungsvorschrift zum damaligen Gesetz über Forstliches Saat- und Pflanzgut (FSaatVwV, Anonymus 1972) sah deshalb einmal eine Entfernung von 400 m zum nächsten Vorkommen der gleichen (und wohl auch der betreffenden anderen Art) vor.

Der Umfang einer Erhaltungssamenplantage als forstgenetische Ressource richtet sich bei großer Seltenheit der betreffenden Baumart nicht streng nach den rigiden Kriterien der Erhaltung genetischer Variation. Das Ziel ist hier zunächst weder (a) noch (b), sondern zunächst ‚lediglich‘ die Rettung einer aus der betreffenden Gegend fast verschwundenen Population oder Art möglichst unter Wahrung von Ziel (c). Daher sind Erhaltungssamenplantagen – umständehalber – teilweise von geringerem Umfang als diejenigen, mit denen man Züchtungsfortschritte realisiert, indem man Saatgut ausgelesener Klone zur Bestandesbegründung herstellt (vgl. Kapitel 10.4.3). Für Erhaltungssamenplantagen sah die oben erwähnte FSaatVwV (Anonymus 1972) einmal eine Mindestanzahl von 20 Klonen (oder gar nur 15 Einzelbaumnachkommenschaften) vor.

Ist eine gewisse Anzahl von Individuen einmal erreicht, darf die Suche nach weiteren nicht eingestellt werden; denn die effektive Populationsgröße bleibt wohl stets unter dieser Anzahl. Angaben über die Größe solcher Plantagen *in terminis* von Hektaren sind ohnehin nicht sehr treffend. Sind die für die Genressource bestimmten Bäume noch zu jung, als dass sie in absehbarer Zeit reproduzieren könnten, so empfiehlt sich dennoch ihre Aufnahme in ein Klonarchiv.

Einzelheiten der Anlage von Klonsamenplantagen (nur um diesen Typ der Samenplantage handelt es sich hier) werden in Zusammenhang mit der Regeneration forstlicher Genressourcen in Kapitel 9.5 behandelt. In dieser Hinsicht besteht kein Unterschied zwischen Erhaltungssamenplantagen und den in Kapitel 10.4.3 erwähnten Samenplantagen mit Zuchtbaumklonen. Die Zielsetzung, die Auswahl der Komponenten und der Umfang dieses Sortiments unterscheiden sich

freilich grundlegend. Kunstpopulationen dieser Art spielen bei der Erhaltung von Genressourcen *ex situ* und deren Regeneration eine wichtige Rolle, wie in Kapitel 9.5 zu zeigen ist.

Liegt einem Klonarchiv im Aufbaustadium auch kein Versuchsplan zugrunde, lässt sich hier doch die Einheitlichkeit klangleicher Bäume bzw. die Differenzierung der Klone in vielen phänotypischen Merkmalen beobachten. So stellten bereits Larsen (1956) und neuerdings Hertel und Kätzel (1999) Unterschiede im Insekten- und Pilzbefall von Klonen fest. Als Instrument zur Vermehrung durch Samen sind solche Archive kaum geeignet (Burczyk *et al.* 2004); dies werden sie aber nach Transfer der Klone in eine Samenplantage.

8.5 Erhaltung des Genotyps bestimmter Individuen

Die im Kapitel 8.2 behandelte Einlagerung von Samen zielt nicht auf die Erhaltung bestimmter Genotypen ab, denn die Entstehung des Genotyps des einzelnen Samens ist nicht steuerbar; lediglich die genetische Struktur und deren Variation als Eigenschaft der Ressource zählen. Die Erhaltung bestimmter Genotypen ist bei vielen Holzgewächsen durch vegetativ hergestellte Abkömmlinge besonders leicht möglich. Der Genotyp der Ausgangspflanze besteht auch dann unverändert fort, wenn von einem Baum im Gelände Wurzelbrut gewonnen wurde (bestimmte Pappeln; Rosaceen).

Die klassischen Verfahren der vegetativen Vermehrung sind die Pfropfung und die – leider nicht bei allen Baumarten ohne weiteres mögliche – wurzelechte Vermehrung durch die Bewurzelung von Steckhölzern. Daneben sind in der jüngsten Vergangenheit die biotechnologischen Methoden der Aufbewahrung und Vermehrung *in vitro* wesentlich weiterentwickelt worden (Wilhelm 2005). Bei der – auch als Kryokonservierung (Hazubska-Przybył und Bojarczuk 2016) bezeichneten – Einlagerung von Sprosstteilen bei tiefen Temperaturen lassen sich natürlich nicht die Stichprobenumfänge einhalten, wie sie bei Samen üblich sind. Dies ist auch nicht Zweck der Anwendung dieser Verfahren, die eher der Konservierung des Genotyps mäßig großer Anzahlen von Individuen besonderen wirtschaftlichen Werts (Ziel a) dienen. Dies gilt auch für Bäume von besonderem Zierwert. Eine Situation, in welcher unbedingt der Genotyp erhalten werden muss, beschreibt Beispiel 8-3; vgl. auch die späteren Beispiele 12-10 und 12-11.

Beispiel 8-3. Erhaltung des Riegelahorns. Der Riegelahorn ist eine selten vorkommende morphologische Variante des Bergahorns (*Acer pseudoplatanus* L.) mit sehr beehrtem Holz. Die durch Wimmerwuchs hervorgerufene besondere Textur ist an älteren Bäumen auch an der Rinde erkennbar; auch von anderen Baumarten ist diese Wuchsanomalie bekannt. Naujoks *et al.* (2013) beschrieben die Entstehung, die Verwendung und die Vermehrung des Riegelahorns. Über den Ver-

erbungsmodus ist nichts bekannt, so dass vorerst als Weg zur Erhaltung und späteren Nutzung dieser Genressource (vgl. Kapitel 12.5) nur die vegetative Vermehrung bleibt. Nach Gebhardt und Bohnens (2006) bleibt bei der vegetativen Vermehrung die Riegelung des Bergahorns – wie auch die Maserung der Sandbirke (vgl. Beispiel 12-10) – erhalten. Statt durch die schwierige und aufwendige Pfropfung wurden nicht zu alte geriegelte Bäume mit Hilfe mikrovegetativer Verfahren *in vitro* wurzelecht verklont, wobei Sprossspitzen in Kultur genommen werden. Ob die Riegelung auch nach Kultivierung *in vitro* ausgeprägt wird, ist noch nicht sicher erwiesen. Wie bei der Sandbirke ist das Gelingen der Regeneration *in vitro* auch durch den Genotyp beeinflusst. Dies bedeutet weitere Bemühungen um die Optimierung der Vermehrungsmethoden (Naujoks *et al.* 2013), um Verluste an geriegelten Individuen und damit an genetischer Variation in den späteren Anbauten zu vermeiden. ♦

An der hiesigen Abteilung wurden in den 70er Jahren des vorigen Jhdts. aus der Nachkommenschaft einer von Helge Johnsson durchgeführten Kreuzung einer tetraploiden mit einer diploiden Sandbirke zahlreiche triploide Sämlinge ausgelesen. Hier galt das Interesse der hochgradigen Sterilität Triploider; diese können nur vegetativ vermehrt werden. Sie waren eine Zeitlang für die Pflanzung in Heideeregionen nachgefragt, bis ihre mangelnde Natürlichkeit und Ortsfremdheit (auch als Bestandteil einer künstlich aufrechterhaltenen Pflanzengesellschaft!) gem. Naturschutzgesetz nicht mehr erlaubt war. Eine mäßig große Anzahl triploider Klone ist noch erhalten.

8.6 Bedeutung der Erhaltung *ex situ*

Das diesem Kapitel 8 eingangs vorangestellte Zitat mit der Beurteilung seitens eines kritischen Beobachters mag verwundern. Gewiss ist der Wald insofern eine Genbank, als die dort wachsenden Bäume Gene tragen. Deren Erhaltung zum Wohle des Waldes und im Interesse der Menschheit bedarf indessen gewisser spezifischer Vorkehrungen, welche das Anliegen der vorliegenden Schrift sind. Wohl ist die Aufbewahrung forstlicher Genressourcen *ex situ* bei weit verbreiteten und häufig vorkommenden Baumarten eher die Ausnahme denn die Regel. In anderen Fällen erlangen diese Ausnahmen jedoch sehr große Bedeutung. Wo der Wald der Ausdehnung von Siedlungen, der Konversion in landwirtschaftliche Nutzflächen und anderen raumgreifenden Prozessen weichen muss, ist die Erhaltung forstgenetischer Ressourcen *ex situ* gefragt. Überhaupt kann Wald eine Genbank im Sinne des oben erwähnten Zitats nur sein, wenn es ihn noch gibt. Ist der Wald verschwunden – viele artenreiche Wälder der niederen Breiten hat dieses Schicksal bereits ereilt – ist die Erhaltung *ex situ* das Verfahren der Wahl zur Rettung der genetischen Variation der Restvorkommen.

Mit Blick auf die künftige gesetzliche Regelung der Ausbringung von Holzpflanzen in der freien Landschaft gem. §40 BNatSchG sind in absehbarer Zeit Engpässe bei der Vermehrung der Restvorkommen sehr selten gewordener Arten zu erwarten. Beispielsweise ist die Beerntung solcher Vorkommen in Naturschutzgebieten kaum mehr möglich – wohl aber kann Material für Forschungszwecke entnommen werden. Mit diesem Grundgedanken entwarfen Reim *et al.* (2016) eine Strategie der Erhaltung von Wildobstarten, die neben der genetischen Inventur von Restvorkommen auch verschiedene Verfahren der Erhaltung *ex situ* umfasst.

Zunächst schafft die Integration von Aufbewahrung *ex situ* in Erhaltungsvorhaben wesentliche Flexibilität. Man denke nur an die Möglichkeit, Jahre reichlicher Samenproduktion für die Einlagerung von Samen zu nutzen, auch wenn deren Lagerungsdauer begrenzt ist. Darüber hinaus ist die gesicherte Aufbewahrung forstlicher Genressourcen *ex situ* ein unverzichtbares Instrument zur Rettung besonders selten gewordener Arten. So konnte man hierzulande im Laufe der letzten Jahrzehnte durch den Einsatz einer Reihe neuer Techniken die Restvorkommen einiger baumförmiger Rosaceen-Arten vor ihrem endgültigen Verschwinden oder doch vor weiterer starker Verarmung ihres Genvorrats bewahren, die irgendwann ihr Verschwinden besiegelt hätte (vgl. Kapitel 12). Erst Maßnahmen *ex situ* erlaubten die Wiederherstellung des Paarungskontakts vereinzelter verbliebener Exemplare und ließen so wieder Populationen im Sinne der in Kapitel 1.3.1 gegebenen Definition entstehen. Diese Populationen sind künstlich entstanden, sie besitzen aber jetzt das Potential zu Evolution und dienen somit dem Fernziel aller Erhaltungsmaßnahmen, der Befähigung zu evolutionärer Entwicklung. Eriksson *et al.* (1993) betonen, dass – in erster Linie künstlich aufgebaute – Metapopulationen ein effizienteres Mittel der Generhaltung sein können als *in situ* aufbewahrte Populationen.

Schließlich ist die forstliche Generhaltung in den gemäßigten Zonen und besonders in den niederen Breiten mit Aufgaben konfrontiert, die zu wesentlichen Anteilen nur *ex situ* zu bewältigen sind (vgl. Kapitel 13). Es liegt auf der Hand, dass zur Rettung selten gewordener Baumarten nicht nur die älteren, bereits fruktifizierenden Exemplare, sondern Exemplare jeden Alters herangezogen werden müssen. Deren Anzahl wird oft erheblich unterschätzt. So berichtete Kausch-Blecken von Schmeling (1994) über eine Erhebung von Elsbeeren, dass gegenüber einem anfangs erwarteten Umfang einer Population von einigen hundert Bäumen bei intensiver Suche etwa viertausend Exemplare gefunden wurden; diese waren allerdings überwiegend zwischen- und unterständig und hätten ohne Förderung schwerlich in größerer Anzahl überlebt. Nur durch die Suche nach *allen* Individuen seltener Arten gelingt der Aufbau ausreichend großer Erhaltungspopulationen, welche etwas zu evolutionärer Anpassung befähigt sind. Sowohl Erhaltungsbestände als auch Erhaltungssamenplantagen sind von großer Bedeutung für die Nutzung.

Stern (1968) dachte im Kontext der Rettung stark reduzierter Baumpopulationen auch an die Bedeutung geringer Individuenanzahlen in Arboreten nach dem Muster von Lebendsammlungen höherer Tiere in Zoologischen Gärten, doch waren seine Vorschläge für *ad hoc* zu ergreifende Maßnahmen in dringenden Fällen gedacht. Auch Richardson (1970) wies auf den Wert von Arboreten hin; sie bieten Anschauungsmaterial, besitzen Zierwert und erlauben zytologische und verschiedene andere Untersuchungen. Bouvarel (1970) betonte den Charakter von Arboreten als Studienobjekt für die Taxonomie; sie ermöglichen die Gewinnung von Anhaltspunkten für den Anbauwert exotischer Baumarten im Zusammenhang mit der Baumartenwahl. Dieser Autor bemängelte, dass in Arboreten im allgemeinen nur Bäume einer einzigen Population, dazu noch meist unbekanntem Ursprungs, Eingang finden, und dass das Saatgut häufig aus anderen Arboreten stammt (vgl. Kriebel 1966); er hob den Wert von Arboreten für Studien der Kreuzbarkeit hervor. Arboreten dienen der Darstellung der Vielfalt der Baumarten. Eine den Prinzipien der CBD entsprechende Anleitung zum Einsatz Botanischer Gärten zur Erhaltung pflanzlicher Diversität findet sich bei Davis (2008). Als Instrument der Generhaltung sind Arboreten zwar allenfalls am Rande bedeutsam (Skroppa und Fjellstad 2017), doch verdanken wir gerade Arboreten die Wiederausbreitung, wenn nicht sogar Rettung, extrem seltener Baumarten wie des Urweltmammutbaums (*Metasequoia glyptostroboides*, Taxodiaceae) oder des Schnurbaums (*Sophora toromino*, Fabaceae). In Norwegen besteht Zusammenarbeit zwischen Arboreten und Botanischen Gärten zur Erhaltung der dort zahlreichen Arten der Gattung *Sorbus*.

Man hat spektakuläre Aktionen zur Rettung extrem selten gewordener Arten einmal mit dem biblischen Bericht über Noahs Arche in Verbindung gebracht. Nimmt man den biblischen Text wörtlich, so war das im Buch Genesis dargestellte Projekt kaum sehr gut für die Erhaltung genetischer Ressourcen geeignet (Hattemer *et al.* 1982). Das Projekt war auf die zeitlich befristete Unterbringung landlebiger höherer Tiere in einer überdachten dreistöckigen Arche aus Zypressenholz mit ganz bestimmten Abmessungen (Gen 6,14f.) zugeschnitten. Die Rettungsmaßnahme sollte sich nach Gen 6,19 auf Noahs Familie sowie alle Landtiere und Vögel erstrecken, und zwar nach Gen 6,20 (auch nach Gen 7,9 und nochmals Gen 7,15) auf je ein Paar. In Gen 7,2f. wird dieser Auftrag für unreine Tiere sowie Gewürm beibehalten, für Arten ‚reiner‘ Tiere und Vögel aber erweitert auf je sieben Paare. Dabei handelt es sich wohl so gut wie ausschließlich um diözische Arten, und der an Noah ergangene Auftrag lautete demgemäß auf bestimmte Anzahlen von Paaren (und damit auf ein ausgewogenes Geschlechterverhältnis in den Erhaltungspopulationen). Nach Gen 6,21 sollte in die Arche für alle landlebigen Tierarten Futter auf 375 Tage aufgenommen werden; vgl. Gen 7,11 und Gen 8, 13-16.

Nach Gen 7,4 waren 40 Tage und Nächte heftigen Regens angekündigt, worauf das Wasser nach Gen 7,24 für 150 Tage steigen und nach Gen 7,4 alles Leben

außerhalb der Arche ausgelöscht sein sollte. Nach neun Monaten sollten die Berggipfel wieder sichtbar werden (Gen 8,5). Der nach 40 Tagen zur Erkundung der Erde ausgesandte Rabe (Gen 8,7) sowie die nach Gen 8,9 sowie Gen 8,11 ausgesandten Tauben kamen wieder zurück. Nicht zurück kam die nach Gen 8,12 weitere entlassene Taube; über ihr Schicksal wird nicht weiter berichtet. Als Noah die Arche verlassen hatte, brachte er eine nicht näher bezeichnete Anzahl reiner Tiere und reiner Vögel als Brandopfer dar (Gen 8,20), wodurch sich deren Populationen weiter verringert haben dürften; der Verzehr von Fleisch war anfänglich nicht erlaubt (Gen 9,3). Pflanzen – die mindestens indirekte Nahrungsbasis für Tier und Mensch – werden erst in Gen 9,3 in anderem Zusammenhang erwähnt; in der Arche wären ihre Ernährung und Bewässerung auch kaum möglich gewesen. Ein Ausweg hätte sich nur mit der Aufbewahrung von Samen geboten. Ebenso wenig werden natürlich auch die Bedingungen für Anpassung und Wiederausbreitung nach dem Zurückweichen des Wassers vom hoch gelegenen Landeplatz der Arche aus erwähnt.

Nur eine einzige menschliche Großfamilie sollte in die Arche aufgenommen werden, bestehend aus Noah, seiner Frau, seinen drei Söhnen und Schwiegertöchtern. Die drei Söhne Noahs waren bereits mindestens Halbgeschwister; somit wären alle künftigen Mitglieder der geretteten Großfamilie untereinander verwandt. In Gen 10 wird berichtet, dass alle dort genannten Stämme und Völker von den drei geretteten Paaren abstammen sollten.

Ein Paar diözischer Organismen stellt die absolute Mindestvoraussetzung für Nachkommenschaft und damit auch das absolute Minimum des Umfangs einer Genressource dar. Eine genetisch variable Population kann aus der Nachkommenschaft eines einzelnen Paares aber schwerlich entstehen. Man denke auch an die mit der zweiten Generation durch die Paarung zwischen Vollgeschwistern einsetzende hochgradige Inzucht. Die zu Beginn der 20er Jahre des 20. Jhdts. von WRIGHT dargestellten Verhältnisse (vgl. Cavalli-Sforza und Bodmer 1971, *loc. cit.* p. 343ff.) treffen nicht nur auf Tiere, sondern gleichermaßen auf Pflanzen zu. Hier kann wegen der Möglichkeit von Selbstbefruchtung Inzucht unter besonderen Umständen sogar noch rascher zunehmen. Die Herstellung des Zusammenhangs zu genetischen Ressourcen der Waldbäume ist also nicht unangebracht. Das von Darwin (1875) erkannte Problem der Inzucht gab Anlass zu Verfahren ihrer Abschwächung bzw. Verhinderung (vgl. die Vorbemerkungen zu Kapitel 5). Zwischen Zoologischen Gärten tauscht man heute Individuen aus und verwendet bei deren Vermehrung Kreuzungspläne zur größtmöglichen Vermeidung von Inzucht. Bei bestimmten Tierarten gelang es, durch die Auslese von Individuen mit geringen Inzuchtschäden unter ingezüchteten Nachkommen diejenigen Allele aus der Erhaltungspopulation zu entfernen, die in homozygotem Zustand für Inzuchtschäden verantwortlich sind (engl. *purging*). Bei geringen Anzahlen der einmal verbliebenen Individuen sind der Wirksamkeit dieser Verfahren aber nun einmal gewisse Grenzen gesetzt.

Dieser Diskurs stellt keine Kritik an der im biblischen Text aus vielen Gründen vereinfachten Darstellung dar; in der Bibel geht es um wichtigere Dinge. Es wäre also vordergründig und vollkommen unsinnig, den Wortlaut des biblischen Berichts kittelnd zu zerpfücken. Nach wie vor ist Noahs Arche leuchtendes Vorbild für alle Bestrebungen zur Erhaltung von Biodiversität im Allgemeinen und genetischer Ressourcen im Besonderen. Aus dem Unterschied des biblischen Berichts zu heutigen Vorstellungen von Erhaltungsmaßnahmen lässt sich indessen nur lernen.

9. Regeneration forstlicher Genressourcen

9.1 Übersicht

Angesichts begrenzter Lebensdauer auch von Bäumen müssen Genressourcen in gewissen Zeitabständen regeneriert werden. Auch die Nutzung genetischer Ressourcen hat deren Regeneration zur Voraussetzung. Zu einem geringeren Teil erfolgt die Regeneration forstlicher Genressourcen vegetativ wie im Falle der Erhaltung leistungstarker Klone. Durch die nicht-rekombinative Art der Vermehrung wird nicht nur die Erhaltung von Genen, sondern die von Genotypen gewährleistet; sie ist jedoch auf Einzelfälle beschränkt. Ganz überwiegend verläuft die Regeneration forstgenetischer Ressourcen generativ und damit rekombinativ.

Tab. 9-1. Typen forstlicher Genressourcen und die Arten und Weisen ihrer Regeneration.

Genressource	Art der Regeneration
Populationen <i>in situ</i>	Naturverjüngung
Künstlicher Erhaltungsbestand	Naturverjüngung oder Samenernte
Samenbank	Pflanzenanzucht
Klonarchiv	Erhaltungssamenplantage → Samen
Einzelbaum	vegetative Vermehrung

In Tab. 9-1 sind den Typen forstgenetischer Ressourcen die Methoden ihrer Regeneration gegenübergestellt. Die Entstehung von Samen ist ein dynamischer Prozess; deren Ernte kann je nach Ernteverfahren wiederum verstärkt dynamische Züge annehmen. Die Anzucht von Pflanzen aus eingelagerten Samen ist grundsätzlich statisch, hat aber auch je nach dem Ausmaß früher Viabilitätsselektion etwas dynamischen Charakter. Naturverjüngung schließt außer dem Reproduktionsprozess auch die Etablierung der Folgegeneration ein; daher ist hier die natürliche genetische Dynamik stark ausgeprägt. Ist das Gelingen der vegetativen Vermehrung vom Genotyp unabhängig, so dass alle Genotypen auf diese Art und Weise vermehrt werden können, liegt hier ein rein statisches Verfahren vor. Ein Klonarchiv und die daraus entwickelte Erhaltungssamenplantage umfassen vegetative Abkömmlinge und damit genetische Kopien der Ausgangsbäume; deren anschließende Regeneration durch Samen ist wiederum ein dynamischer Prozess.

9.2 Populationen *in situ*

Wie die Produktionsbestände sind auch Genressourcen menschlichem Einfluss ausgesetzt. Bei der Naturverjüngung wird zwar auf Saat bzw. Pflanzung verzichtet, doch ist diese Art der Verjüngung – strenggenommen – keinesfalls rein natürlich (vgl. Kapitel 11.2). Auch in Erhaltungsbeständen – in Mitteleuropa in der Regel Reinbestände – greift der Mensch in die natürlichen Prozesse ein. Die Beteiligung *vieler* Bäume an der Reproduktion wirkt sich auf die effektive Populationsgröße günstig aus. Hohe Dichte der Naturverjüngung lässt Selektionsvorgängen im Zuge der Bestandesauscheidung breiten Raum. Beide Faktoren sind der Erhaltung genetischer Variation förderlich.

Die durch die Naturverjüngung in Gang gesetzte genetische Dynamik ist grundsätzlich erwünscht. Jedoch sind Prozesse wie die Abnahme der Heterozygotie oder die nicht vollständige Weitergabe der genetischen Information ebenso unvorteilhaft wie etwa der Eintrag solcher Gene, welche die Identität der Ressource in Frage stellen (etwa Externpollen von Zierformen der Eibe) oder das Paarungssystem der Folgegeneration verändern würden (rezessive S-Allele der Süßkirsche). Einige wesentliche Anforderungen an die Naturverjüngung wurden bereits in Kapitel 7.4.2 erwähnt; über genetische Implikationen der Naturverjüngung von Produktionsbeständen wird in Kapitel 11.2 berichtet.

Bei der Naturverjüngung einer *in situ* aufbewahrten Genressource ist die Nachkommengeneration zunächst wieder sehr groß – viel größer als etwa bei der künstlichen Begründung eines flächengleichen Erhaltungsbestandes *ex situ* (vgl. Kapitel 8.3). Entscheidend dabei ist die effektive Anzahl der Elternbäume. Die waldbauliche Behandlung muss diese auch bei stufigem Bestandaufbau so groß wie möglich halten.

9.3 Künstliche Erhaltungsbestände

Da die mögliche Lagerdauer von Baumsamen lange vor Ablauf eines Baumlebens erreicht ist, müssen früher oder später künstliche Erhaltungsbestände begründet werden. Diese Bestände müssen ihrerseits eines Tages künstlich oder aber naturverjüngt werden. Bereits bei der Begründung solcher Bestände ist ihre Isolation zu bedenken, bei Anlage als Metapopulation sowohl ihre äußere und innere Isolation. Als Pflanzbestände weisen Erhaltungsbestände im Allgemeinen keine räumlichen genetischen Strukturen auf; denn als deren einzige Entstehungsursache käme örtlich stark unterschiedliche Viabilitätsselektion während einer einzigen Generation in Frage. Infolgedessen entfallen räumliche genetische Strukturen und damit ein nicht unerheblicher Teil der Ernteproblematik. Elemente des Ernteverfahrens werden in Kapitel 11.3 behandelt. Auch Erhaltungsbestände sind zur Gewinnung von Vermehrungsgut nach FoVG zulassungspflichtig, müssen also bestimmte phänotypische Voraussetzungen erfüllen.

9.4 Regeneration aus Samen

Die Samen verschiedener Baumarten keimen unterschiedlich schnell. Bekannt ist die äußerst langsame Keimung der Eibensamen. Hinzu kommt, dass der Vorgang der Keimung bei einzelnen Populationen dieser Baumart unterschiedlich rasch vonstatten geht. Selbst wenn sich während der Lagerung an einer genetischen Ressource nichts ändert, können solche Veränderungen doch bei der Regeneration zutage treten, wie das folgende Beispiel 9-1 zeigt.

Beispiel 9-1. Keimung von Eibensaatgut. Durch eine geeignete Stratifizierung gelang es Melzack und Watts (1982), die normalerweise nach 18 Monaten einsetzende Samenkeimung um gut acht Monate früher beginnen zu lassen. Abb. 9-1 zeigt den Keimverlauf von sechs Samenproben aus verschiedenen Teilen Englands zwischen dem 10. und dem 15. Monat nach der Aussaat. Ganz offensichtlich ist der Vorgang zu diesem Zeitpunkt noch nicht abgeschlossen, denn alle kumulativen Verlaufskurven steigen noch an.

Nicht zu übersehen ist jedoch die deutliche Differenzierung der Populationen in dieser physiologisch bedeutsamen Eigenschaft: Während von einer anfangs langsam keimenden Population nach fünf Monaten etwa ein Drittel der Samen gekeimt hatte, waren es bei einer anfangs rascher beginnenden Population erst etwa 10 %. Bricht man also die Regeneration vorzeitig ab, fällt nicht nur die Pflanzenausbeute geringer aus; man muss auch davon ausgehen, dass nicht nur zwischen, sondern auch innerhalb der Populationen selektiert wird. Auch Suszka (1985) berichtete von erfolgreicher Stratifizierung, welche die Keimhemmung von Eibensamen lange vor dem Ablauf von 18 Monaten beseitigt. Genetisch bedingte Variation des Keimverhaltens klammerte dieser Autor jedoch aus. ♦

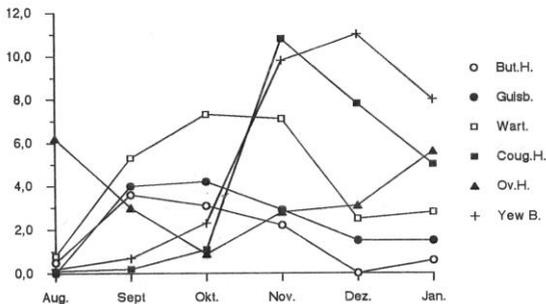
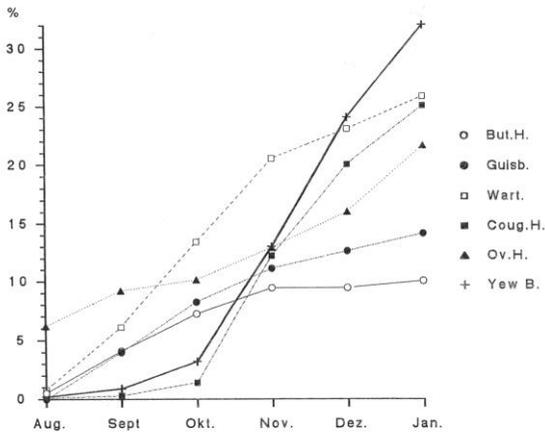


Abb. 9-1. Keimverlauf des Saatgutes von sechs Eibenpopulationen aus weit auseinanderliegenden Gegenden Englands. Die oben dargestellten ursprünglichen Daten wurden für die Darstellung unten in kumulative umgerechnet.



(nach Melzack und Watts 1982).

Im Beispiel 9-2 sind Ergebnisse von Lagerungs- und Keimversuchen an verschiedenen Baumarten zusammengestellt. Bei der Beurteilung der Ergebnisse ist nicht nur der Rückgang der Keimfähigkeit bedeutsam, sondern auch die in dessen Gefolge auftretenden selektionsbedingten sowie driftbedingten genetischen Strukturänderungen.

Beispiel 9-2. Genetische Prozesse bei Lagerung und Keimung der Samen verschiedener Baumarten. Wie die Diskussion von Berichten über die Lagerung von Samen durch Klumpp (2005) zeigt, sind die optimalen Bedingungen von Feuchtigkeitsgehalt und Lagertemperatur sowie die damit erzielten Ergebnisse für einzelne Baumarten recht verschieden.

Samen der *Weißtanne* wurden von Konnert¹⁷ (1996) mit Feuchtigkeitsgehalten zwischen 6 % und 15 % bei Temperaturen zwischen -6°C und -20°C nach einer Lagerungsdauer von zwei bis zwölf Jahren untersucht. Die Ergebnisse reichen von vollständiger Erhaltung der Keimfähigkeit noch nach fünf Jahren bis zu deren Rückgang auf 44 % nach 2 ½ Jahren oder gar auf 30 % nach zwölf Jahren. Saatgut dieser Baumart verliert also schon nach wenigen Jahren viel von seiner Keimfähigkeit, so dass (wie bei der in Kapitel 8.2 bereits erwähnten Aspe) Anlass zum Monitoring der genetischen Struktur besteht. Für Anwendungen zur Erhaltung von Genressourcen war die Keimkraft indessen nach acht Jahren Lagerung so gut wie erloschen; damit standen kaum mehr genügend Keimlinge für die Inventur zur Verfügung. Saatgut eines bestimmten Erntejahres wies an acht Enzymgenloci einen genetischen Abstand zu den Keimlingen in Höhe von >10 % (allelisch) bzw. >20 % (genotypisch) auf. Keimlinge aus Saatgut anderer Erntejahre wiesen jedoch nach einigen Jahren Lagerung nur geringere Abstände von 6 % bzw. 3 % zum Saatgut auf. Ein einheitlicher Trend der relativen Zu- oder Abnahme bestimmter Genotypen oder Allele war nicht zu erkennen. Die Keimlinge enthielten durchweg weniger Genotypen als das Saatgut, was vermutlich als Drifteffekt zu interpretieren ist. Von einer starken Verminderung der Anpassungsfähigkeit durch Viabilitätsauslese während der Lagerung kann nicht unbedingt gesprochen werden.

Saatgut der *Fichte* kann nach Konnert¹⁸ (1996) problemlos für mehrere Jahrzehnte ohne Schwund der Keimfähigkeit aufbewahrt werden. Nach bis zu 17 Jahren Lagerung bei $+4^{\circ}\text{C}$ oder -20°C war die Keimfähigkeit von Saatgut aus verschiedenen Teilen Süddeutschlands von anfangs $\geq 90\%$ auf etwa 85 % zurückgegangen. Selektive Vorgänge waren entsprechend den geringen Keimkraftverlusten nicht nachweisbar. Ein interessantes Nebenergebnis dieser Inventuren waren große Unterschiede in der genetischen Diversität des Saatgutes ein und desselben Erntebestands aus verschiedenen Erntejahren (Beispiel 11-7).

Eicheln lassen sich nach Klumpp (2005) kaum trocknen; ihr Wassergehalt sollte über 40 %, die Lagertemperatur nicht unter -4°C betragen. Bei der Stieleiche sinkt nach 18monatiger Lagerung die Sämlingsausbeute auf etwa 52 je kg ab, bei der Traubeneiche gar auf 7 je kg.

Beim *Bergahorn*, für welchen nach Angaben von Klumpp (2005) bei Wassergehalten von 15-45 % und Temperaturen zwischen -6°C und 0°C bis zu vierjährige Lagerung möglich ist, stellte Konnert¹⁷ (1999) nach dreijähriger Lagerung unter verschiedenen Behandlungsvarianten zunächst einen empfindlichen Rückgang der Keimfähigkeit fest. Wie in Tab. 9-2 ferner erwähnt, war die Lagerfähigkeit bei etwas abgesenktem Wassergehalt und bei einer weniger tiefen Temperatur etwas besser. Im Durchschnitt der acht inventierten Enzymgenloci waren bei anfangs vermutlich zu hohem Wassergehalt sowohl v als auch H_o etwas ungünstig verän-

¹⁸ Vff. danken Frau Dr. MONIKA KONNERT, Bayer. Amt für forstliche Saat- und Pflanzenzucht in Teisendorf, für die freundliche Überlassung unveröffentlichter Ergebnisse ihrer Lagerungsversuche mit Saatgut von Weißtanne, Fichte und Bergahorn (Konnert 1996, 1999).

dert. Die relativen Anteile der Homozygoten hatten bei tieferer Lagertemperatur schwach zugenommen. In jedem Falle war das Überleben durch den Genotyp mitbestimmt und die Größenordnung der Änderungen hing offensichtlich von dem durch Keimverluste entstandenen Spielraum der Auslese ab. ♦

Tab. 9-2. Keimfähigkeit (in %) von Saatgut des Bergahorns nach Lagerung bei unterschiedlichem anfänglichen Feuchtigkeitsgehalt und unter verschiedenen Temperaturen. Diversität ν und Heterozygotiegrad H_o beziehen sich auf den Zustand nach dreijähriger Lagerung. Im frischen Saatgut hatten die Diversität $\nu = 1,70$ und der Heterozygotiegrad $H_o = 0,44$ betragen (Konnert 1999).

Wasser- gehalt %	Tempe- ratur °C	1 Jahr	2 Jahre	3 Jahre	ν	H_o
23	- 7	81	69	65	1,76	0,46
	-10	87	75	69	1,78	0,52
30	- 7	84	84	53	1,45	0,23
	-10	87	76	56	1,58	0,32

Keimkraftverluste schmälern nicht nur den Umfang der eingelagerten Genressource, sondern könnten durch Viabilitätsselektion mit Anpassung an Bedingungen verbunden sein, die in der Natur kaum vorkommen. Der Schluss auf Viabilitätsauslese basiert auf dem Vergleich der genetischen Struktur der Keimlinge mit der im Saatgut bei Einlagerung (Abb. 9-2).

Genetische Effekte der Bedingungen während der Lagerung sind von denen bei der Keimung kaum zu trennen. Da nicht alle mit dem Tetrazoliumtest als lebend beurteilten Samen auch keimen würden, ist die periodische Untersuchung von Samenstichproben mit diesem Test unzuverlässig und kann die Inventur von Keimlingen nicht ersetzen. Genetische Strukturänderungen zwischen dem Stadium der Samen und dem der Keimlinge sind – bei adäquater Stichprobennahme – ausschließlich durch Selektion zu erklären. Sinkt die Keimfähigkeit stark ab, so dass keine hinreichend große Zahl von Keimlingen inventiert werden kann, kommen natürlich Zufallseffekte ins Spiel. Über umfangreiche Versuche dieser Art an der Buche wird in Beispiel 9-3 berichtet. Man vergleiche auch das Beispiel 2-12.

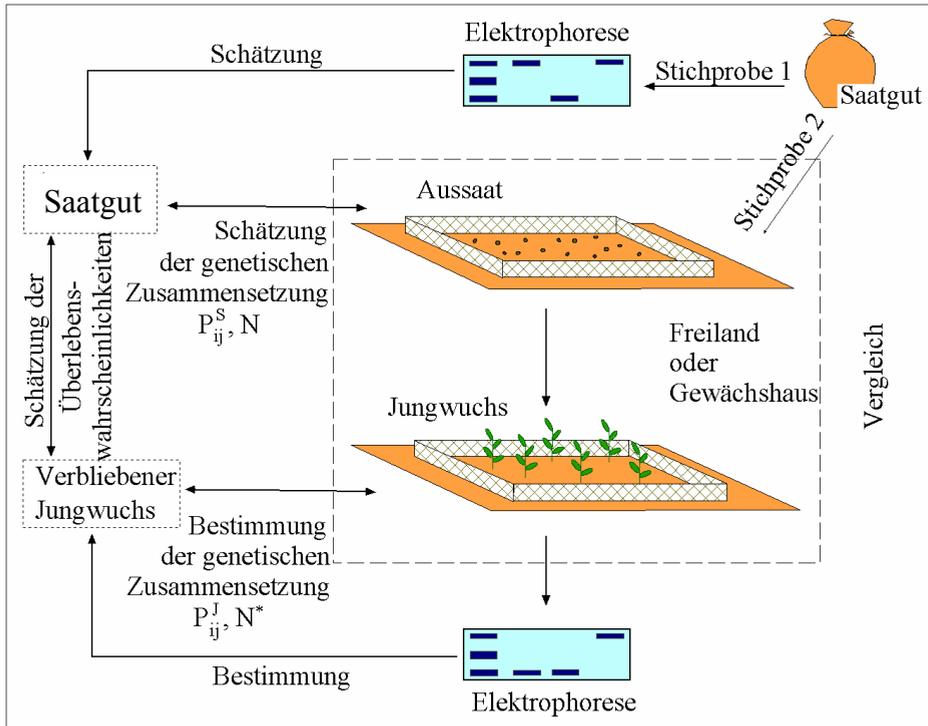


Abb. 9-2. Versuchsplan zur Einschätzung des Effekts während nicht vollständiger Keimung eingetretener genetischer Strukturänderungen und der Viabilität einzelner Genotypen (nach Kim 1985, verändert).

Beispiel 9-3. Selektion während der Lagerung und Keimung von Bucheckern. Bei der Buche traten im Zuge der Keimung auch ohne vorherige Langzeitlagerung genetische Strukturänderungen ein, wie am Beispiel eines Enzymgenlocus intensiv untersucht wurde. Bucheckern aus Populationen verschiedener geographischer Herkunft wurden im Frühjahr an mehreren Anbauorten in Buchenaltbeständen ausgesät und wieder mit Laubstreu abgedeckt. Die Anbauorte waren nach Versauerung des Oberbodens ausgewählt worden. Als Kontrolle diente die Aussaat in Einheitserde im Gewächshaus (nach Müller-Starck *et al.* 2005).

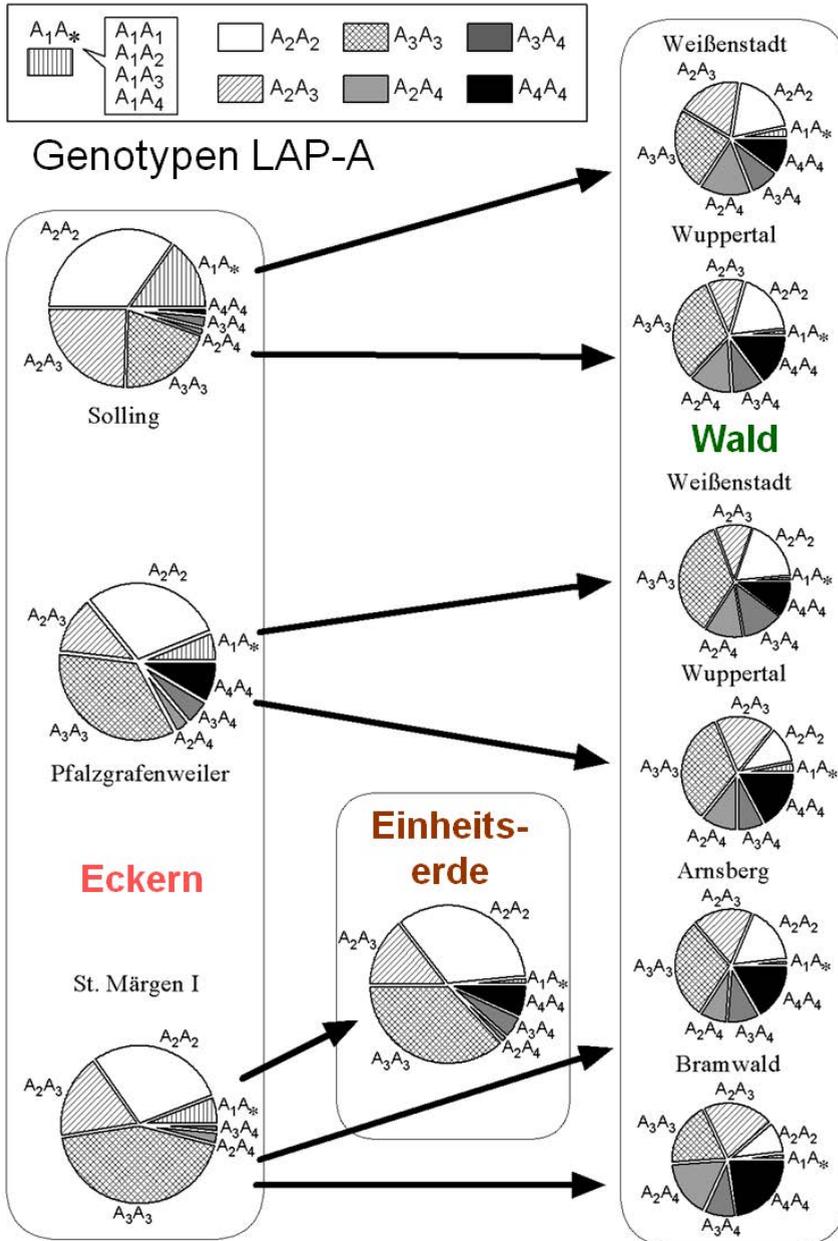


Abb. 9-3. Häufigkeiten von Genotypen am Genlocus LAP-A im Saatgut verschiedener Buchenpopulationen und in Sämlingen, die daraus im Gewächshaus in Einheitserde (Kontrolle) bzw. an mehreren Versuchsorten nach Aussaat im Wald entstanden (verändert nach Müller-Starck et al. 2005). NB Der Genlocus hat vier Allele; die das Allel A_1 enthaltenden heterozygoten Genotypen sind als A_1A_* zusammengefasst.

Abb. 9-3 zeigt in Kreisdiagrammen die Häufigkeiten der Genotypen am Enzymgenlocus LAP-A im Stadium der Eckern sowie im Stadium der im Gewächshaus bzw. im Wald entstandenen zweijährigen Sämlinge. Unter den vielen Veränderungen fällt besonders die starke relative Zunahme des Allels A_4 auf. Diese Zunahme ist im Gewächshaus – hier war die Mortalität viel geringer – weniger ausgeprägt als im Walde. Die Häufigkeit des Genotyps A_4A_4 war etwa in den Eckern der Population St. Märgen I so gering, dass sie sich in Abb. 9-3 gar nicht darstellen ließ, stieg aber in den Sämlingen (zu Ungunsten des Homozygoten A_2A_2 und anderer) auf einen relativen Anteil von fast einem Viertel an. Überraschend ist die Gleichsinnigkeit der genetischen Strukturänderungen an den verschiedenen Versuchsorten im Wald. Sie lässt auf die adaptive Relevanz dieses Genlocus in diesem Altersstadium schließen. Das Produkt dieses Genlocus macht Aminosäuren verfügbar; offenbar besitzt das vom Allel A_4 kodierte Enzym (Leucinaminopeptidase) in dieser frühen ontogenetischen Phase besondere katalytische Effizienz und ist an der genetischen Kontrolle der Stresstoleranz (vielleicht gegen Bodenazidität) beteiligt. Da es in vielen inventierten Altbeständen sowie in den hier untersuchten Bucheckern relativ selten war, ist zu vermuten, dass es in späteren Phasen des Baumlebens auf dem Wege der Selektion auch wieder stark abnimmt. Starke Viabilitätsselektion zwischen dem Stadium der Samen und dem der zweijährigen Sämlinge der Buche hatte bei geringer Sämmlingsausbeute bereits Kim (1985) an diesem Genlocus festgestellt. Von genetischen Strukturänderungen an den Genloci LAP-A und PGM-A haben Starke *et al.* (1996) berichtet; s. a. Finkeldey und Ziehe (2004). ♦

Wiederum am Beispiel der Buche berichteten Wolf und Braun (1996) von einer deutlichen Abnahme des Keimprozents und einem mit der Lagerdauer steigenden Anteil zwieselwüchsiger Pflanzen.

Im folgenden Beispiel 9-4 wurden nicht Stichproben aus Populationen vor und nach der Keimung inventiert. Vielmehr wurden genotypische Verteilungen in Kreuzungsnachkommenschaften untersucht, für die es nach den MENDELSchen Vererbungsgesetzen *a priori* bestimmte Häufigkeitserwartungen gibt. Als Referenz für den Zustand genetischer Strukturen der Sämlinge dienten also die aus den Genotypen der Kreuzungseltern abgeleiteten Spaltungserwartungen.

Beispiel 9-4. Selektion während der Keimung und Pflanzenanzucht bei der Schwarzerle. Samen aus verschiedenen Kreuzungsfamilien der Schwarzerle ließ Linares Bensimón (1984) auf Filterpapier keimen und pikierete die Keimlinge danach in Einheitserde. Die Keimlingsausbeute war je nach Kreuzungsfamilie sehr unterschiedlich; sie variierte zwischen 1 % und >70 %. Unter den Sämlingen trat weitere Mortalität nicht ein; erst als die Pflanzen später im Gewächshaus auf zweierlei Böden (A Ackerboden mit pH 6,2 und B Waldboden mit pH 3,1) angezogen wurden, stellte sich teilweise erhebliche Mortalität ein.

Tab. 9-3. Summarische Ergebnisse statistischer Tests genetischer Hypothesen über die beiden Genloci AAT-B und AP-C an pikierten Sämlingen in Kreuzungsfamilien der Erle; (A) bedeutet Ackerboden, (B) Waldboden (nach Linares Bensimón 1984).

Hypothese	Anzahl Signifikanz-Tests	Anzahl der Verwerfungen	Anteil der Verwerfungen
<i>Mendel-Verteilungen:</i>			
1 Genlocus	47	3	0,06
2 Genloci	49	2	0,04
<i>Allelhäuf. Eltern u. Nachk.:</i>			
1 Genlocus	47	2	0,04
<i>Homogenität von (A) und (B) genotypisch:</i>			
1 Genlocus	21	4	0,19
2 Genloci	41	9	0,22
<i>allelisch:</i>			
1 Genlocus	21	1	0,05

In Tab. 9-3 sind die Ergebnisse zahlreicher statistischer Tests ($\alpha = 0,05$) summarisch wiedergegeben. Unter den Keimlingen auf Filterpapier, also in einem zygotennahen Stadium, wurden die MENDEL-Erwartungen noch ziemlich genau bestätigt; der Anteil der Verwerfungen der Nullhypothese an allen angestellten statistischen Tests auf Abweichungen von den MENDEL-Erwartungen lag bei 5 %. Auch die Allelhäufigkeiten unter den Nachkommen entsprachen der Erwartung. Die allelischen Verteilungen blieben von Selektion also unberührt.

Unter den überlebenden pikierten Pflanzen nach Kultur auf zweierlei Substraten jedoch Unterschiede der genotypischen Verteilungen auf, die in mehr als nur 5 % der Tests Anlass zur Verwerfung der Nullhypothese gaben; die eingetretenen Änderungen waren allerdings ungerichtet und ließen eine einheitliche selektive Wirkung nicht erkennen. Von den MENDEL-Erwartungen unterschieden sich die empirischen Verteilungen der Genotypen nicht; auch blieben die Allelhäufigkeiten der Eltern in den Sämlingen erhalten (Beibehaltung der Nullhypothese). Nur die genotypischen Abstände zwischen den in (A) bzw. (B) angezogenen Pflanzen waren mit Werten von $0,12 \leq d_0 \leq 0,38$ erheblich. Es ist fraglich, ob die selektionsbedingten Veränderungen durch die unterschiedliche Azidität oder andere Eigenschaften der Substrate verursacht wurden. Je nach den Bedingungen der Anzucht können aus Saatgut also Keimlinge geringfügig veränderter bzw. unterschiedlicher genetischer Struktur entstehen. ♦

In den beiden Beispielen 9-3 von Buche bzw. 9-4 von Schwarzerle erfolgte die Keimung bzw. Pflanzenanzucht teilweise in relativ saurem Substrat; pH-Werte in dem angegebenen Bereich sind in Waldböden allerdings keine Seltenheit. Selektion tritt sicher auch unter natürlichen Bedingungen ein, jedoch erfolgt bei der künstlichen Anzucht von Pflanzen aus den geernteten Samen Anpassung allenfalls an eine in der Natur nicht realisierte Umwelt.

9.5 Erhaltungssamenplantagen

Ist die vegetative Vermehrung der zunächst in einem Klonarchiv (vgl. Kapitel 8.4) gesammelten Bäume abgeschlossen, pflanzt man die Klone nach einem bestimmten Plan als Samenplantage aus; dadurch stehen sie jetzt untereinander in Paarungskontakt. Als Instrument der Vermehrung von Waldbäumen ist eine Samenplantage eine Anpflanzung von Bäumen zum Zweck der Erzeugung von Saatgut. Sind die Bäume wie in diesem Falle vegetative Abkömmlinge, hat man eine Klonsamenplantage vor sich; sind sie Sämlinge, spricht man von einer Sämlingssamenplantage. Beide Typen von Samenplantagen spielen auch bei der Vermehrung von Züchtungsergebnissen (Kapitel 10.4) eine wichtige Rolle und werden daher auch in jenem Zusammenhang kurz behandelt.

Samenplantagen werden an einem für die Samenbildung günstigen und gegen Einflug effektiven Externpollens möglichst weitgehend isolierten Standort angelegt (Faulkner 1975). Von Skråppa *et al.* (2007) mitgeteilte Befunde über epigenetische Prozesse während der Samenbildung (vgl. Kapitel 1.2) lassen indessen erwarten, dass die Wahl zu günstiger Standorte mit besonders förderlichem Temperaturklima abträgliche Folgen für die Qualität des Saatgutes haben kann.

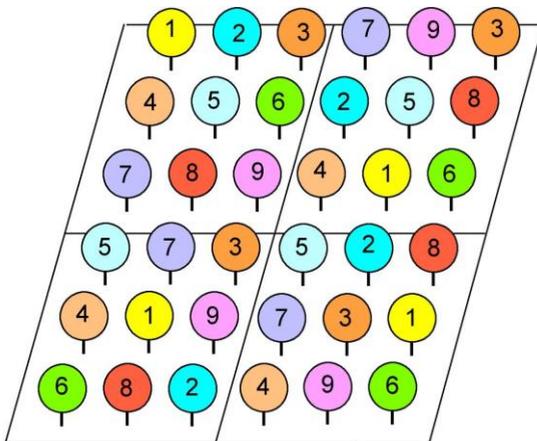


Abb. 9-4. Pflanzplan einer Samenplantage mit neun Klonen in vierfacher Wiederholung (aus Hattemer *et al.* 1993, *loc. cit.* Kap. 10.3).

Abb. 9-4 zeigt das Beispiel eines Pflanzplans. Bei dieser Erhaltungssamenplantage handelt es sich also um den Typ der Klonsamenplantage. Im Interesse möglichst großen effektiven Populationsumfangs werden von jedem Klon gleich viele Pflöpflinge gepflanzt. Ein weiter Pflanzverband (5 bis 10 m) fördert die gleichmäßige Entwicklung der Kronen und damit der Blüte; gelegentlicher Beschnitt der Kronen erleichtert die Samenernte.

Die Pflanzung mehrerer Pflöpflinge je Klon erhöht den Saatgutertrag insgesamt und hat zunächst den gleichen Effekt wie die Vergrößerung der Krone der Bäume. Die Existenz mehrerer Pflöpflinge je Klon erlaubt zudem die Realisierung vieler verschiedener unmittelbarer Nachbarschaften und verbessert angesichts begrenzter Transportweiten effektiven Pollens die Möglichkeiten für Fremdbefruchtung. In den Wiederholungen sind die Pflöpflinge (in Abb. 9-4 sind es vier) zufallsmäßig angeordnet. Es wird angestrebt, dass in den einzelnen Wiederholungen die Pflöpflinge eines Klons mit solchen mehrerer anderer Klone benachbart sind. Unmittelbare Nachbarschaften klongleicher Pflöpflinge an den Rändern der Wiederholungen werden nachträglich korrigiert.

Wie bereits in Beispiel 9-5 erläutert, entspricht das Reproduktionssystem auch in Samenplantagen kaum dem panmiktischen, d.h. die genetischen Strukturen der Samen dürften sich von der in der Gesamtheit der Elternklone unterscheiden. Jedoch bietet die Erhaltungssamenplantage die Möglichkeit, dass Bäume ihre genetische Information überhaupt weitergeben können, wenn die Reproduktion *in situ* nur schwer möglich ist bzw. örtlich die Gefahr der Hybridisierung besteht.

Als Instrument der Genkonservierung umfassen Erhaltungssamenplantagen natürlich erheblich mehr als nur neun Klone. Früher (vgl. Kapitel 8.4) war die Anzahl der Klone in Erhaltungssamenplantagen meist geringer als in den (später zu behandelnden) Samenplantagen zur Umsetzung von Züchtungsfortschritten: Verlustrisiken genetischer Varianten sind dann irrelevant, wenn Reste vormals größerer Populationen vollständig erhalten werden, die trotz ihrer vielleicht eingeschränkten Variation als Genressource dienen müssen. In solchen Fällen ist allerdings angezeigt, alle noch greifbaren Bäume vegetativ zu vermehren und nicht nur die im reproduktiven Alter.

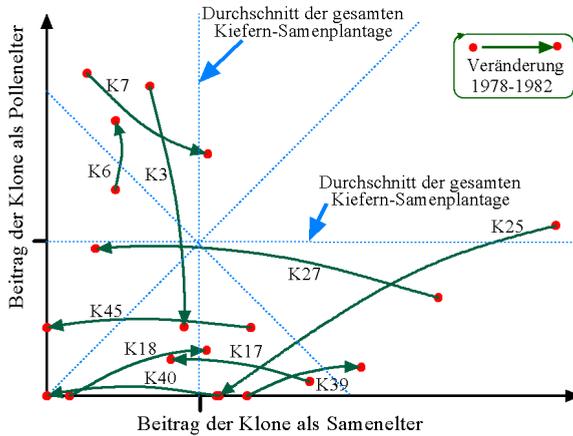
Der Abb. 9-4 ist leicht zu entnehmen, dass bei geringen Anzahlen von Klonen Pflöpflinge ein und desselben Klons nicht allzu weit voneinander entfernt stehen. Die gegenseitige Befruchtung dieser ‚Klongeschwister‘ wird als klonale Selbstbefruchtung bezeichnet (Müller-Starck *et al.* 1983); sie ist der Selbstbefruchtung innerhalb einer Baumkrone genetisch äquivalent. Die nachträgliche Korrektur zufallsmäßig entstandener Nachbarschaften von Klongeschwistern hilft, klonale Selbstbefruchtung zu reduzieren. Ist die betreffende Baumart indessen weitgehend selbststeril, so tritt bei wenig effizienter Pollenverbreitung wohl klonale Selbstbestäubung ein, die aber nicht zu Inzucht führen kann. Besteht dagegen auch nur teilweise Selbstfertilität, so führt ein Überhang der Selbstbestäubung wohl auch zu überhöhtem Anteil von Selbstbefruchtung und damit zu Homozygotenüberschuss

in der Nachkommenschaft. Die meisten Waldbäume sind allerdings weitgehend selbststeril; bei ihnen bleibt nach Selbstbestäubung Zygotenbildung weitgehend aus (genetische Inkompatibilität wie bei den Betulaceen oder Rosaceen) oder aber die Embryonen sterben früh ab (wie bei den Koniferen, aber auch den Fagaceen). In einer Klonsamenplantage lassen sich mehr Genotypen unterbringen, wenn in die Krone von Pflöpfingen Reiser mehrerer verschiedener Bäume gepfropft werden (vgl. Kapitel 10.4.3).

Unter genetischem Aspekt tritt an die Stelle der Anzahl der Bäume in einem Erhaltungsbestand hier ganz einfach die Anzahl der Klone; die Anzahl der Bäume (Pflöpfinge), durch welche die Klone repräsentiert sind, spielt für die Bemessung der Populationsgröße keine Rolle. Im folgenden Beispiel 9-5 waren die Anzahlen der Klone vergleichsweise gering, was die zur Analyse des Reproduktionssystems erforderliche Abstammungsrekonstruktion von Samen ganz wesentlich erleichtert, wenn nicht überhaupt erst ermöglicht, hat. Dabei ist die Rekonstruktion der Abstammung von Koniferensamen wegen der Möglichkeit des Vergleichs von Embryo und Makrogametophyt im Koniferensamen sehr effizient (Müller[Starck] 1976, vgl. Kapitel 2.1). Die beiden untersuchten Samenplantagen dienen der Erzeugung von Saatgut zur Begründung von Produktionsbeständen (vgl. Kap. 10.4.3); das Prinzip der Anlage ist aber das gleiche wie für Erhaltungssamenplantagen.

Beispiel 9-5. Reproduktionssystem in Klonsamenplantagen der Kiefer. Wie Müller-Starck und Ziehe (1984) bzw. Müller-Starck (1985) an Enzymgenloci im Saatgut aus Klonsamenplantagen der Kiefer feststellten, variierten dort die Beiträge einiger Klone bis zu dem mehr als Dreifachen des bei Zufallspaarung erwarteten Wertes. Die Samenplantagen wurden 1958 von der damaligen Bayerischen Landesanstalt für forstliche Saat- und Pflanzenzucht mit einem weitgehend übereinstimmenden Sortiment von Klonen an zwei etwa 5 km voneinander entfernten Standorten (Winkelhof/Schafknock als Ebrach I und Herrgottschlag als Ebrach II) angelegt. Müller-Starck (1985) analysierte Abstammungsverhältnisse an Stichproben aus dem Saatgut beider Samenplantagen, wobei mit der Untersuchung von Makrogametophyt und korrespondierendem Embryo zusätzlich zwischen den Beiträgen von 10 Klonen als Samen- und Pollenelter unterschieden werden konnte. Die umgebenden Bestände waren überwiegend Buchen, so dass ausreichende Isolation von weiteren Kiefernvorkommen anzunehmen war. Die ursprüngliche Anzahl der Klone je Plantage betrug 45 für Ebrach I und 42 für Ebrach II, wobei die in vollständigen Blocks angelegten Plantagen 800 (Ebrach I) und 616 (Ebrach II) Pflöpfinge umfassten. Durch Schneebruch und Durchforstungen bedingt sanken diese Anzahlen jedoch deutlich (562 für Ebrach I und 274 für II), was auch zu unterschiedlicher Repräsentanz der Klone führte. Die untersuchten Samen stammten als Zufallsstichproben aus routinemäßigen, so gut wie vollständigen, Beerntungen in den Jahren 1979 und 1983, beziehen sich also auf die Blühperioden 1978 und 1982. Die Stichprobenumfänge betragen 500 Samen je Plantage.

Kiefern-Samenplantage Ebrach I



Kiefern-Samenplantage Ebrach II

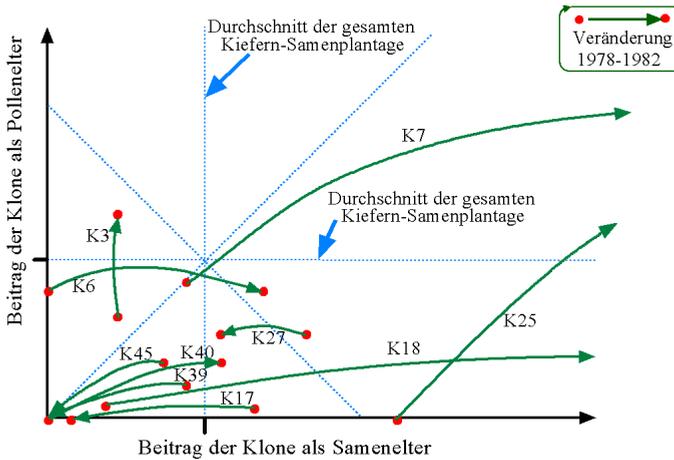


Abb. 9-5. Relative Beiträge von Klonen zweier Kiefern-samenplantagen zum Saatgut. Oben: Ebrach I. Unten: Ebrach II. Ist, wie für Ebrach II im Jahre 1982 kein roter Punkt eingezeichnet, liegt der geschätzte Beitrag in der angezeigten Richtung außerhalb der Grafik und wird durch eine Pfeilspitze angedeutet (nach Müller-Starck 1985).

In Abb. 9-5 ist die relative Repräsentanz der Nachkommen von zehn Klonen im Saatgut dargestellt. Deren über- bzw. unterdurchschnittliche Beiträge effektiver Gameten lassen sich im Vergleich mit dem Durchschnitt aller Klone erkennen. Bei den zehn für die Untersuchung ausgewählten Klonen können sowohl ♀ als auch ♂ gametische Beiträge zu den Samen genau einem dieser Klone als Elter zugewiesen werden. Damit lässt sich deren relativer Beitrag zu den 500 Samen direkt schätzen. Die in Abb. 9-5 punktierten Linien beschreiben Durchschnittswerte der Plantage an Pollen- (waagrecht) oder Samenbeiträgen (senkrecht) bzw. den Sonderfall symmetrischer Beiträge über Eizellen und Pollen (steigende Diagonale) oder die übereinstimmende Summe an Eizellen- und Pollenbeiträgen (fallende Diagonale). Die roten Punkte zeigen in Verbindung mit den Pfeilen die Veränderungen von 1978 zu 1982 an.

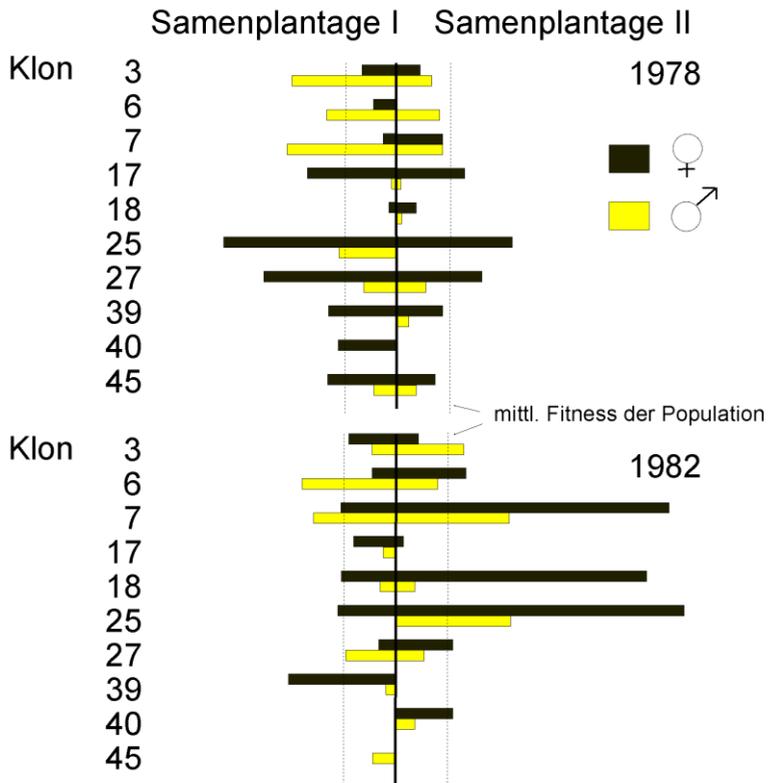


Abb. 9-6. Relative ♀ und ♂ Fitness von 10 Klonen in den beiden Samenplantagen in zwei Reproduktionsperioden (nach Müller-Starck 1985).

Die bereits in Abb. 9-5 erkennbaren Unterschiede zwischen den beiden Samenjahren reflektieren zeitlich unterschiedliche Blühaktivitäten und möglicherweise auch unterschiedliche Blühperioden der Klone; das Paarungssystem war also zeitlichen Veränderungen unterworfen. Nach Abb. 9-5 trat beispielsweise in Ebrach II im Jahre 1978 keiner der einbezogenen Klone überdurchschnittlich als Pollenelter auf; überdurchschnittliche Beiträge mussten in diesem Fall von den anderen Klonen stammen.

Die in Abb. 9-6 dargestellten Unterschiede zwischen der Reproduktion beider Samenplantagen können durch unterschiedliche standörtliche Bedingungen oder die unterschiedliche Repräsentanz bzw. räumliche Anordnung der Plantagenklone zustande gekommen sein. Diese Gegenüberstellung vermittelt eine Vorstellung sowohl von den unterschiedlichen Beiträgen der Klone je nach Plantage und Jahr als auch von dem hohen Grade sexueller Asymmetrie – einem Faktor, welcher die Entstehung heterozygoter Genotypen fördert (Ziehe und Hattemer 1985, Hattemer 1994).♦

Als die im Beispiel 9-5 referierten Arbeiten vorgenommen wurden, war die Rekonstruktion der Abstammung von Samen anhand der Inventur von Enzymgenloci mit ihrer geringen Variation noch nicht sehr effizient. Wohlgemerkt ist in den weiträumig begründeten Klonsamenplantagen die soziologische Stellung aller Klone gleich; damit ist die unterschiedliche Anzahl effektiver Gameten nicht etwa dadurch zu erklären, dass unterdrückte Bäume eben nur wenige Blüten entwickeln können. Auch war die zur Untersuchung herangezogene Samenstichprobe aus der gut durchmischten Gesamtmenge *aller* Samen gezogen, so dass ein eventueller Einfluss unausgewogener Beerntung der einzelnen Pflöpflinge entfällt. Daten aus Klonsamenplantagen mäßig großen Umfangs sind also ein Hilfsmittel für die Analyse des Reproduktionssystems in Populationen. Erst recht gelingt in Baumbeständen die Abstammungsrekonstruktion wegen zu großer Anzahl potentieller Elternbäume nur teilweise (vgl. Beispiel 11-3) bzw. sie erfordert variabelere genetische Marker.

Wird in einem bestimmten Jahr nicht die gesamte Samenproduktion der Plantage benötigt und erfolgt somit nur eine Teilernte, empfiehlt sich die Beerntung einer Teilfläche, nicht etwa die eines Teils der Klone.

9.6 Regeneration von Einzelbäumen

Aus irgendwelchen Gründen isolierte wertvolle Einzelbäume müssen vegetativ vermehrt werden (vgl. Kapitel 8.5); denn deren Nachkommen aus freier Bestäubung bzw. Befruchtung entstehen in einem rekombinativen Prozess und besitzen – bei Selbststerilität – zur Hälfte genetische Varianten der effektiven Nachbarbäume. Mit zunehmender räumlicher Isolation steigt bei Selbstfertilität der

Anteil der Nachkommen aus Selbstbefruchtung an. Vegetative Vermehrung durch Wurzelbrut, Bewurzung von Steckholz oder Pfropfung ist bei sehr geringem Umfang der Genressource deshalb die Vermehrungsmethode der Wahl.

Baumarten aus der Familie der Salicaceen, Ulmaceen oder Rosaceen verfügen über die Möglichkeit der vegetativen Reproduktion, so dass sich Wurzelbrut gewinnen lässt. Bei deren Entnahme ist darauf zu achten, dass der Verlauf der Wurzel bis zum Stamm zurückverfolgt wird und damit die Kenntnis der Identität der Abkömmlinge erhalten bleibt. Bei den Rosaceen wie etwa der Elsbeere stellt man gelegentlich seltene Einzelbäume frei, um sie zur Bildung von Wurzelbrut anzuregen. Der entstehende Trupp von Jungwuchs ist zunächst kaum als ein dauerhafter örtlicher Ansiedlungserfolg zu betrachten, denn er stellt nichts Anderes als einen einzigen Klon bzw. Genotyp dar.

9.7 Parzellen von Provenienzversuchen

Das Problem der Regeneration entsteht, wenn eine Provenienz die Anforderungen an eine Genressource erfüllt, der Erntebestand aber nicht mehr vorhanden ist. Die in Provenienzversuchen wachsenden Bäume solcher Populationen zu beernten ist wenig ratsam; denn die Anzahlen der Versuchsbäume je Population sind in diesem Stadium nicht mehr sehr groß. Wurde ein Provenienzversuch in etwa vierfacher Wiederholung mit quadratischen Parzellen zu je 36 Bäumen begründet, ist von den ursprünglich 144 eine Population repräsentierenden Bäumen bei Abschluss des Versuchs bestenfalls ein Drittel, also 48, übrig; die anderen wurden im Zuge der Durchforstungen entnommen. Zudem werden die auf vier Parzellen verteilten Restbäume überwiegend von Bäumen benachbarter Parzellen und damit anderer Populationen befruchtet. Alle verbliebenen oder ausgelesenen Versuchsbäume (Schönweiß 2004) werden daher für die Anlage einer Erhaltungssamenplantage vegetativ vermehrt.

Lange Zeit nach der Begründung älterer derartiger Versuche erhebt sich heute die Frage, ob bereits die Einsammlung des Saatgutes für die Anlage der Versuche vielleicht nicht immer zu repräsentativen Stichproben in unserem heutigen Sinne geführt hat. Mehr noch als im Zusammenhang mit Provenienzversuchen im Rahmen der Züchtung ist diese Frage im Zusammenhang mit Generhaltung aktuell, wie aus Inventuren von Enzymgenloci an der Weißtanne hervorgeht (Husendörfer und Konnert 1998, Konnert und Ruetz 2003a).

Am Beispiel eines Provenienzversuchs mit Buche untersuchten Liesebach *et al.* (2015) an Bäumen von sechs Provenienzen deren mögliche Verwandtschaft mit Hilfe 14 nuklearer Mikrosatelliten. Die Autoren entdeckten in nicht unerheblichem Umfang Halbgeschwister mit einem gemeinsamen Samen- oder Pollenelter. Dies ließ auf eine geringe Anzahl der Erntebäume und auf unterschiedliche Repräsentativität ihrer Nachkommenschaft schließen; Vollgeschwister und Nachkommen aus Selbstbefruchtung traten in ihren Anteilen zurück. Die rekonstruier-

ten effektiven Populationsgrößen der Erntebestände waren deutlich verschieden; sie dürften daher wenigstens teilweise verringert gewesen sein. Damit man unter Umständen später auf Parzellen von Provenienzversuchen zurückgreifen kann, empfehlen die Autoren die Samengewinnung in einem Jahr mit gutem Ansatz ♀ Blüten sowie reichlicher Pollenproduktion einer ausreichenden Anzahl von Bäumen (in zweckmäßiger räumlicher Verteilung). Sie empfehlen darüber hinaus nicht nur die zuverlässige Dokumentation der Erntebestände, sondern auch Details der Samenernte und der Pflanzenanzucht (z. B. der Pflanzenausbeute).

10. Forstgenetische Ressourcen und Domestikation sowie Züchtung von Waldbäumen

10.1 Domestikation

Der Begriff der Domestikation wird heute verbreitet auf die Haltung und Züchtung von Tierarten eingeschränkt, wobei die menschliche Einflussnahme auf Morphologie und Verhalten das wesentliche Kriterium darstellt. In seiner sehr eingehenden Behandlung des Themas betrachtete Darwin (1875) nicht nur Tier-, sondern auch Pflanzenarten. Er verstand unter Domestikation bei Tieren deren Haltung und bei Pflanzen deren Inkulturnahme, die mit dauerhaft und gerichtet veränderten Bedingungen für die Anpassung einhergeht. Arten, die nur den Bedingungen der Haltung unterworfen sind, ohne dass sie künstlich auf Verbesserung der Nutzeigenschaften ausgelesen werden, betrachtete Darwin (1875) als ‚semi-domesticated species‘ (*loc. cit.* Vol. II, Chapter XVI).

Auf forstlichem Gebiet stellte De Vecchi Pellati (1979) fest, dass die Veränderung des Reproduktionssystems durch den Menschen zum Zweck der anschließenden künstlichen Auslese das entscheidende Element der Domestikation darstellt. Die Autorin stellte auch heraus, dass die entstehenden Kunstpopulationen teilweise in Isolation vermehrt werden. Libby (1973) betrachtete als wesentliches Element der Domestikation von Baumpopulationen die Auslese erwünschter

Bäume und deren vorwiegend vegetative Vermehrung. Auch El-Kassaby (2000) definierte Domestikation von Waldbäumen als eine Abfolge von Stichprobenahmen und Maßnahmen künstlicher Auslese, die letztendlich zu genetisch einheitlicheren Beständen führt. In der CBD (Anonymus 1993b) wird dagegen zwischen Domestikation und Züchtung unterschieden.

Die Ernte von Samen in Naturwäldern, deren Keimung in Saatbeeten, die Pflanzenanzucht und Auspflanzung stellten einmal erste Schritte zur Domestikation der Waldbaumarten dar. Zwar sind Populationen vieler Baumarten noch heute mehr oder weniger Wildpopulationen; dagegen ist das Reproduktionssystem anderer Baumpopulationen bereits stark künstlich geprägt. Ein gewisser Grad von Domestikation ist Voraussetzung für deren Züchtung. Nur Baumarten, die künstlich verjüngt werden, lassen sich züchten.

10.2 Allgemeines Prinzip der Züchtung

In der Züchtung definiert man eine in wirtschaftlicher Sicht erwünschte Ausprägung von Merkmalen einer Pflanzen- oder Tierpopulation in einer gegebenen Umwelt als Züchtungsziel und versucht, die mittlere Ausprägung dieser Merkmale in Richtung auf dieses Züchtungsziel zu verändern.

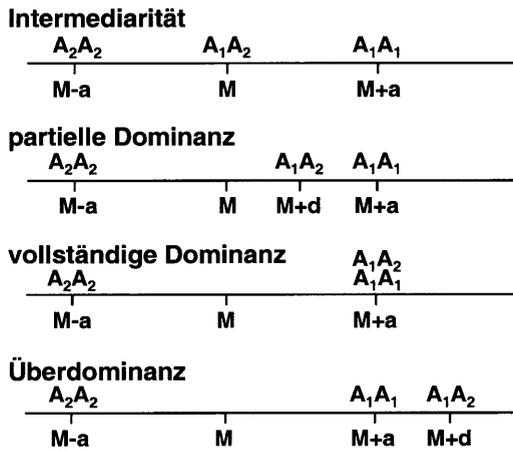


Abb. 10-1. Modell phänotypischer Werte der Träger der Genotypen eines biallelen Genlocus A unter verschiedenen Dominanzrelationen seiner beiden Allele. Die von A₁A₁ und A₂A₂ gebildeten Phänotypen haben den Mittelwert M. Die Erhöhung der Anzahl des Allels A₁ im Genotyp um eins hat in Abwesenheit von Dominanz jeweils den additiven Effekt a; der Phänotyp der Nachkommen wird durch eine Dominanzabweichung d mitbestimmt (aus Hattemer et al. 1993, loc. cit. Kapitel 17.1).

Dies geschieht im Wesentlichen durch künstliche Auslese von Individuen und deren Paarungskombination im Rahmen der Reproduktion. Im Gegensatz zur natürlichen Auslese ist das Kriterium der künstlichen Auslese also nicht die Fitness, sondern im weitesten Sinne der wirtschaftliche Ertrag. Dessen Komponenten sind im Falle von Waldbäumen Auslesemerkmale wie Quantität und Qualität des erzeugten Holzes, Toleranz gegenüber Atmosphärien und Resistenz gegen Phytophagen und Parasiten. Einige Auslesemerkmale sind also auch Komponenten der Fitness. Künstliche Auslese auf diese Merkmale kann sich daher indirekt auch als Erhöhung der Fitness auswirken.

Zur Darstellung des Prinzips der Züchtung verwenden wir ein stark vereinfachtes Modell. Wir nehmen an, ein Auslesemerkmal sei in einer Population durch einen einzigen Genlocus A mit zwei Allelen mit gleich großem phänotypischen Effekt kontrolliert, von welchen das Allel A_1 den erwünschten größeren Merkmalswert bedingt. Die Ausprägung des Phänotyps unterliege ferner keinerlei Umwelteinfluss, so dass genotypische und phänotypische Werte zusammenfallen. In Abb. 10-1 werden je nach Art der genetischen Kontrolle des Auslesemerkmals die Folgen vollständiger künstlicher Auslese in dieser Situation ersichtlich.

◆ **Intermediäre Merkmalsausprägung, d. i. die Abwesenheit von Dominanz ($d = 0$) und partielle Dominanz ($0 < d < a$):** Lässt man nur Träger der größten Merkmalsausprägung zur Reproduktion zu, so enthält die Population in der Folgegeneration nur noch das Allel A_1 . Damit ist der Genlocus infolge vollständiger Selektion bereits nach einer einzigen Generation auf dieses Allel fixiert und die genetische Variation am kontrollierenden Genlocus ist erschöpft. Alle Individuen in der monomorph gewordenen Population besitzen jetzt den erwünschten Phänotyp. Der Mittelwert der Population ist nach $M+a$ verschoben; weitere Züchtungsschritte sind nicht möglich.

◆ **Vollständige Dominanz ($d = a$):** Ist A_1 über A_2 vollständig dominant, enthält der wegen seines größten Phänotyps ausgelesene Populationsteil ein Gemisch von Individuen mit den Genotypen A_1A_1 und A_1A_2 . Erst Kreuzungsversuche und Nachkommenschaftsprüfung erlauben die Identifikation und Auslese der homozygoten Individuen unter denen mit der größten Merkmalsausprägung und verhindern so das Auftreten des Phänotyps $M-a$ in der Folgegeneration. Dies bedeutet zusätzliche Kosten für das Züchtungsverfahren.

◆ **Überdominanz ($d > a$):** Aus Paarungen zwischen den ausgelesenen heterozygoten Individuen mit dem größten der drei Phänotypen entstehen in der Folgegeneration und allen weiteren Generationen zur Hälfte immer wieder Heterozygote. Da immer nur Heterozygote ausgelesen werden, verhindert der bestehende stabile Polymorphismus mit seinem Auslesegleichgewicht jeglichen weiteren Züchtungsschritt. Die Variation am Genlocus ist wegen der Gleichhäufigkeit der beiden Allele maximal, die Segregationsbelastung ist mit 50 % allerdings erheblich. Wollte der Züchter ausschließlich Heterozygote herstellen, müsste er für A_1 homozygote Individuen mit solchen kreuzen, welche für A_2 homozygot sind.

Alternativ müsste er für den anschließenden Anbau Bäume mit dem erwünschten Phänotyp vegetativ vermehren.

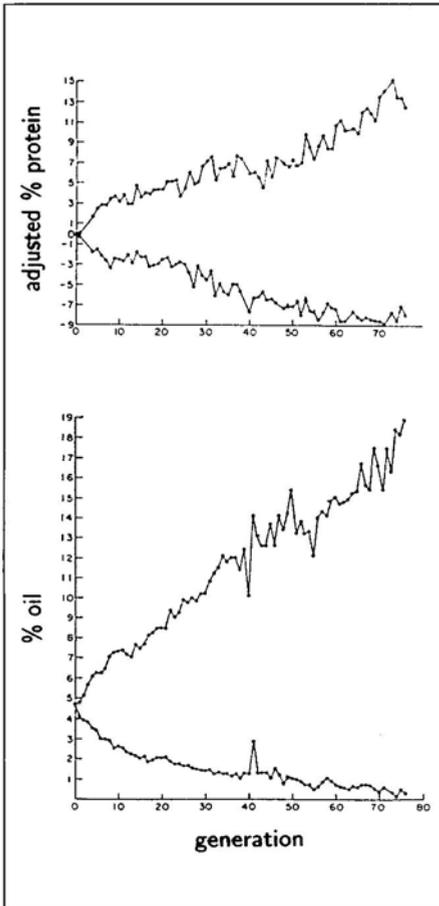


Abb. 10-2. Langzeiterfolg der Züchtung von Mais auf hohen bzw. niedrigen Gehalt des Kornes an Proteinen und Öl. Zur Elimination witterungsbedingter Schwankungen im Proteingehalt wurden bei letzterem Merkmal (Darstellung oben) jeweils die Mittelwerte subtrahiert (nach Dudley 1977, vereinfacht; aus Hattemer und Gallo 1994).

Das in Abb. 10-1 dargestellte Modell weicht von den Verhältnissen in biologischen Populationen sehr ab. Die meisten Auslesem Merkmale werden durch unbekannt viele, aber doch mehrere, möglicherweise epistatisch zusammenwirkende, Genloci kontrolliert, deren phänotypische Ausprägung durch Umweltwirkungen modifiziert wird. Beide Umstände zusammen verhindern, dass man die Genotypen an ihrem Phänotyp erkennt, und führen zu einer unter Umständen enormen Verlangsamung des Züchtungsfortschritts. Wie die Abb. 10-2 zeigt, ist in einem langfristigen Züchtungsexperiment mit – dem schon lange vorher gezüchteten – Mais nach fast 80 Generationen Auslese an den kontrollierenden Genloci in einer mäßig großen Population immer noch Variation vorhanden. Dies rührt daher, dass der Züchtungsfortschritt gegenüber dem stark vereinfachten Modell eben viel

langsamer vor sich geht, nach vielen Generationen fortgesetzter Auslese aber schließlich sehr groß werden kann. Die in Abb. 10-2 dargestellte Entwicklung des Züchtungserfolgs bei einer annualen Kulturpflanze entspräche bei Waldbäumen nicht 76 Jahre, sondern einem sehr langen Zeitraum (!).

Aus der schematischen Abb. 10-1 geht die biologische Grundvoraussetzung für erfolgreiche Züchtung hervor: Züchtungsfortschritte sind nur bei genetischer Kontrolliertheit des Auslesemerkmals möglich. Die Folgen züchterischer Auslese für die Variation am kontrollierenden Genlocus bzw. den kontrollierenden Genloci sind je nach den herrschenden Dominanzverhältnissen unterschiedlich. Die Variation im gesamten Genom wird dagegen durch assoziierte Effekte der Auslese (Ziehe 2007) und vor allem durch genetische Drift beeinflusst.

10.3 Verfahren der Züchtung von Baumpopulationen

Die herkömmliche Züchtung von Waldbäumen beginnt mit der Auswahl der Population bzw. Populationen, die man züchterisch zu bearbeiten gedenkt. Der erste Schritt gilt also der Auslese zwischen Populationen. Wir bezeichnen deren Ergebnis als die Basispopulation. Diese sollte möglichst unverändert erhalten oder doch durch mehrere Genressourcen repräsentiert werden. Aus bereits ausgelesenen Nachkommen wird sodann die Zuchtpopulation zusammengestellt (Kang 1982). In dieser Population, dem Kern eines Züchtungsvorhabens, findet die weitere Auslese statt. Die Zusammensetzung der Zuchtpopulation erfordert sorgfältige Planung: Ihr Umfang muss hinreichend groß sein. Der mittlere Verwandtschaftsgrad ihrer Individuen muss in Grenzen bleiben und ihr Inzuchtkoeffizient darf nicht übermäßig rasch ansteigen; denn ihre Variation muss weitere Züchtungsfortschritte ermöglichen. Da die Zuchtpopulation bereits das Ergebnis von Auslese in der Basispopulation verkörpert, enthält sie nicht mehr die gesamte Variationsbreite der Merkmale. So werden in Zuchtpopulationen der Fichte die Nachkommen frühtreibender und daher spätfrostgefährdeter Individuen nicht mehr mitgeschleppt, worauf Eriksson (2005a) aufmerksam macht. Die – im Allgemeinen virtuelle – Zuchtpopulation verändert sich unter dem Einfluss der Züchtung in Richtung auf weitergehende Domestikation.

Vermehrungspopulationen werden *ad hoc* zur Regeneration von Teilen der Zuchtpopulation gebildet. Die Vermehrung dieser Populationsteile, die bereits einen gewissen Züchtungsfortschritt verkörpern, dient der wirtschaftlichen Nutzung von Züchtungsergebnissen. Auch Teile der Zuchtpopulation selbst können gleichzeitig die Funktion von Vermehrungspopulationen erfüllen (vgl. Kapitel 10.4.4). Populationen und Populationsteile, die über die Basispopulation hinaus etwas mit Generhaltung zu tun haben, werden auch als die – im Allgemeinen wohl ebenfalls virtuelle – Erhaltungspopulation bezeichnet; deren Umfang müsste die in Kapitel 7.3 diskutierten Untergrenzen wahren. Neuerdings werden die Vorteile mehrerer Zuchtpopulationen erkannt (vgl. Kapitel 10.3.6); dieses Verfahren

bedeutet erhöhten Kostenaufwand, besitzt aber den Vorteil schonenden Umgangs mit genetischer Variation.

Die Unterscheidung zwischen den obengenannten physischen Populationen ist mit Blick auf die Langfristigkeit von Züchtungsvorhaben angezeigt. Man beugt damit der Gefahr vor, dass ein Vorhaben durch den frühen Abfall der genetischen Variation der Auslesemerekmale in eine Sackgasse gerät. Nachfolgend werden gängige Verfahren der Züchtung unter dem Aspekt der genetischen Variation skizziert. Die Analyse komplexerer Verfahren berücksichtigt die Ausdehnung auf mehrere Generationen (Williams *et al.* 1995).

Angesichts der langen Generationsdauer der Waldbäume beschäftigt neuerdings die Frage, wie die hier dargestellten herkömmlichen Methoden der züchterischen Auslese nach dem Phänotyp durch die Einbeziehung genetischer Marker unterstützt werden kann. Von der Verlagerung der Auslese in Feldversuchen der Zuchtpopulation zugunsten der Auslese in frei reproduzierenden Populationen wird – durch den Wegfall von Kreuzungsarbeiten und Feldversuchen – eine Beschleunigung und Verbilligung erwartet (Lstibůrek *et al.* 2017). Experimentelle Belege für die erwarteten Vorteile stehen bislang aus.

10.3.1 Auslese von Populationen: Provenienzversuche

Die Untersuchung der Differenzierung autochthoner Populationen ist der Auslese der Basispopulation und dem Beginn der künstlichen Auslese innerhalb von Baumpopulationen vorgeschaltet. Die Züchtung nutzt damit das Ergebnis der im Laufe der Evolution vor sich gegangenen Auslese und Anpassung und beginnt auf dem Niveau der bestangepassten und ertragreichsten Populationen. Die Suche nach diesen Populationen, welche die weiteren Investitionen in die Züchtung rechtfertigen, steht also am Beginn aller Züchtungsvorhaben und erfordert Provenienzversuche. Oft werden Züchtungsprogramme aber einfach mit der örtlichen Population begonnen, wenngleich die autochthone örtliche Population nicht unbedingt auch die ertragreichste oder bestangepasste ist. Die Evolution verläuft nicht ausschließlich im Sinne von Anpassung, sondern äußert sich auch in Zufallseffekten.

Als Teil von Züchtungsvorhaben dienen Provenienzversuche der Suche nach Populationen einer Baumart, welche sich im Lauf der Evolution genetisch differenziert haben und hinsichtlich ihrer Angepasstheit und ihres forstlichen Ertrags für den Kunstanbau innerhalb bzw. außerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebiets in Frage kommen. Die Auswahl der Populationen für Provenienzversuche erfolgte in der Vergangenheit unter genökologischen sowie züchterischen Gesichtspunkten. Im 21. Jhdt. muss bei der Planung auch der Gedanke der Auswahl von Genressourcen Berücksichtigung finden.

Hinsichtlich der Ursprungsorte von Populationen verfuhr die forstliche Praxis bei der Beschaffung von Vermehrungsgut lange Zeit reichlich unkritisch (Hattermer und Müller-Starck 1988a). Demzufolge machte man mit dem wahllosen An-

bau von Populationen, besonders denen von Neophyten, vielfach schlechte Erfahrungen (Rohmeder 1972, *loc. cit.* Kapitel VI). Mit den in größerem Umfang seit dem Beginn des 20. Jhdts. angelegten Provenienzversuchen verfolgt man das Ziel, zwar ortsfremde, dafür ertragreichere, Baumpopulationen für die Begründung von Produktionsbeständen und als Basismaterial für die Züchtung planmäßig zu suchen (König 2005). Ergebnisse von Provenienzversuchen bilden wichtige Entscheidungsgrundlagen für die Wahl von Vermehrungsgut.

Die mit diesen Versuchen gewonnene allgemeine Erfahrung lautet, dass das mit einer Verfrachtung vor allem an Standorte mit weniger günstigen Umweltbedingungen verbundene Risiko mit zunehmendem Unterschied in der Ausprägung wichtiger Umweltfaktoren zunimmt. Dabei ist der ökologische Unterschied zwischen Ursprungs- und Anbauort ungleich bedeutsamer als deren geographischer Abstand; dieser ist im Verhältnis zum ökologischen etwa dann besonders gering, wenn Populationen nur bergauf (oder bergab) in eine andere Höhenlage verfrachtet werden. Da es aber auch nicht an Berichten über die gegenüber ortsfremden Populationen geringere Angepasstheit und geringeren forstlichen Ertrag der örtlichen autochthonen Population fehlt (Rohmeder 1959, Namkoong 1969, Mátyás und Yeatman 1992), verhilft die Orientierung an den Ergebnissen von Provenienzversuchen zur Vermeidung von Anbaurisiken. Bereits Rohmeder (1959) wies darauf hin, dass die autochthone Population – wenn es sie denn noch gibt – nicht unbedingt und in jedem Falle am besten an die Umwelt angepasst ist. Obwohl Baumpopulationen auch erfolgreich verfrachtet wurden (man denke nur an gewisse neophytische Baumarten), war die wahllose Verwendung ortsfremden Vermehrungsgutes eine Ursache schmerzlicher Rückschläge. Oft hat man indessen den Eindruck, nicht die weite Verfrachtung, sondern die Verfrachtung von unbekanntem Ursprungsorten werde heute als das schlimmere Übel angesehen.

Bevor auf einzelne Sachverhalte eingegangen wird, ist ein Exkurs über die Wahl von Begriffen angezeigt. Die in forstlichen Kreisen übliche synonyme Verwendung der Begriffe ‚Provenienz‘ und ‚Herkunft‘ sowohl für eine Population als auch deren Wuchsort ist unzweckmäßig (biologische Population und geographische Lage sind Begriffe ganz verschiedener Kategorien), wengleich dies ziemlich unerheblich ist. Regelrecht unglücklich ist dagegen die Tatsache, dass in Verknüpfung der Ergebnisse genökologischer Forschung beide Begriffe teilweise bis heute unterschiedslos auf autochthone und allochthone Populationen verwendet werden. Rohmeder und Schönbach (1959, *loc. cit.* Kapitel 25) verwendeten den Terminus ‚Herkunft‘ für eine Population. In einem später erschienen Buch definierte Rohmeder (1972, *loc. cit.* Kapitel VI) diesen Begriff als die in einem begrenzten Teil des Gesamtverbreitungsgebiets einer Baumart vorkommende Bestockung; in seiner Diskussion der Bedeutung der Samenherkunft konnte sich ‚Herkunft‘ aber nur auf den Ursprungsort einer beernteten Population beziehen. Stern (1964) verstand unter ‚Herkunft‘ eine – natürlich autochthone – Lokalpopulation, setzte den Begriff aber in Anführungszeichen (vgl. Finkeldey und Hattemer 2010).

Auch im englischsprachigen Schrifttum wurde die Begriffsverwirrung früh erkannt und es fehlte nicht an Vorschlägen zu ihrer Beseitigung; so führten Jones und Burley (1973) mehrere Definitionen des Begriffs ‚provenance‘ an – teilweise ohne Bezug zu Autochthonie. König (2005) stellte weitere Beispiele für definitivische Unschärfe und Begriffsverwirrung vor. Um einen – künstlichen – Unterschied zwischen einem autochthonen und einem allochthonen Bestand herbeizuführen, bezeichneten Zobel und Talbert (1984, *loc. cit.* p. 80) einen autochthonen Bestand als Ernteort von Saatgut mit ‚provenance‘ im Sinne von Ursprung; einen allochthonen Bestand als Ernteort von Saatgut bezeichneten sie als ‚seed source‘ und behielten diese Unterscheidung später bei (Zobel und van Buijtenen 1989). Wichtig an diesem letzteren Vorschlag war und ist, dass der autochthone und der allochthone Bestand mit verschiedenen Vokabeln belegt wurden. In der deutschen Sprache kann eine Unterscheidung der Begriffe ‚Provenienz‘ und ‚Herkunft‘ wegen ihrer etymologischen Beziehung nur rein künstlicher Art sein. Einige Begriffe werden also mit teilweise sehr verschiedenen Sinngehalten versehen, so dass eine Vereinheitlichung angezeigt ist.

(a) Die in Kapitel 3.2.3 definierte *autochthone Population* wurde vom Menschen nie verfrachtet und verjüngte sich ausschließlich natürlich. Von ihr wird i. Allg. erwartet, dass sie sich im Lauf der Evolution an ihre Umwelt anpassen konnte. In Mitteleuropa fand diese Entwicklung während des Zeitraums seit der nacheiszeitlichen Rückwanderung statt. Eine irgendwann vom Menschen verfrachtete und damit *allochthone Population* war an ihre neue Umwelt zunächst grundsätzlich nicht angepasst – es sei denn, die vorherige und die neue Umwelt unterschieden sich nur geringfügig, die natürliche Selektion in der neuen Umwelt war intensiv und die genetischen Implikationen der Behandlung durch den Menschen (vgl. Kapitel 11) waren gering. Nach der – für die Population plötzlichen – Verfrachtung setzte ein neuerlicher, möglicherweise veränderter, Anpassungsprozess ein, während dessen bestehende Anpassungsdefizite vermutlich teilweise abgebaut wurden.

(b) Das Habitat oder der *Wuchsort* einer Population ist vom Begriff der Population sorgfältig zu trennen. Für die autochthone Population ist ihr Wuchsort auch ihr *Ursprungsort* (vgl. Kapitel 1.2), an dessen Umwelt sich die Population anpassen konnte. Der Wuchsort einer autochthonen Population hat als deren Ursprungsort insofern eine besondere Qualität, als er nach den Ergebnissen der Provenienzforschung bzw. durch die Ausprägung dort evolutionär erworbener wichtiger, anpassungsrelevanter phänotypischer Merkmale eine gewisse Charakterisierung durch die dortige Konstellation der Umweltfaktoren erlaubt (vgl. die Beispiele 2-9 und 2-10).

Der derzeitige Wuchsort der allochthonen Population ist nicht ihr Ursprungsort; dieser ist meist unbekannt. Daher fehlt einer allochthonen Population die enge Beziehung zwischen ihrer evolutionär geprägten genetischen Struktur und den Umweltbedingungen des neuen Wuchsortes; für eine solche Population kann also die Erwartung einer besonderen genetischen oder phänotypischen Struktur

aus der Beschaffenheit ihres Wuchsortes nicht ohne weiteres abgeleitet werden. Je nach Baumart gehören in Mitteleuropa sehr viele Bestände in diese Kategorie (Hosius *et al.* 2006).

Erfahrungsgemäß verleitet die Vermengung von Population und Wuchsort dazu, die Bedeutung des Ursprungsortes außer Acht zu lassen bzw. allochthonen Populationen Eigenschaften beizumessen, die sie eigentlich nur im Laufe längerer Abschnitte der Evolution an ihrem Ursprungsort erworben haben könnten – es sei denn, sie hätten diese Eigenschaft bereits vorher besessen oder durch sehr starke Selektion bzw. epigenetische Prozesse bereits am jetzigen Anbauort erworben. Es ist also nicht nur zweckmäßig, zwischen der Population und ihrem Wuchsort säuberlich zu trennen, sondern es kommt darauf an, ob der Wuchsort der Population auch ihr Ursprungsort ist oder nicht, d. h. ob sie autochthon oder allochthon ist.

Im Rahmen der Begriffsbestimmungen in der Gesetzgebung – Art. 2 der EU-Richtlinie 1999/105 (Anonymus 2000) sowie §2 FoVG (Anonymus 2002a) – wird zwischen den Begriffen Ursprung und Population klar unterschieden.

(c) Schließlich wird als *Provenienz* eine aus einer Population bekannten Ursprungs abgeleitete Stichprobe bezeichnet; dieser Begriff wurde in Kapitel 6.5 im Zusammenhang mit Provenienzversuchen definiert. Deren ökologisch-genetische Zielsetzung ist nur dann erreichbar, wenn die Versuchsglieder dieses besondere Attribut aufweisen. Die Provenienz als eine Stichprobe aus einer autochthonen Population wird am Ursprungsort der Population entnommen, d. i. dort, wo die Population ihre evolutionäre Entwicklung durchlaufen hat.

Um eine Vorstellung von der bestehenden Begriffsvielfalt zu vermitteln, sei aus einigen aktuellen Aufsätzen in ein und demselben Heft einer deutschen Forstzeitschrift zitiert. H. Liesebach und Schneck (2011) berichteten über die Nachkommenschaft deutscher bzw. ungarischer Bestände der Robinie. Alle europäischen Bestände dieser neophytischen Baumart sind zwangsläufig allochthon; daher wird der Terminus ‚Provenienz‘ folgerichtig vermieden. Bezeichnenderweise stellte sich bei der genetischen Inventur von Saatgut an zwölf Enzymgenorten heraus, dass die Nachkommenschaften aus den beiden Herkunftsländern genetisch deutlich differenziert und die ungarischen aufgrund der Geschichte der dortigen Anbauten untereinander ähnlicher sind. Im nachfolgenden Aufsatz beziehen sich M. Liesebach und Schneck (2011) auf das Wachstum der Nachkommenschaft amerikanischer und deutscher Bestände der Roteiche, einer hier ebenfalls neophytischen Baumart, in deutschen Versuchsanbauten. Wesentliche Ergebnisse der Versuchsserie betreffen die deutliche Differenzierung der Nachkommenschaften in Ertragsmerkmalen. Die amerikanischen Erntebestände liegen alle innerhalb der natürlichen Verbreitungsgrenzen der Baumart und sind damit möglicherweise autochthon. Für alle Saatgut-Einsammlungsorte sowie die dort geernteten Nachkommenschaften wird übereinstimmend der Ausdruck ‚Herkunft‘ verwendet. Im unmittelbar folgenden Aufsatz von Huber (2011) über Eigenschaften der aus

verschiedenen Populationen der Schwarzkiefer stammenden Nachkommenschaften werden die Einsammlungsorte einheitlich als Ursprung bezeichnet, selbst wenn sie in Deutschland liegen. Für das Versuchsmaterial selbst finden die Bezeichnungen ‚Herkunft‘ oder ‚Herkunft (Population)‘ Verwendung. Alle diese Veröffentlichungen sind im Zeitalter des Klimawandels hochaktuell und die Feldversuche haben bereits jetzt wichtige Ergebnisse erbracht. In ihren – es sei wiederholt: aktuellen und wichtigen – Beiträgen waren die Autoren zweifellos bemüht, sich dem vermutlichen Leserkreis verständlich zu machen; man wäre andererseits froh über eine Verwendung klarer Terminologie¹⁹. Schultze (1994) wies auf die herrschende Begriffsverwirrung hin und hielt an den Bezeichnungen ‚Provenienz‘ für eine autochthone und ‚Herkunft‘ für eine beliebige Population (oder deren Anbauort) fest. An der Bedeutung von Provenienzversuchen und der korrekten Interpretation ihrer Ergebnisse ändert sich bei aller Begriffsverwirrung freilich nichts.

Für das Verständnis der beobachtbaren Unterschiede und Gemeinsamkeiten der heute anzutreffenden Populationen ist eine Begriffsarbeit zu leisten. Diese kann hier nur skizziert werden, ist aber von Bedeutung, wenn Populationen als Genressourcen ausgeschieden werden sollen oder wenn über die Auswahl von Vermehrungsgut zur Bestandsbegründung zu entscheiden ist. Viele Fragen, welche die Fachwelt seit langem beschäftigen, wären beim Gebrauch einheitlicher Terminologie der Diskussion viel leichter zugänglich. Auch in anderen forstlichen Disziplinen bedient man sich einer eigenen Terminologie.

Da der Gebrauch des Begriffs ‚Herkunft‘ unter dem Aspekt der Genetik als ambivalent zu bezeichnen ist, wird er im Interesse der Klarheit in der vorliegenden Schrift nicht als fachlicher Terminus, sondern nur in seinem reinen Wortsinn verwendet, d. h. auf seine Verwendung im Zusammenhang mit Autochthonie wird verzichtet. ‚Herkunft‘ kann sich demnach auf eine Population oder einen Bestand (insbes. Saatguterntebestand) beziehen. Das Kuriosum, dass der Begriff sich im Verkehr mit forstlichem Vermehrungsgut sowohl auf den Wuchsort der beernteten Population als auch auf das Vermehrungsgut selbst beziehen kann, stört die Diskussion genökologischer Probleme natürlich weniger.

Der Anbau ortsfremder Populationen mit dem Ziel der Verbesserung des forstlichen Ertrags ist gleichbedeutend mit deren Verfrachtung. Wegen der damit verbundenen Ungewissheit über den Verlauf der dadurch in Gang gesetzten Anpassungsprozesse (Müller-Starck *et al.* 2010) empfiehlt sich die vorherige Überprüfung in Serien von Feldversuchen; erst durch die Versuchsanlage an mehreren

¹⁹ Diese schon früher geäußerte Anregung wurde als der unangebrachte Versuch einer Sprachregelung betrachtet und mit dem Hinweis auf den vertrauten Sprachgebrauch der „Praxis“ beantwortet. Auch die Autoren der vorliegenden Schrift haben sich zu diesem Thema früher einmal einer saloppen Ausdrucksweise bedient. „Es wäre aber immerhin denkbar, daß es gewisse Argumente gäbe, die dafür sprächen“ (LORIENT), nach entmutigenden Erfahrungen die fachliche Diskussion über offensichtlich komplexe Themen nunmehr durch die Verwendung klarer Begriffe zu erleichtern.

Orten ist die Beobachtung der Provenienzen unter Bedingungen möglich, welche das künftige Anbauggebiet der Populationen in etwa repräsentieren. Allgemein wird die frühe Mortalität als eines direkt mit Angepasstheit in Verbindung stehenden Merkmals beobachtet. Die Ergebnisse werden aber separat ausgewertet; das Wachstum als Ausdruck des Ertragspotentials wird ja erst an den in den Feldversuchen überlebenden Bäumen gemessen. Es erlaubt die Beurteilung des physiologischen Anpassungsvermögens der Provenienzen, stellt aber kein Indiz für deren hohe genetische Variation dar (Finkeldey und Hattmer 2010). Mit Vorteil wird die Auslese nicht auf eine einzige, die bestwüchsige, Provenienz verdichtet (Raymond und Lindgren 1990).

Mittels sachgemäß geplanter Provenienzversuche ausgewählte Populationen genügen den Kriterien von Ziel (a) der Genkonservierung, indirekt wohl auch denen von Ziel (c). Angesichts der mit dieser Versuchstätigkeit verbundenen Kosten sollen mit Rücksicht auf Ziel (c) nicht nur Höhen- und Durchmesserwachstum, sondern an den Versuchsbäumen auch anpassungsrelevante physiologische Parameter erhoben werden.

Zu der Frage, wie sehr bei der Einsammlung des Saatgutes für die Versuche auf die Repräsentativität der Erntebäume geachtet wurde, liegen einige experimentelle Ergebnisse vor, die in Kapitel 9.7 referiert wurden. Aus den Beschreibungen der Stichprobennahme für ältere Versuche wurde auch nicht immer klar, für welchen Teil des natürlichen Verbreitungsgebiets der Baumart die Provenienzen repräsentativ sind, d.h. für den jeweiligen Erntebestand oder ein größeres Gebiet.

Namentlich im Falle einiger neophytischer Baumarten dürfte die mangelnde Erschließung der natürlichen Vorkommen die repräsentative Stichprobennahme in einem größeren Teil einer Population sehr erschwert haben, wie den damaligen Beschreibungen der ausländischen Kollegen zu entnehmen ist, welche das Saatgut eingesammelt haben. Für die Klimaanpassung maßgebliche, in den Sammelgebieten vermutlich häufigere, Gene sind von diesem Mangel aber vielleicht weniger betroffen als die Allele von Markergenenloci; man denke auch an das adaptive epigenetische Gedächtnis im Sinne von Yakovlev *et al.* (2012), welches den Bäumen eines Sammelortes weitgehend gemeinsam sein dürfte. Jedoch sind ältere Provenienzversuche eine wichtige Informationsquelle für den Anbauwert von Populationen, für deren geographisches Variationsmuster und damit für den Ansatzpunkt züchterischer Auslese.

Die Prüfung der Provenienzen erfolgt idealerweise durch Serien von Feldversuchen im künftig vorgesehenen Anbauggebiet. Im Hinblick auf die Erkundung der Anbaueignung von Provenienzen kommt gerade Serien von Versuchen große Bedeutung zu: Hieran lassen sich die Auswirkungen zeitlicher Klimaänderungen am räumlichen Nebeneinander von Anbauorten mit kühlerem/feuchterem und wärmerem/trockenerem Klima messen. Im Zeitalter des Klimawandels sind daher Versuchsserien, unter der Voraussetzung adäquater Versuchsplanung auch ältere, zur Erkundung physiologischer Plastizität von Populationen hochaktuell. Die

verschiedenen ökologischen Verhältnisse an den Ursprungsorten der Provenienzen ähneln der Simulation von Umweltänderungen und erlauben die Formulierung von Verschiebungsregeln, teilweise mittels mehrvariabler Funktionen (Eriksson *et al.* 1980, Garnier-Geré und Ades 2001, Mátyás 2005, 2007, Mátyás und Nagy 2004, Mátyás *et al.* 2010). Solche Regeln liefern wichtige Grundlagen für die Auswahl von Provenienzen nach Art der in Kapitel 8.3 erwähnten ‚assisted colonization‘ von Populationen. Ein wichtiges Hilfsmittel ist die Schätzung von Klinen weniger auf geographische oder ökologische Gradienten, sondern der ökologischen Distanzen zwischen Ursprungs- und Versuchsorten (Mátyás und Yeatman 1992). Wenn die Besonderheiten der betreffenden Baumart dies zulassen, erfolgt die Anlage von Teilversuchen auch an Ursprungsorten von Versuchsgliedern (reziproker Anbau), so dass die ökologische Distanz dort null wird, das Verhalten der örtlichen Provenienz im Verhältnis zu den anderen beurteilt und der Effekt der Verschiebung genauer eingeschätzt werden kann.

Leider folgten noch lange nach der Veröffentlichung der Grundlagen der Versuchsplanung durch Fisher (1935) bzw. Yates und Cochran (1938) die Planung und die Anlage von Provenienzversuchen anderen Gesichtspunkten, was die Aussagekraft älterer Versuche schmälert.

Es bedarf kaum der Erwähnung, dass als Material für *Provenienzversuche* nur *Provenienzen* im oben skizzierten Sinne tauglich sind. Die Prüfung allochthoner Populationen erlaubt die Beurteilung nur des Satzes der in die jeweiligen Versuche aufgenommenen Bestände anhand ihrer Nachkommenschaft. Sie ergibt zwar keine Informationen über ein eventuell evolutionär entstandenes geographisches Variationsmuster, sie kann aber sehr wohl zur Auswahl geeigneter Saatgutentbestände (s. Kapitel 10.4.2) führen. Dies gilt insbesondere für den Vergleich der Nachkommenschaft weit verfrachteter autochthoner und allochthoner tropischer Baumpopulationen mit rascher Generationsfolge und unterschiedlich langer Anbaugeschichte.

Wie Johnsen *et al.* (2009) und Yakovlev *et al.* (2012) berichten, hat sich in jahrelanger experimenteller Forschungsarbeit an Fichte (*Picea abies* L.) herausgestellt, dass Temperaturänderungen während der Embryogenese den Wachstumszyklus der Nachkommen verschieben (s. Kapitel 1.2). Die Autoren bezeichnen dieses unter verschiedenen Gesichtspunkten untersuchte Phänomen als epigenetisches Gedächtnis. Es bewirkt Änderungen wichtiger, anpassungsrelevanter phänologischer Prozesse wie Frühjahrsaustrieb, Wachstumsabschluss und Winterfrostdoleranz. Das Ausmaß dieser Änderungen ist unerwartet groß. Nicht nur die Grundsätze der Saatgutgewinnung, sondern ganz besonders die Interpretation der Provenienzversuche und die darauf basierende Provenienzwahl erscheinen daher in einem neuen Licht. Wurde aufgrund der Ergebnisse von Provenienzversuchen stets die möglichst weitgehende Übereinstimmung der Umwelt von Ursprungs- und Anbauort empfohlen, so drängt sich heute der Gedanke an weitere Entscheidungsgrundlagen auf. Würde die Angepasstheit von Vermehrungsgut wesentlich

durch die Umweltverhältnisse, vor allem die Temperaturen während seiner Entstehung, geprägt, so könnte sich neben Berücksichtigung des Ursprungs ganz einfach die der Herkunft empfehlen. Dies bedeutete die Gewinnung von Vermehrungsgut in solchen Populationen, die irrespektive ihres Ursprungs solchen Temperaturen ausgesetzt waren, wie sie an den späteren Anbauorten zu erwarten sind. Nach wie vor sind Anbauversuche wichtige Informationsquellen – vor allen Dingen dann, wenn die zu erwartenden Umweltveränderungen in ihrer Auswirkung auf Baumpopulationen nicht genau bekannt sind. Nach wie vor ist die Erhaltung der genetischen Variation der Wälder der Königsweg zur Erhaltung dieser Wälder.

In der neueren deutschsprachigen Fachliteratur konzentriert sich die Aufmerksamkeit auf den - oft beeindruckenden - Grad der Differenzierung der Versuchsglieder. Dieses Ergebnis eröffnet die Möglichkeit, die in der Regel nicht sehr zahlreichen Elternbestände der ertragreichsten Versuchsglieder direkt als Saatgutertebestände zu nutzen. Das Interesse an einem eventuellen Variationsmuster tritt demgegenüber zurück. Ein solches Muster könnte die Suche nach weiteren Populationen mit ökologisch bzw. wirtschaftlich wichtigen Eigenschaften nur erleichtern. Indessen zeigt nicht jedes Merkmal von Provenienzen ein durch örtliche Anpassung erklärbares Variationsmuster, wie in Beispiel 10-1 berichtet wird.

Beispiel 10-1. Feldversuchsserie mit Buchenprovenienzen. Kleinschmit und Svolba (1996) haben über Ergebnisse einer von KRAHL-URBAN angelegten Versuchsserie mit 29 Provenienzen an sechs Anbauorten berichtet (vgl. Beispiel 6-1). In Abbildung 10-3 sind die über die Anbauorte gemittelten Messwerte des Höhenwachstums durch Kreisdiagramme an den Ursprungsorten der Provenienzen relativ zum Wachstum einiger an allen Versuchsorten vertretenen Standardprovenienzen dargestellt. Wie die Autoren berichteten, weisen Provenienzen aus Höhenlagen bessere Schaftformen auf. Die Karte in Abb. 10-3 bringt die unterschiedlichen Seehöhen der Ursprungsorte nicht zum Ausdruck. In – hier nicht gezeigten – anderen Merkmalen liegt ein ausgeprägtes ökotypisches Variationsmuster vor.

Neben dem Wachstum wurden Schaftkrümmungen bonitiert, wobei sich deutliche Unterschiede zwischen den Provenienzen herausstellten. Namentlich die – nicht an allen Versuchsorten vertretene – Nachkommenschaft eines Bestandes im Bereich des Forstamtes Zwiesel-Ost im Bayerischen Wald zeigt außergewöhnlich gute, den anderen Provenienzen weit überlegene, Wuchsform. Wenn auch der Versuch noch ohne Planung im heutigen Sinne angelegt worden war und strengen Maßstäben nicht unbedingt genügt, so ist der Grad dieser Überlegenheit mit etwaigen Bodenunterschieden auf der Versuchsfläche kaum zu erklären. Der Gedanke liegt nahe, den Erntebestand des Versuchssaatgutes abermals und verstärkt für die Gewinnung von Versuchsmaterial zu beernten; da er mittlerweile zu einem Naturschutzgebiet gehört, stößt diese Nutzung als Genressource allerdings auf Schwierigkeiten. Es bliebe nur die zeitraubende Regeneration der Versuchsbäume (vgl. Kapitel 9.7). ♦

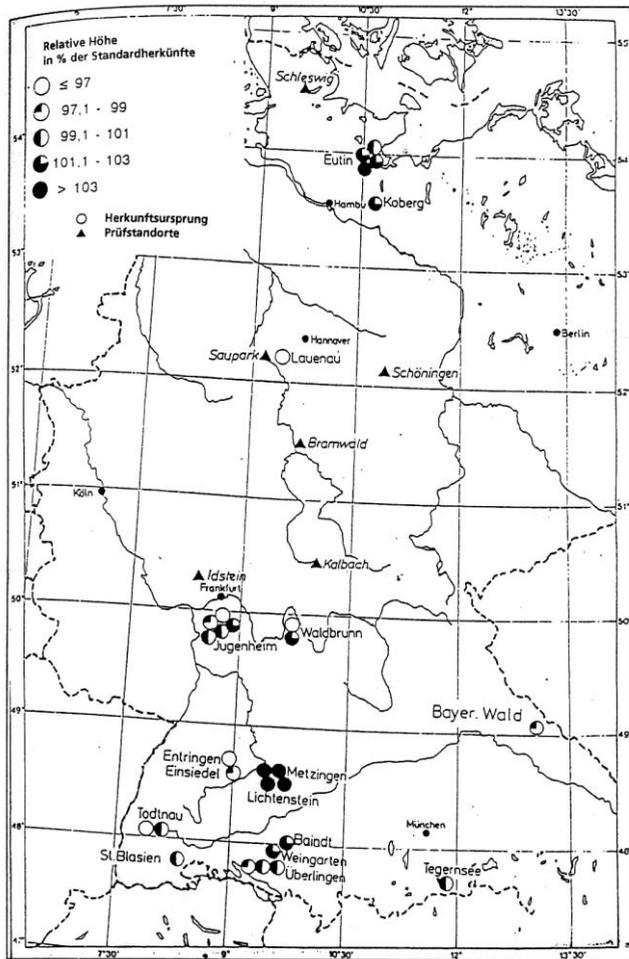


Abb. 10-3. Höhenwachstum von 29 Buchenprovenienzen im Alter von 41 Jahren (Kreisdiagramme) im Mittel über sechs Versuchsorte ▲ relativ zum Wachstum einiger Standardprovenienzen (aus Kleinschmit und Svobla 1996).

10.3.2 Massenauslese

Die Auslese phänotypisch herausragender Einzelbäume in – autochthonen oder örtlichen allochthonen – alten Beständen gilt sog. Plusbäumen. Mit der planmäßigen Plusbaumauslese hat man in den 40er Jahren des vorigen Jahrhunderts in Schweden begonnen (Andersson 1943, 1965). Wesentlich an diesem Verfahren ist der Vergleich mit Nachbarbäumen unter Berücksichtigung von deren Alter. Die Intensität dieser Art der Auslese ist groß; denn in der Regel wird nur ein Baum

unter Zehntausenden ausgelesen. Alte Plusbäume in autochthonen Beständen haben sich in Untersuchungen an Markergenloci als hochgradig heterozygot herausgestellt (Bergmann und Ruetz 1991). Klarheit über den Zuchtwert von Plusbäumen, d.h. den Phänotyp ihrer Nachkommen, lässt sich durch Nachkommenschaftsprüfungen (vgl. das Kapitel 10.3.3) gewinnen. Dabei hat sich vielfach herausgestellt, dass die Plusbaumauslese in Folge ihrer hohen Intensität züchterisch wirksam war.

10.3.3 Auslese von Elternbäumen

Die Auslese von Bäumen anhand ihrer Nachkommenschaft ist verlässlich, wenn auch kostenaufwendig. Früher wurden zu diesem Zweck die Bäume im Vertrauen auf die Zufälligkeit der Paarung einfach nach freier Bestäubung beerntet und ihre Absaaten unter Versuchsbedingungen geprüft. Heute benutzt man die Leistung von Kreuzungsnachkommen als Kriterium der Auslese von Elternbäumen.

In den Absaaten nach freier Bestäubung bzw. Befruchtung tragen die Sameneltern zwar mindestens die Hälfte zur genetischen Information der Nachkommen bei, doch sind ihre effektiven Pollenwolken grundsätzlich differenziert, so dass ihre Zuchtwerte kaum unverzerrt eingeschätzt werden können. Alternativ wurden sie mit einem einheitlichen Gemisch des Pollens aller Bäume des betreffenden Projekts künstlich bestäubt; man sprach von einem Polycross. Unter den Bedingungen des Polycross sind die Nachkommen eines Samenelters unter sich ebenfalls mindestens Halbgeschwister, zerfallen aber in vermutlich zahlreichere und etwa gleich große Vollgeschwisterfamilien. In beiden Fällen ist ihr Verwandtschaftsgrad jedoch nur ungefähr bekannt.

Verlässlichere Auskunft über Zuchtwerte geben Kreuzungsversuche nach den in Abb. 10-4 gezeigten Plänen. Zur Nachkommenschaftsprüfung nach dem faktoriellen Plan werden n Elternbäume mit je m anderen gekreuzt. Alle als Samen- bzw. Pollenelter in den Versuch eingehenden Bäume haben den gleichen Satz von Kreuzungspartnern. Es entstehen $m \times n$ Vollgeschwisterfamilien, und alle Nachkommen eines Elternbaums sind untereinander mindestens Halbgeschwister. Der Zuchtwert eines als Samenelter verwendeten Baums ergibt sich etwa aus dem Mittelwert seiner m Nachkommenschaften, der eines als Pollenelter verwendeten Baums aus dem seiner n Nachkommenschaften.

Aus einem Diallel entstehen $n(n-1)/2$ Vollgeschwisterfamilien; alle Nachkommen eines der n Elternbäume sind auch hier untereinander mindestens Halbgeschwister. In der in Abb. 10-4 gezeigten Form des Diallels fehlen die Nachkommen aus Selbstbefruchtung und reziproker Kreuzung. Jeder Elternbaum hat den Satz der anderen $n-1$ als Kreuzungspartner. Der Zuchtwert eines Elternbaums ergibt sich aus dem Mittelwert seiner $n-1$ Nachkommenschaften. Das Diallel ist nur bei kosexuellen Baumarten anwendbar.

	1	2	3	4	...	m
1	x	x	x	x	...	x
2	x	x	x	x	...	x
.						
.						
.						
n	x	x	x	x	...	x

	1	2	3	4	...	n	
1		x	x	x	...	x	
2			x	x	...	x	
3				x	...	x	
4							x
.							.
.							.
n-1						x	

Abb. 10-4. Zwei Beispiele gebräuchlicher Kreuzungspläne. Oben: Faktorieller Plan. Unten: Diallel.

Wie man leicht berechnen kann, entstehen bei der Nachkommenschaftsprüfung nach den in Abb. 10-4 dargestellten Plänen aus einer begrenzten Anzahl von Elternbäumen große Anzahlen von Familien verwandter Nachkommen. Die Anzahl der Elternbäume ist wegen der sich daraus ergebenden Größe der für die versuchsmäßige Prüfung erforderlichen Flächen aber notwendig begrenzt. Durch unvollständige Kreuzungspläne, nach welchen nur ein Teil der Nachkommenschaften entsteht, werden diese Nachteile vermieden, doch umfassen Zuchtpopulationen stets mehrere solche Materialien wie Elternbäume und ihre Nachkommen.

10.3.4 Auslese unter den Nachkommen

Die nach Kapitel 10.3.3 hergestellten Nachkommenschaften werden in Serien von Feldversuchen geprüft. Diese Versuche dienen aber nicht nur der Auslese von Elternbäumen, sondern sind auch Instrument der Auslese unter den Nachkommen. Und zwar wird sowohl zwischen Familien als auch zwischen Bäumen ein und derselben Familie ausgelesen; man spricht daher von kombinierter Auslese. Je nach Variation am Niveau der Familien bzw. dem der Einzelbäume wird intensiver zwischen bzw. innerhalb von Familien ausgelesen. Dies hat Aus-

wirkungen nicht nur auf den mittleren Verwandtschaftsgrad aller ausgelesenen Nachkommen, sondern auch auf die Variation im genetischen Hintergrund, wie Beispiel 10-2 zeigt.

Beispiel 10-2. Kombinierte Auslese bei Aspenfamilien. Im Rahmen einer Untersuchung der Wirkung kombinierter Auslese unter den Nachkommen eines faktoriellen Kreuzungsversuchs mit je sieben ♀ und ♂ Aspen fanden Hattemer und Gallo (1994) bei einer Inventur von fünf Enzymgenloci einen starken Rückgang von deren genetischer Vielfalt, sofern 5 der 49 Familien ausgelesen wurden; je nach Auslesemerkmal ging dieser Parameter auf Werte zwischen 50 % und 1 % seines Ausgangswerts zurück. Bei Massenauslese unter den Nachkommen ohne Rücksicht auf deren Familienzugehörigkeit traten dagegen an den Markergenloci keine Vielfaltverluste ein, auch wenn hier die Auslese von 10 % der Bäume ähnlich intensiv war wie die zwischen Familien. Erfolgt die kombinierte Auslese auf Wüchsigkeit mit größerer Intensität unter den Individuen als unter den Familien, wäre sie von größeren Züchtungsfortschritten begleitet. Geeignete Vorgehensweisen bedeuten also Schonung für die Variation im genetischen Hintergrund ohne nennenswerte Einbuße an züchterischer Effizienz. ♦

10.3.5 Auslese von Klonen

Phänotypisch überlegene Individuen vegetativ vermehrbarer Baumarten werden nach Verklonung in Serien von Feldversuchen geprüft. Dieses Verfahren spielt bei der Züchtung besonders von Arthybriden sowohl von Pappeln als auch Eukalypten eine wichtige Rolle.

Da vegetative Abkömmlinge eines Baums genetisch gleich sind, können die einzelnen Versuchseinheiten (Parzellen) wesentlich kleiner sein als die in Provenienzversuchen und Nachkommenprüfungen; dadurch wird die Klonauslese effizienter und der Aufwand vermindert sich erheblich.

10.3.6 Multiple population breeding

Aus der Überlegung, dass sich die Umweltsituation von Baumpopulationen im Verhältnis zu deren Generationsdauer rasch ändern kann, und dass während des langen forstlichen Produktionsprozesses die Anforderungen des Marktes Änderungen der Züchtungsziele erzwingen kann, entstand das Prinzip des ‚multiple population breeding‘ (Namkoong 1976), welches die Aufteilung einer Basis- bzw. Erhaltungspopulation in etwa 20 Unterpopulationen nach Art einer Metapopulation vorsieht. Wir behalten den von Namkoong²⁰ geprägten Begriff bei. In diesen Unterpopulationen stehen Züchtung und Generhaltung in enger Wechselbezie-

²⁰ Für seine Verdienste um die Theorie der Züchtung von Waldbäumen bei Aufrechterhaltung ihrer genetischen Variation wurde GENE NAMKOONG im Jahre 1994 mit dem Wallenberg-Preis ausgezeichnet.

hung. In den Unterpopulationen werden durch Auslese auf verschiedene Merkmale oder aber durch Auslese auf ein und dasselbe Merkmal unter verschiedenen Umweltbedingungen teilweise eigene Züchtungsziele verfolgt. Eriksson(2005b) entwarf einen Komplex von Verfahrensweisen, durch welche allen Unterpopulationen eine Funktion für Züchtung und/oder Generhaltung zugewiesen wird. Sie tragen den bei der Auswahl von Genressourcen auf regionaler Ebene (vgl. Kapitel 6.4) angelegten Maßstäben Rechnung. Die Maßnahmen umfassen auch Kreuzungen zwischen Unterpopulationen. Von diesem Verfahren wird erwartet, dass es in besonderer Weise den Anforderungen sowohl von Züchtung als auch Generhaltung gerecht wird (Namkoong 1984).

10.4 Vermehrung von Züchtungsprodukten

In der Forstwirtschaft kommt gegenüber der Landwirtschaft die Verwendung von Züchtungsprodukten erst allmählich in Gang. Dies hängt mit dem bei Waldbäumen zeitraubenden Züchtungsvorgang zusammen. Die nach den oben skizzierten Ausleseverfahren gewonnenen Züchtungsprodukte stellen zunächst unter wirtschaftlichem Blickwinkel erhaltenswerte Genressourcen (Ziel a) dar. Die Nutzung zu den Zielen (b) und (c) ausgewählter Genressourcen wird erst im Kapitel 12 behandelt.

Erst die Überführung von Züchtungsergebnissen in Vermehrungspopulationen bzw. ihre Regeneration und die Abgabe an den Waldbau zum Aufbau von Produktionspopulationen rechtfertigt die teilweise hohen Investitionen in Kreuzungen bzw. Feldversuche. Anders als etwa bei der Regeneration einer *in situ* aufbewahrten Genressource, bei welcher die Flächengröße und folglich auch der Populationsumfang in etwa unverändert bleiben, dient die starke Vermehrung von Züchtungsprodukten deren wirtschaftlicher Nutzung. Die Nutzung ist umso ergiebiger, je mehr Bäume man bei dieser Vermehrung herstellt. Damit steigt – anders als in der Natur – gegenüber der begrenzten Anzahl von Elternbäumen die Anzahl ihrer Nachkommen beträchtlich an.

10.4.1 Geprüfte Provenienzen

Je nach Anzahl und Umfang leistungsstarker Provenienzen bilden diese die Grundlage eines Züchtungsprogramms; sie werden in bereits laufende Programme integriert. Für die Gewinnung von Vermehrungsgut zur Begründung von Produktionsbeständen kommt in erster Linie die abermalige, diesmal großmaßstäbliche, Beerntung der Bestände im Ursprungsgebiet der Populationen in Frage, welche früher zur Anzucht des Versuchsmaterials beerntet worden waren. Dies zwingt zur Begrenzung der Versuchsdauer, liegt aber im Interesse frühzeitiger Überführung von Versuchsergebnissen in den Waldbau.

10.4.2 Geprüfte Saatguterntebestände

Die Auslese von Saatguterntebeständen aufgrund experimenteller Prüfung ihrer Nachkommenschaft ist in Kapitel 10.3 unter den Züchtungsmethoden im engeren Sinne nicht erwähnt. Sie stellt nichtsdestoweniger eine Form der Auslese dar, wenn sie auch etwas schwerfällig ist (Grotehusmann 2009). Steiner (2012) verwies auf Nachteile, die bei einem systematischen Vergleich mit anderen derzeit angewandten Züchtungsverfahren sichtbar wurden. Vermehrungsgut mit eventuell erhöhter Ertragerwartung lässt sich so lange gewinnen, solange die Erntebestände nach Abschluss der Nachkommenschaftsprüfung beerntet werden können.

10.4.3 Klonsamenplantagen

Die Umsetzung eines auf der Plusbaumauslese beruhenden Züchtungsfortschritts durch Klonsamenplantagen steht und fällt mit der Nähe ihres Reproduktionssystems zum panmiktischen. Nachdem der Anlageplan von Klonsamenplantagen im Rahmen der Generhaltung in Kapitel 9.5 beschrieben wurde, sind hier nur noch einige allgemein wichtige Anforderungen zusammengestellt.

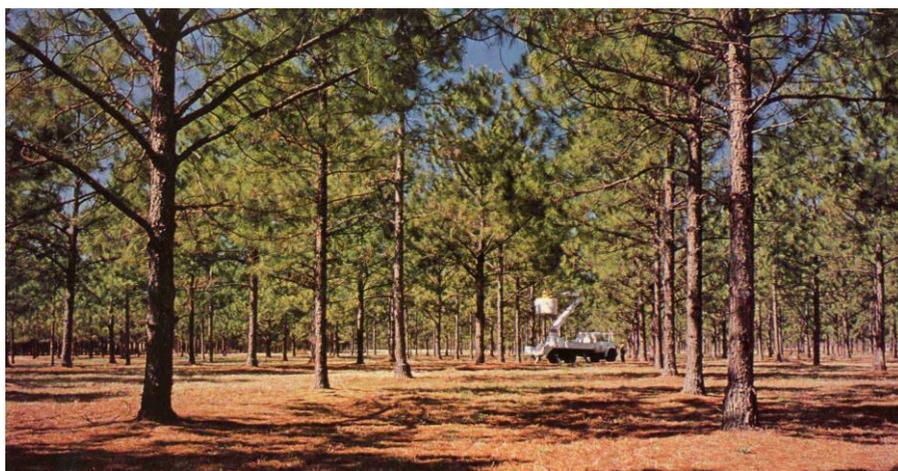


Abb. 10-5. Ältere Klonsamenplantage einer Kiefernart in Nordamerika. Im Hintergrund erkennt man eine fahrbare Auszählerleiter für die Zapfenernte (nach Informationen von International Paper Company, ohne Jahresangabe).

Plusbäume wurden oft bereits unmittelbar nach der Auswahl, d.i. vor Beginn der Nachkommenschaftsprüfung, gepfropft und im Interesse rascher Vermehrung in Klonsamenplantagen überführt; dort lassen sich bei Einsetzen der Blüte die erforderlichen Kreuzungsarbeiten leichter vornehmen. Erfahrungsgemäß unterlaufen bei der gleichzeitigen Pfropfung zahlreicher Klone Verwechslungen bzw. Irrtümer. Zudem stirbt bei einigen Pfropflingen nach der Auspflanzung das Reis ab

und die Unterlage wächst durch. Diese Umstände haben unangenehme Weiterungen, wenn später die Kreuzungen für die Nachkommenschaftsprüfung an den Pfropflingen angestellt werden. Daher empfehlen sich bald nach der Anlage der Plantage Identitätskontrollen mittels genetischer Marker. Deren Effizienz ist umso größer, je variabler die Marker sind (Wagner und Weeden 2001, Kownatzki und Maurer 2002, Maurer *et al.* 2002a und b, Rogge *et al.* 2006). Identitätskontrollen aller Pfropflinge sind unbedingt anzuraten, denn bestehende Unstimmigkeiten übertragen sich auf die Nachkommenschaften in den Feldversuchen.

Die Pflanzung der Pfropflinge in weitem Verband vermindert die Populationsdichte, gleichzeitig aber fördert gelegentlicher Beschnitt die Kronenausformung; die Saatguternte wird dadurch wesentlich erleichtert (Abb. 10-5). Nach dem Abschluss der Nachkommenschaftsprüfung werden die Klone entfernt bzw. die ersetzt, welche weniger befriedigende Nachkommen hatten.

Eine Klonsamenplantage zur Erzeugung des Saatgutes von Plusbäumen lässt sich als Genressource gem. Ziel (a) betrachten, wenn der besonders hohe Zuchtwert der enthaltenen Klone durch die Prüfung ihrer Nachkommenschaften oder die Prüfung der Nachkommenschaft der Samenplantage insgesamt ermittelt wurde. Sofern unter den Nachkommen von Klonsamenplantagen wiederum ausgelesen wird (vgl. Kapitel 10.3.4), bleiben diese Plantagen auch Bestandteil der Zuchtpopulation.

Bei der Diskussion der in Kapitel 7.3.1 diskutierten Mindestumfänge von Genressourcen war unterstellt, dass die betreffende Genressource – auch eine Samenplantage oder ein Erhaltungsbestand – die einzige ist, mit der eine Population erhalten werden soll. Bei der Vermehrung von Züchtungsprodukten mag es aber mehr als nur je eine Genressource von Populationen geben. Für die Bewertung von Züchtung unter dem Aspekt der Generhaltung ist also der Gesamtumfang dieser Samenplantagen zugrunde zu legen.

Ein wichtiges Planungselement stammt aus der Züchtung von Eukalypten. Da die meisten Arten dieser Gattung nicht nur in einem gewissen Grade selbstfertil sind, sondern auch der Anteil der Selbstbefruchtung mit etwa 30 % sehr hoch ist und Inzucht zu deutlicher Inzuchtdepression führt, schlugen Hodgson (1976) und später Moran *et al.* (1989) unter dem Aspekt der Inzuchtvermeidung vor, Pfropfreiser mehrerer verschiedener Bäume auf ein und dieselbe Unterlage aufzubringen. Damit entsteht inniger Kontakt zwischen genotypisch verschiedenen Kronenteilen. Insekten, die wenig Anlass zu Futterflügen zwischen großen Kronen haben, bewirken dann selbst bei längerem Verweilen in ein und derselben Krone häufiger auch Fremdbestäubung nach Geitonogamie. Man könnte diesen Gedanken auf windbestäubte Baumarten übertragen, auch wenn die Reichweite des effektiven Pollentransports hier allenfalls aus anderen Gründen begrenzt ist. Ideal wäre, überhaupt nur wenige oder nur ein einziges Pfropfreis je Genotyp in die Plantage einzubringen. Damit würde die effektive Anzahl von Genotypen in der Plantage stark erhöht. Ohnehin ist in Populationen derjenigen Waldbaumarten, die nicht

vegetativ reproduzieren, die Existenz von ramets unbekannt. Dieses Verfahren ließe in den mit diesem Saatgut begründeten Beständen viel größere genetische Variation erwarten.

Die Investitionen in die Anlage von Samenplantagen sind namentlich durch die Prüfung der Nachkommenschaft der enthaltenen Klone hoch. Daher besteht der Trend zu jahrzehntelanger Beerntung, so dass die Nachkommen einer begrenzten Anzahl von Genotypen auf große Waldflächen gelangen. Zu den züchterisch am intensivsten bearbeiteten Baumarten überhaupt gehören heute neben Koniferen Arten von *Eucalyptus*; an Saatgut ihrer Züchtungsprodukte besteht großer Bedarf. Die Samenproduktion einiger dieser Arten ist dabei sehr hoch. So enthält nach Eldridge *et al.* (1994, *loc. cit.* p. 225) schon 1 kg Saatgut von *Eucalyptus globulus* 70.000 Samen, die gleiche Menge von *E. grandis* gar 700.000 Samen. In Verbindung mit dem hohen Samenertrag von Samenplantagen bedeutet das, dass man mit der jährlichen Saatgutproduktion von 40 kg je Hektar Samenplantage jährlich eine Fläche von 10.000 ha Reinbestand aufforsten könnte. Ähnliche Größenordnungen der Anzahl von Samen je kg liegen nach Tab. 10-1 nur bei einheimischen Koniferen vor.

Tab. 10-1. Tausendkorngewichte sowie die Anzahlen von Samen je kg Saatgut einiger einheimischer Baumarten (aus Rohmeder 1972).

Baumart	Tausendkorn- gewicht in g	Anzahl Samen je kg
Kiefer	6,3	158.000
Fichte	7,7	130.000
Winterlinde	40	25.000
Bergahorn	83	12.000
Stieleiche	3030	330

Zu den Funktionen von Samenplantagen sind einige abschließende Bemerkungen angebracht. Samenplantagen sind ein in der Züchtung weltweit eingesetztes Instrument (mit allerdings viel älterer Entstehungsgeschichte). Sie stellen Vermehrungspopulationen dar und dienen in Form der Klonsamenplantage der Umsetzung eines – etwa durch Zuchtbaumauslese erzielten – Züchtungsfortschritts in die forstliche Praxis. Im Gegensatz dazu ist die Erhaltungssamenplantage ein Instrument der Generhaltung. Da ihre Klone kein Ergebnis künstlicher Auslese darstellen, ist die Erhaltungssamenplantage alles andere als ein Instrument der Züchtung; sie benutzt zwar eine von Züchtern entwickelte Technik, aber zu ganz anderen Zwecken. Würde man wie im Fall der Plusbäume die Aufnahme von Reliktbäumen in eine Samenplantage mit intensiver künstlicher Auslese auf Ertrag verbinden, wäre die Bezeichnung ‚Erhaltungssamenplantage‘ irreführend.

10.4.4 Sämlingssamenplantagen

Ist ein Feldversuch zur Nachkommenschaftsprüfung abschließend ausgewertet, entfernt man im Rahmen kombinierter Auslese die weniger wüchsigen Familien sowie die weniger wüchsigen Einzelbäume in Familien. Dadurch lässt sich der Feldversuch jetzt als Sämlingssamenplantage verwenden. Das Kollektiv der auf diese Weise ausgelesenen Versuchsbäume verbleibt in der Zuchtpopulation, dient aber gleichzeitig als Vermehrungspopulation, mit welcher ein durch die Auslese erzielter Züchtungsfortschritt umgesetzt wird.

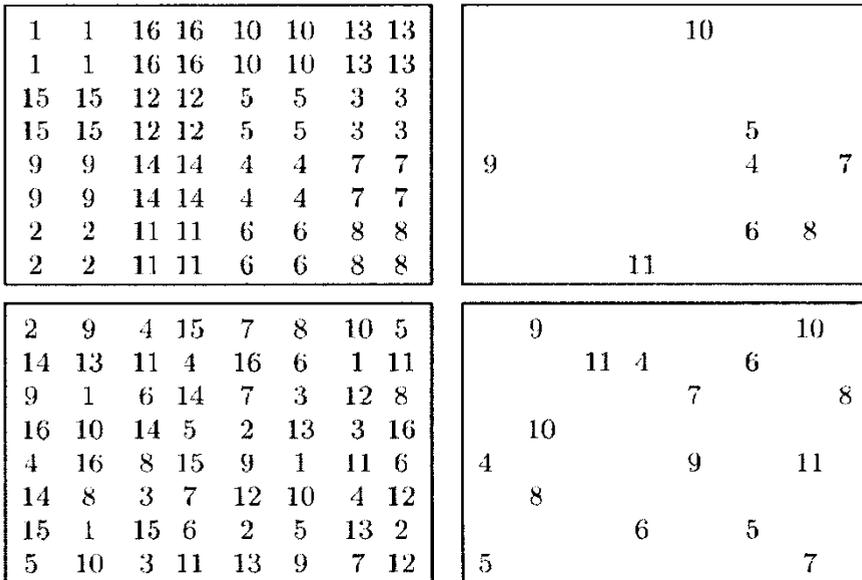


Abb. 10-6. Ausschnitt aus dem Plan einer Sämlingssamenplantage. Oben: Eine (zufallsmäßig angelegte) Wiederholung der 16 Familien umfassenden Nachkommenschaftsprüfung in Vierbaumparzellen links vor und rechts nach der Auslese. Unten: Eine Wiederholung bei Anlage des Versuchs in Einbaumparzellen. Hier sind Vollgeschwister nicht mehr unmittelbar benachbart, so dass nach erfolgter Auslese für die Nutzung als Samenplantage zwei Bäume je Familie beibehalten werden können (aus Finkeldey und Hattemer 2007 loc. cit. Chapter 12.8.2).

In dem in Abb. 10-6 gezeigten hypothetischen Beispiel werden unter den 16 Familien die mit den Nummern 4 bis 11 ausgelesen. In jeder Vierbaumparzelle der Nachkommenschaftsprüfung (oben) kann zur Vermeidung unmittelbarer Nachbarschaft zwischen Vollgeschwistern ferner nur ein einziger Baum ausgelesen werden; die anderen werden entfernt. Die verbleibenden Bäume sind unregelmäßig über die Fläche verteilt, was bei begrenzter Pollenverbreitung zu unausgewogener Befruchtung führen kann. Die Anlage des Feldversuchs in Ein-

baumparzellen (unten) wirkt sich hier insofern günstiger aus, als die je zwei verbleibenden Bäume je Familie gleichmäßiger über die Fläche verteilt sind. Nach Abb. 10-4 können Bäume verschiedener Familien nur noch Halbgeschwister sein. Da anders als im Falle von Klonsamenplantagen die Anordnung in Sämlingssamenplantagen kaum mehr korrigiert werden kann, sind hier Nachbarschaften zwischen verwandten Bäumen besonders bei begrenzter Anzahl von Kreuzungseltern nicht zu vermeiden. Bereits die Anlage des Feldversuchs, besser noch die Planung des Kreuzungsversuchs, muss also der späteren Umwandlung in eine Sämlingssamenplantage Rechnung tragen.

In Beispiel 10-3 werden einige Befunde über das Reproduktionssystem einer Sämlingssamenplantage und dem eines Bestands wiedergegeben.

Beispiel 10-3. Saatgut aus einem Bestand und einer Sämlingssamenplantage einer Kiefernart. Bei den Pinaceen setzt nach Selbstbestäubung unter den Embryonen alsbald Mortalität ein, so dass bereits in den reifen Samen nur noch geringere Anteile von Nachkommen aus Selbstbefruchtung vorkommen. Mehrere Autoren berichteten dagegen über Selbstfertilität und teilweise hohen Anteil von Selbstbefruchtung bei der Reproduktion von *Pinus merkusii* Jungh. et de Vriese, der einzigen südhemisphärischen Pinacee. Changtragoon und Finkeldey (1995) hatten in thailändischen Vorkommen dieser selbstfertilen Kiefernart einen weiten Bereich des Anteils von Fremdbefruchtung zwischen 0,02 und 0,84 gefunden. Nach Siregar und Hattemer (2001) war in einer javanischen Sämlingssamenplantage der an acht Enzymgenloci geschätzte mittlere Anteil der Fremdbefruchtung – einschließlich der durch Verwandte – mit Werten zwischen 0,8 und 0,9 aber recht hoch, ~in einem natürlichen artenreichen Mischbestand auf Sumatra mit Werten >0,9 bzw. ≈ 1 noch geringfügig höher. Im Bestand war der Anteil aus Selbstbefruchtung entstandener Nachkommen einzelner Bäume in der Nachbarschaft anderer Kiefern und solchen in der Umgebung von Laubbäumen ähnlich. In der Sämlingssamenplantage zeigten auf verschiedenen Wiederholungen des ursprünglichen Feldversuchs verwandte Bäume ähnliche Anteile von Selbstbefruchtung.

Es lässt sich schließen, dass hier bei der Reproduktion im Bestand mit hohem Anteil von Laubbäumen gegenüber der Sämlingssamenplantage als einem Reinbestand die Pollenausbreitung keineswegs behindert war. Es gab nur schwache Hinweise auf einen nennenswerten Anteil von Fremdbefruchtung durch verwandte Bäume. Auch in diesen beiden Populationen waren die individuellen effektiven Pollenwolken deutlich differenziert, was bei der offensichtlich wirksamen Pollenverbreitung jedoch eher mit ausgeprägter phänologischer Variation erklärt werden muss. ♦

Mit Rücksicht auf die genetische Variation in der Sämlingssamenplantage ist besonders im Rahmen wenig umfangreicher Zuchtpopulationen daran zu denken, nicht einfach die ‚besten‘ Familien und in diesen die ‚besten‘ Bäume auszuwählen,

sondern auch im Hinblick auf die Gewinnung von Saatgut eine geringe Anzahl relativ wüchsiger Bäume aus Familien mit geringerer mittlerer Leistung in der Samenplantage zu belassen. Dies kommt einem Verzicht auf die Nutzung eines Teils des Züchtungsfortschritts zugunsten der Erhaltung genetischer Variation gleich, wie durch die in Beispiel 10-2 referierten Ergebnisse nahegelegt wird.

Die von der Nachkommenschaft aus Sämlingssamenplantagen erwartete genetische Vielfalt ist je nach der Anzahl der Elternbäume geringer oder größer als die aus Klonsamenplantagen; nur die genotypische Vielfalt dürfte etwas höher sein. Hinsichtlich der genetischen Diversität sind pauschale Aussagen kaum zu machen. Waren jedenfalls die Zuchtpopulationen von Anfang an zu klein und überdies die Auslese zu intensiv, kann die anschließende Entscheidung für Samenplantagen des einen oder anderen Typs nichts Wesentliches mehr ändern.

Ritland und El-Kassaby (1985) untersuchten Saatgut einer aus sowohl Klonen als auch Sämlingsfamilien zusammengesetzten Samenplantage von Douglasie. Der an den Klonen gemessene Anteil der Nachkommen aus Selbstbefruchtung betrug 2 %. Der Anteil von Fremdbefruchtung durch verwandte Bäume (der milderen Form der Inzucht) betrug aufgrund der (teilweise unterschiedlichen) Größe der Familien dagegen 7 %. In welchem Maße bei diesem Teil der Nachkommenschaft Mortalität später eintrat, ist unbekannt.

10.4.5 Geprüfte Klone

„In my opinion growing pure clones should be completely excluded in silviculture. Mixed stands with more than one hundred clones should be the aim.“

KLEINSCHMIT (1978)

Der massierte Anbau eines einzigen geprüften Klons würde zu Produktionsbeständen ohne jegliche genetische Variation führen. Daher ist es zur Risikominderung üblich, grundsätzlich mehrere Klone als Klongemisch für den Anbau zu verwenden. Bei gegebenen genetischen Unterschieden zwischen den Klonen ist die genetische Diversität eines Gemischs jeweils dann am größten zu erwarten, wenn alle Klone mit der gleichen Anzahl von Bäumen vertreten sind; nur in diesem Falle entspricht deren effektive Anzahl ihrer Zensusanzahl. Da Züchtungserfolge auf vegetativem Wege gewissermaßen ‚eins zu eins‘ in die Praxis umsetzbar sind, stellt Klonwaldbau eine nach wie vor attraktive Option dar (vgl. die Beispiele 10-4 und 10-5). Beispielhaft sind die Erfolge eines sehr umfangreichen Züchtungsvorhabens mit der Gattung *Eucalyptus* der Fa. Aracruz Florestal in São Paulo, Brasilien²¹. Dort hat der großflächige Anbau von Hybridklonen mit besonders

²¹ Für ihre Verdienste um die Züchtung von Hybridklonen dieser Baumgattung wurden im Jahre 1984 LEOPOLDO G. BRANDAO, EDGARD CAMPINHOS JR., NEY M. DOS SANTOS und YARA K. IKEMORI mit dem Wallenberg-Preis ausgezeichnet.

raschem Jugendwachstum im Kurzumtrieb sehr hohe Ertragsleistungen erbracht. Besonders attraktiv ist die Einheitlichkeit des Holzes aus solchen Plantagen, das der Zellstoffherzeugung zugeführt wird. Sie lässt sich dadurch erreichen, dass man Klone nicht nur entsprechend ihrer Wuchsrelation, ihren Standortsanforderungen und ihren Resistenzeigenschaften, sondern auch nach ihrer Holzqualität zusammenstellt. In diesen Anbauten werden heute verschiedene Vorkehrungen getroffen, um das Risiko des Ausfalls ganzer Bestände durch den Ausfall von Klonen zu vermeiden. In anderen Gegenden der Welt gibt es dagegen Anbauten eines einzigen Klons auf Tausenden von Hektaren.

Beispiel 10-4. Raschwüchsige Klone der Vogelkirsche. Meier-Dinkel *et al.* (1997) berichteten von Auslesen auf Wüchsigkeit und Schaftform in der Nachkommenschaftsprüfung von Samenplantagen dieser mit raschem Jugendwachstum ausgestatteten Baumart; deren Ergebnisse wurden anschließend in Klonprüfung genommen. Pflanzgut der mittlerweile dritten Züchtungsgeneration (1. Plusbaumauslese, 2. deren Nachkommenschaftsprüfung nach freier Abblüte in Wildbeständen oder Klonsamenplantagen mit nachfolgender Familienauslese und 3. Klonprüfung der von Bäumen in diesen Feldversuchen hergestellten Abkömmlinge) war damals für die nahe Zukunft in Aussicht gestellt (Kleinschmit *et al.* 2001). Meier-Dinkel (2003) berichtet von starker Überlegenheit dieser *in vitro* vermehrten Klone. Es war beabsichtigt, ein Gemisch von 30 bis 40 der 150 in Prüfung befindlichen Klone zur Zulassung als Geprüftes Vermehrungsgut zu beantragen. Beim Aufbau von Gemischen aus Klonen bekannter Abstammung in mehreren Bundesländern werden Resistenzeigenschaften, aber auch ihre Kompatibilitätseigenschaften, berücksichtigt. ♦

Beispiel 10-5. Raschwüchsige Fichtenklone. Wie in Kapitel 10.3.5 bereits erwähnt, kann die Anbaueignung von Klonen in Serien von Feldversuchen sehr effizient geprüft und durch die vegetative Massenvermehrung ebenso effizient umgesetzt werden. Die ökologisch bedeutsamen Merkmale Beginn und Abschluss der Wachstumsperiode zeigen in Fichtenpopulationen erfahrungsgemäß große Unterschiede, die sich beim Klonanbau wiederholen (Kleinschmit 1979).

40 Fichtenklone aus einer Population im Bereich des Forstamtes Westerhof im Harz zeigten im Alter von 17 Jahren an sieben ökologisch sehr verschiedenen norddeutschen Versuchsorten große Wachstumsunterschiede. Dabei verhielten sich die Stecklinge ähnlich wie Sämlinge aus der gleichen Population (Isik *et al.* 1995). Ein größeres Kollektiv von 154 Klonen zeigte an sechs westdeutschen Versuchsorten so große Variation, dass durch die Auslese der 20 % wüchsigsten Klone ein Fortschritt in der Volumenleistung von 50 % zu erzielen war (Kleinschmit und Svolba 1998). Die Autoren stellten in Aussicht, dass die Klonprüfungen nach entsprechender Auslese auch als Saatguterntebestände genutzt werden könnten. An welche Form der Regeneration auch immer gedacht sein mag – die intensive

Prüfung in Feldversuchsserien macht wüchsige Klone zu einer genetischen Ressource unter dem Aspekt von Ziel (a). Selbst bei Vorbehalten gegenüber dem großflächigen Klonanbau einer langlebigen Massenbaumart muss man bedauern, dass dieses Modellvorhaben inzwischen abgebrochen werden musste. ♦

Protagonisten des Klonwaldbaus haben eine ganze Reihe von Gründen für die Aufrechterhaltung genetischer Variation in Produktionsbeständen angeführt. (Kleinschmit 1978, 1979). Einige zwischenzeitlich unternommene Annäherungen an die Fragen der Zusammensetzung von Klöngemischen wurden von Finkeldey und Hattemer (2007, *loc. cit.* Kap. 13.10) referiert.

Die im Rahmen der Züchtung künstlich durch vegetative Vermehrung hergestellten Klone stellen etwas anderes dar als die aus vegetativer Reproduktion, also Wurzelbrut, entstandenen Klone etwa in Populationen der Rosaceen, welche das Ergebnis einer evolutiven Entwicklung repräsentieren. Am Beispiel der Vogelkirsche *untersuchten* Stoeckel *et al.* (2006) die Funktion letzterer bei der Erhaltung von genotypischer Diversität und der Entstehung von Heterozyotenüberschuss.

10.5 Genetische Variation in Plantagensaatgut

Zu diesem Aspekt der Domestikation von Waldbaumpopulationen gibt es in der Literatur einige Berichte. Vergleiche der genetischen Variation der Nachkommenschaft von Beständen einerseits und Klonsamenplantagen andererseits hinken etwas, wenn die Entstehung des Ausgangsmaterials unberücksichtigt bleibt. Ein Bestand kann je nach den Umständen seiner Entstehung viel oder wenig Variation aufweisen und zudem mehr oder weniger repräsentativ beerntet worden sein. Die Plantagenklone waren in der Regel nicht in den zum Vergleich herangezogenen Beständen selektiert worden. Auch über das Verfahren der Ernte des für die Untersuchungen herangezogenen Samenmaterials können in diesem Zusammenhang nur sehr wenig präzise Angaben gemacht werden. Schließlich beerntet man Klonsamenplantagen und Bestände je nach Bedarf vollständig oder nur teilweise. Schließlich kann eine solche Plantage viele oder nur mäßig viele Klone umfassen und auch aus anderen Gründen mehr oder weniger variabel sein (Bergmann und Ruetz 1991).

Weder Bestände noch Samenplantagen sind reproduktiv vollständig isoliert, was bei Beständen nicht verwundert. Die Samenplantagen wurden im Interesse der Umsetzung von Auslesefortschritten immer schon im Streben nach räumlicher Isolation angelegt. Vergleiche zwischen Nachkommen aus Samenplantagen und Beständen sind aber von der Frage der Isolation gegen Eintrag effektiven Pollens nicht zu trennen. Seit man beginnend mit dem Jahre 1961 anhand der Inventur genetischer Marker den Eintrag effektiven Pollens schätzen konnte, gab es trotzdem immer wieder Berichte über einen hohen Anteil von Kontamination. Zum Beispiel wiesen Pakkanen *et al.* (2000) in einer 13 ha großen finnischen

Klonsamenplantage von Fichte während dreier Reproduktionsperioden anhand von Alloenzymen zwischen mindestens 69 und 71 % effektiven Externpollen nach. Dieser Umstand bewirkt natürlich eine Erhöhung der effektiven Populationsgröße, wenn diese auch nicht zu beziffern war. Nach einer Übersicht von Adams und Burczyk (2000) bewegte sich der Anteil effektiven Externpollens in Klonsamenplantagen von sechs Baumarten um einen Mittelwert von 45 % mit Extremwerten von 1 % und 91 %. Samenplantagen werden in weitem Verband begründet und erzeugen weniger Pollen als ausgedehnte Bestände der gleichen Baumart in der Umgebung; daher kann deren effektiver Pollen einen hohen Anteil haben oder in Einzelfällen sogar überwiegen. Jedoch erwiesen sich die geschätzten Anteile als offensichtlich unabhängig von der Flächenausdehnung der Plantage. Mit verschiedenen Methoden ließe sich der jahreszeitliche Eintritt der Blüte verzögern und so das Ausmaß der Pollenkontamination verringern.

Zudem kann in einem gegebenen Erntejahr die genetische Variation der Samen von Beständen wie Samenplantagen gerade einmal groß oder weniger groß ausgefallen sein, so dass die verglichenen Samenkollektive nicht unbedingt repräsentativ sind. Pauschale Erwartungen sind also von Methoden des empirischen Nachweises streng zu trennen. Schließlich wurde bislang nur Saatgut untersucht; auch kann erst die Analyse mehrerer Ergebnisse ein verlässliches Bild vermitteln. Das nachfolgende Beispiel 10-6 ist nichtsdestoweniger sehr instruktiv; obwohl die Untersuchung des Saatgutes anderen Zwecken diene, wird nachfolgend ein Nebenergebnis im Hinblick auf die genetische Variation beschrieben. Weitere ältere Berichte zu Vergleichen an anemogamen Baumarten finden sich bei Nagasaka und Schmidt (1985), Szmidt and Muona (1985), Godt *et al.* (2001), El-Kassaby (2000), Chaix *et al.* (2003) u.v.a. Kleinschmit *et al.* (2012) berichteten von effektivem Externpollen in einer Erhaltungssamenplantage des Wildapfels und von Methoden zu seiner Kontrolle (vgl. Beispiel 12-6).

Tab. 10-2. Genische Vielfalt (n) und gametische Multilocus-Diversität (v_{gam}) an zehn Enzymgenloci in neun Samenproben der Kiefer (nach Müller-Starck 1987 und pers. Mitt.). Die Werte von v_{gam} wurden mit 10^{-8} multipliziert.

Samenplantagen			Bestände		
Nr.	n	v_{gam}	Nr.	n	v_{gam}
3	32	0,661	1	34	26,244
4	29	0,083	2	34	22,045
5	27	0,039	6	30	0,233
7	30	0,087	9	30	0,350
8	33	20,995			
insges.	40	54,432		39	40,824
Mittel	30,2	4,373		32,0	12,218

Beispiel 10-6. Saatgut aus Beständen und Klonsamenplantagen von Koniferen.

Mit der hier zunächst referierten Untersuchung verfolgte Müller-Starck (1987) ein etwas anderes Ziel, doch legen Nebenergebnisse die nachfolgende Betrachtung nahe. An Samenproben aus fünf Klonsamenplantagen und vier Beständen von Kiefer schätzte der Autor anhand der Inventur von zehn Enzymgenlocus sehr unterschiedliche Werte von Variationsparametern. Was in Tab. 10-2 sofort auffällt, sind die in beiden Gruppen stark unterschiedlichen Vielfaltswerte.

Insgesamt wies das Saatgut aus den fünf Samenplantagen deutlich höhere gametische Diversität auf als das der vier Erntebestände; bei dessen Mischung entstünden also Bestände mit etwas größerer Diversität. Bei der Verwendung nur einer der vier zuerst aufgeführten Samenplantagen (mit der Nr. 8) verhielte sich dies allerdings ganz anders; zudem ist das Saatgut aus Beständen dem aus Samenplantagen im Mittel um mehr als das Doppelte überlegen. Die gametische Diversität über alle zehn Genloci variierte sowohl unter den Samenplantagen als auch unter den Beständen um das Mehrhundertfache. In einer der Samenplantagen traten ein bzw. in den Beständen zwei Werte in einer ganz anderen Größenordnung auf.

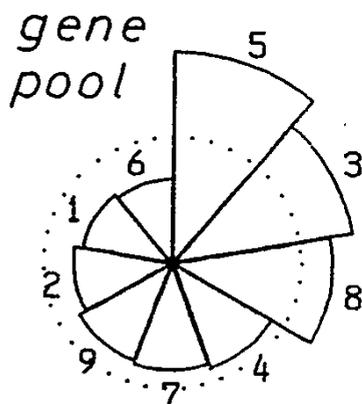


Abb. 10-7. Genische Differenzierung von neun Samenproben aus fünf Samenplantagen und vier Beständen der Kiefer. Die punktierte Kreislinie bezieht sich auf die mittlere Differenzierung $\delta = 0,05$. Die vier am geringsten differenzierten Proben (6, 1, 2 und 9) stammen aus Beständen (aus Müller-Starck 1987).

Die graphische Darstellung der Differenzierung in Abb. 10-7 zeigt eine typische Begleiterscheinung von vermutlich driftbedingt verringerter Vielfalt: Der Genvorrat (in der Abbildung als gene pool bezeichnet) der fünf Samenplantagen, auch der mit der größten Vielfalt (es handelt sich dabei um die Nr. 8), ist stärker differenziert, während das Saatgut aus allen einzelnen Beständen für das Gesamtmaterial jeweils repräsentativer ist. Interpretiert man die überlegene gametische Diversität des Plantagensaatgutes damit, dass die Plantagenklone jeweils in zahlreichen Beständen ausgelesen wurden, so widerspricht dessen stärkere Differenzierung diesem Erklärungsversuch. Obwohl mit dieser Untersuchung etwas andere Ziele verfolgt wurden, erlauben die Ergebnisse interessante Vergleiche mit anderen Studien. Die Nachkommenschaft von Plusbaumplantagen also der ersten und im Beispiel 10-6 einzigen Züchtungsgeneration, ließ ausgeprägte Unterschiede im Gefolge züchterischer Auslese kaum erwarten.

In einer wesentlich umfangreicheren, eigens geplanten Untersuchung fanden Sønstebo *et al.* (2018) nur geringe Unterschiede zwischen dem Saatgut aus fünf südnorwegischen Naturbeständen der Fichte und dem zweier Samenplantagen, deren (25 bzw. 60 vermutlich gleich repräsentierte) Klone aus der gleichen Region stammten. Offenbar waren die Erntebäume in den Beständen vorwiegend auch als Plantagenklone vertreten. Genetische Inventuren elf nuklearer Mikrosatelliten ergaben geringe genetische Differenzierung des Saatguts aus den Naturbeständen und den Samenplantagen; die genetische Diversität war in letzteren kaum verringert. Die effektive Populationsgröße N_e/N der Samenplantagen betrug zwischen 60 und 0,76. Als ein diversitätserhöhender Faktor erwies sich die Kontamination durch etwa 30 % Externpollen; bei dessen Berücksichtigung erhöhten sich die Schätzungen der effektiven Populationsgröße beträchtlich. Die Tragweite dieser Befunde für ein Gebiet mit viel Kahlschlag und einem hohen Anteil von Plantagensaatgut an der Bestandsbegründung ist nicht unerheblich. Für die vorgenom-

menen Vergleiche war sicher wichtig, dass die Plantagenklone für das Kollektiv der Erntebestände repräsentativ gewesen sein dürften. ♦

Die Untersuchungen der im Beispiel 10-6 referierten Art stellen eine Form des genetischen Monitorings dar, welcher in dem Maße Bedeutung zukommt, in dem Züchtungsprodukte zur Begründung von Produktionsbeständen Verwendung finden. Eine etwas allgemeinere Darstellung der Problematik gaben Hattemer *et al.* (1982).

10.6 Züchtung und forstgenetische Ressourcen

„Technology is neither the problem nor the solution, it is a tool that we have available that can be used well or poorly.“

(NAMKOONG 2000)

Die Züchtung von Kulturpflanzen und Haustieren ist für die Ernährung der Menschheit seit langem notwendig, und die Bedeutung der Pflanzen- und der Tierzüchtung nimmt mit dem Anwachsen der Weltbevölkerung zu. Gewisse Verfahren der Züchtung von Waldbäumen sind angesichts belegter Züchtungserfolge als ratsam bis notwendig einzustufen. Sowohl hierzulande als auch in anderen Ländern ist der gesamte Vorgang der Erhaltung forstgenetischer Ressourcen institutionell wie personell mit der Züchtung von Waldbäumen eng verknüpft.

Die heutige enge institutionelle Verzahnung von Generhaltung und Züchtung wird für erforderlich gehalten, um den wirtschaftlich interessanten Teil der natürlichen Variation für die Forstwirtschaft nutzbar zu machen und dabei eine ‚breite genetische Basis‘ zu sichern bzw. wiederherzustellen. Sehr viele Genressourcen werden ohnedies mit dem Ziel (a) ausgewählt und erhalten. Die Tätigkeit von Institutionen für Forstpflanzenzüchtung besteht also nicht ausschließlich in züchterischen Maßnahmen. Einige dieser Institute führen heute entweder den Begriff Genressourcen im Namen oder verfügen doch über Abteilungen mit dieser Bezeichnung. Viele Züchter von Waldbäumen betrachten mittlerweile Generhaltung sogar als ihre vornehmste Aufgabe.

Schon beim Versuch der Analyse genetischer Auswirkungen der Züchtung von Waldbäumen gerät man daher leicht in den Verdacht pauschaler Kritik an der Tätigkeit jener Institute. Dies erschwert die Diskussion des Verhältnisses von Generhaltung und Züchtung und es ist bedauerlich, wenn die Fachwelt der Forstpflanzenzüchtung die kritische Betrachtung gewisser Züchtungsfolgen als Angriff auf ihre züchterische oder gar ihre Gesamttätigkeit empfindet (Wolf und Braun 1996, Wolf 2005). Die Durchführung wirksamer Maßnahmen zur Erhaltung von Genressourcen erfordert ohnehin den Einsatz von Methoden, welche einmal von Züchtern entwickelt wurden und noch heute zum Handwerkszeug der Züchtung gehören wie Kreuzungstechnik, die Anlage und der Betrieb von Samenplantagen u.a.m.

Keineswegs ist die künstliche Auslese auf forstlichen Ertrag generell vom Übel; vielmehr hat sie auch bei Waldbäumen allseits anerkannte Erfolge gezeitigt. Wie in diesem Kapitel eingangs erwähnt, sind einige Ertragsmerkmale auch Komponenten der Fitness. Daher lässt sich von teilweiser Zielkonvergenz natürlicher und künstlicher Auslese sprechen. Ganz bestimmte Begleiterscheinungen unsachgemäßer Züchtung wie die Auslese in von Anfang an zu kleinen Zuchtpopulationen, die zu intensive Auslese mit dem Effekt starker Reduktion des Umfangs der Zuchtpopulation oder intensive Familienauslese und die fehlende Getrennthaltung von Erhaltungs-, Züchtungs- und Vermehrungspopulationen bedürfen indessen der objektiven Analyse ihrer Auswirkungen auf die genetische Variation. Dabei wird sich herausstellen, in welchem Ausmaß der damit verbundene Allelverlust langfristig abträgliche Folgen für die immer wieder beschworene genetische Anpassungsfähigkeit von Baumpopulationen hat. Unter der Prämisse, dass die heute praktizierten Verfahren in etwa beibehalten werden, sind Schlüsse auf weitere Entwicklungen allerdings jederzeit möglich.

Um eine Vorstellung von den Folgen bestimmter einzelner Auslesemaßnahmen für genetische Strukturen und genetische Variation zu gewinnen, betrachtet man Züchtung mit Vorteil getrennt von Generhaltung. Erst danach lässt sich ermessen, von welchem Effekt die Verschmelzung beider Tätigkeiten des Menschen begleitet sein könnte. Noch haben die in Kapitel 10.3.6 skizzierten Ideen GENE NAMKOONGs kaum Eingang in die Züchtungsplanung gefunden. Dabei könnte das System des multiple population breeding integrierter Bestandteil der Generhaltung werden (Eriksson *et al.* 1993).

Die Auswirkungen der Züchtung auf die Variation im genetischen Hintergrund sind insgesamt sowohl von den biologischen Gegebenheiten als auch vom Züchtungsverfahren abhängig. Sie sind ferner je nach den Teilen des Genoms verschieden zu erwarten, welche mehr die züchterischen Auslesemerkmale oder mehr die Anpassungsfähigkeit an die Umwelt kontrollieren. Letztere Eigenschaft ist durch Züchtung durchaus zu erhöhen. Die genetische Anpassungsfähigkeit von Baumpopulationen lässt sich dagegen nur in bestimmten Fällen erhöhen. So berichteten Wolf und Braun (1996) über Arbeiten zur Wiederausbreitung von Buche und Tanne in Sachsen; man kann sich der Meinung dieser beiden Autoren anschließen, dass diese – nicht eigentlich züchterischen – Maßnahmen denn auch geeignet sind, die Anpassungsfähigkeit der dortigen stark dezimierten Populationen zu erhöhen (s. Kapitel 12.6 und Beispiel 12-6). Es ist daher wichtig, Züchtungsverfahren so einzurichten, dass diese Eigenschaft von Populationen erhalten bleibt und auch nicht teilweise verloren geht (Ziehe und Hattemer 1988). Albrecht (1988) und andere Autoren wie Braun und Wolf (2001) definierten Züchtung in einem viel weiteren Sinne und verstehen darunter den gesamten Aufgabenbereich der mit Forstpflanzenzüchtung befassten Institutionen. Sie stellten fest, dass hierzu auch die Erhöhung der Anpassungsfähigkeit als ein stabilitätsorientiertes Züchtungsziel gehört.

Viele Züchtungsprogramme mit Waldbäumen der gemäßigten Zone befinden sich noch in der ersten, wenige in der zweiten oder gar dritten Generation. In den niederen Breiten mit der rascheren Generationenfolge der dort vorkommenden Baumarten sind manche Vorhaben trotz späteren Beginns bereits bis in die vierte Generation gediehen. Wie ein Blick auf die Abb. 10-2 lehren mag, steht die Züchtung von Waldbäumen gegenüber der einjähriger Kulturpflanzen noch ganz am Anfang. Für eine abschließende Bewertung der Züchtung im Hinblick auf die Erhaltung genetischer Ressourcen ist es also reichlich früh. Auch waren die Ausführungen in diesem Kapitel auf die sog. herkömmliche Züchtung von Waldbäumen beschränkt. Für die Diskussion der Modifizierung genetischer Information mit biotechnischen Methoden ist die Zeit kaum reif (Braun und Wolf 2001).

Müller-Starck (1996) hat eine Neuorientierung von Methoden der Züchtung von Waldbäumen gefordert und hierfür auch die zugehörigen Hinweise gegeben. Diese Grundsätze sind – bei weltweiter Betrachtung – noch nicht Allgemeingut geworden. Anhand von Modellen untersuchte Rosvall (1999) die genetischen Auswirkungen der Züchtung von Waldbäumen auf deren genetische Diversität, welche durch erwartete Inzuchtkoeffizienten gemessen wurde. Er fand große Unterschiede zwischen den untersuchten Züchtungsverfahren und favorisierte die Auslese von Klonen zur Bildung von Produktionspopulationen. Die genetische Diversität solcher Populationen steht der von Sämlingskollektiven nicht zwangsläufig nach, nur dürfte ihre genotypische Vielfalt viel geringer sein.

In längerfristigen, d. h. sich über mehrere Generationen erstreckenden, Züchtungsvorhaben entsteht das Problem, sowohl unmittelbaren Züchtungsfortschritt zu erreichen als auch langfristig die genetische Variation zu erhalten. Williams *et al.* (1995) verglichen zwei grundsätzlich verschiedene Züchtungspläne: Hierarchische Unterteilung der Zuchtpopulation basiert auf dem Grade des erreichten Züchtungsfortschritts; eine andere Art der Unterteilung basiert auf dem geographischen Ursprung der betreffenden Populationen und besteht in dem in Kapitel 10.3.6 skizzierten *multiple population breeding*. Am Beispiel von *Pinus taeda* wurden für beide Pläne Voraussagen der genetischen Variation abgeleitet und an Hand der Inventurdaten von 19 als selektionsneutral betrachteten Enzymgenloci verifiziert. Die – also durch genetische Drift verursachten – Allelverluste waren bei den verwendeten Umfängen der Teilpopulationen gering. Sowohl Namkoong (1984) wie auch Eriksson *et al.* (1993) haben darauf hingewiesen, dass sich Züchtung sehr wohl mit Generhaltung kombinieren lässt.

Bei der qualifizierten Behandlung der Frage nach den Veränderungen genetischer Variation im Zuge der Züchtung ist die sorgfältige Analyse konkreter Züchtungsverfahren angezeigt und durch empirische experimentelle Studien zu ergänzen. In aller Welt sind Institutionen für Forstpflanzenzüchtung für die Auswahl bzw. Zusammenstellung, die Erhaltung und die Nutzung forstgenetischer Ressourcen zuständig und auf diesem Gebiet aktiv tätig. Die züchterische Seite ihrer

Tätigkeit ist mit Risiken verbunden, deren Analyse zu den Gegenständen forstgenetischer Forschung gehört; ein Pauschalurteil über Züchtungsfolgen ist kaum zweckdienlich.

11. Forstwirtschaft und forstgenetische Ressourcen

„Auf diesem Gebiet [der Populationsgenetik] sind, angefangen von den ersten Versuchen über Herkünste von Waldbaumarten bis zum Nachweis genetischer Variation und Differenzierung von Waldbaum-Populationen (experimentell durch genetische Analyse von „genetischen Profilen“ mit Hilfe der Elektrophorese und theoretisch durch Modellbildung), früher unvorstellbare Fortschritte gelungen. [...] Diese Forschungsrichtung hat ihre Bedeutung für waldbauliche Folgerungen im Hinblick auf die Erhaltung genetischer Vielfalt im Rahmen von Forstpflanzenzüchtung, Naturverjüngung und die Behandlung von Waldbeständen.“

(RÖHRIG 1994)

Genetische Implikationen geregelter Forstwirtschaft sind nicht unbedingt auf den direkten Zusammenhang mit der Waldbehandlung beschränkt (vgl. die in Kapitel 14 behandelte Gesetzgebung), werden hier aber am ehesten sichtbar. Im Zusammenhang mit der Erhaltung genetischer Variation besitzt der Waldbau eine doppelte Funktion: Zum einen kommt es bei allen forstlichen Eingriffen, gemäß dem in Kapitel 4.2 formulierten Aufgabengebiet (2) auf den schonenden Umgang mit genetischer Variation an. Zum anderen sind bei der Behandlung und der Regeneration vor allem *in situ* aufbewahrter Genressourcen Kenntnisse und Erfahrungen dieser forstlichen Disziplin unentbehrlich. Man denke nur an den Beitrag von

Eisenhauer (2000) und anderen Autoren zur Wiedereinbringung der in Sachsen einmal vom Aussterben bedrohten Weißtanne (vgl. Beispiel 12-12).

Auch wenn anthropogene Veränderungen der Biodiversität häufig deren Einschränkung bedeuten, so ist dies doch nicht zwingend der Fall. Ist wie im Falle der objektiven Beurteilung des Spannungsverhältnisses zwischen Züchtung und Gen-erhaltung die Untersuchung einzelner Maßnahmen der Züchtung erforderlich, so ist notwendig, zuerst die Wirkung bestimmter waldbaulicher Tätigkeiten wie früher Pflegeeingriffe, Durchforstung, Nutzungseingriffe, Verjüngungsverfahren oder die Wahl der Betriebsform zu analysieren, bevor man den Versuch einer all-gemeinen Bewertung unternimmt. Zweifellos wirken Eingriffe in Ökosysteme nicht nur auf Populationen von Bäumen (Ernst 1985), doch beschränken wir die Betrachtung auf diese.

Waldbäume sind die Schlüsselarten von Waldökosystemen, deren Resilienz und Persistenz entscheidend von der Anpassungsfähigkeit der Baumpopulationen abhängt. Unter diesem Aspekt ist die Untersuchung der genetischen Implika-tionen waldbaulicher Eingriffe geboten, damit sachdienliche Empfehlungen abge-leitet werden können. Dass geregelte Forstwirtschaft für Baumpopulationen Um-weltänderungen bedeutet und dass sowohl Kunst- als auch Naturverjüngung Ein-griffe in das Reproduktionssystem darstellen, steht grundsätzlich außer Frage (vgl. Finkeldey 2002, Finkeldey und Ziehe 2004). Indessen ist kaum hilfreich, es mit dem gebotenen akribischen Studium der genetischen Implikationen forstlicher Eingriffe in Populationen von Waldbäumen bewenden zu lassen. Auf der Grund-lage dieser Untersuchungen gilt es, das in dem umfangreichen Gestaltungsspielraum des Waldbaus steckende große Potential zu nutzen, um einen Beitrag zur Bewahrung forstgenetischer Ressourcen gemäß den im Kapitel 4.2 definierten Aufgaben zu leisten.

Savolainen und Kärkkäinen (1992) haben in Übersichtsarbeiten Beispiele aus anderen europäischen Ländern und von anderen Kontinenten zusammengestellt und diskutiert. Lefèvre (2004) hat darüber hinaus anthropogene Einflüsse im All-gemeinen berücksichtigt.

11.1 Nachweis genetischer Implikationen geregelter Forstwirtschaft

“It is misleading to regard the observation of changes of genetic structures induced by a particular silvicultural management practice as evidence for a violation against the principle of sustainability from a genetic point of view.”

(FINKELDEY und ZIEHE 2004)

Genetische Prozesse, die auch unter natürlichen Verhältnissen ablaufen, werden möglicherweise durch waldbauliche Maßnahmen verändert. Ein Effekt eines wald-

baulichen Eingriffs auf die genetische Struktur einer Baumpopulation sowie dessen experimentelle Nachweisbarkeit sind indessen an eine Reihe allgemeiner Voraussetzungen geknüpft.

(1) Ganz grundsätzlich ist die Frage zu beantworten, ob es sich bei einem gegebenen genetischen Befund ausschließlich um eine genetische Implikation des Waldbaus handeln kann, oder ob der zugrundeliegende Vorgang auch ohne menschliches Zutun so eingetreten wäre. Beispielsweise werden gerichtete genetische Strukturänderungen durch einen Selektionsdruck ausgelöst – gleich, ob dieser natürlich oder anthropogen ist.

(2) Eine genetische Implikation einer selektiven waldbaulichen Maßnahme kann nur vorliegen, wenn Merkmale von Bäumen, die dabei eine Rolle spielen (insbesondere für die Entnahme von Individuen im Rahmen von Läuterung, Durchforstung oder der Nutzung), in gewissem Umfang genetisch kontrolliert sind. Dies gilt insbesondere für die Frage dysgenischer Effekte im Zusammenhang mit der Nutzung.

(3) Die Untersuchung genetischer Strukturen im Zustand vor einem forstlichen Eingriff wie etwa einer Durchforstung liefert eine Referenz; die Untersuchung des Zustands danach erlaubt, anhand des Vergleichs mit dieser Referenz eine genetische Auswirkung festzustellen. Aufgrund genauer Kenntnis der Art des Eingriffs und der beobachteten genetischen Strukturen muss ein plausibler Zusammenhang bestehen; für die kausale Interpretation sind populationsgenetische Modelle unentbehrlich. Am einfachsten sind diese Vorgänge im gleichaltrigen Reinbestand überschaubar, welcher daher das bevorzugte Untersuchungsobjekt darstellt; in Mischbeständen sind die Umweltverhältnisse zweifellos heterogener.

(4) In der frühen Ontogenese können deutliche genetische Strukturänderungen vor sich gehen. Hohe Stringenz der Umweltbedingungen im frühesten Abschnitt der Ontogenese bewirkt hohe Mortalität. Diese steckt den Rahmen für die genetische Wirkung der Viabilitätsselektion ab. In der Berichterstattung über einschlägige Untersuchungen sind deren Umstände zu präzisieren. Zum Beispiel hatte bereits Kim (1985; vgl. Kapitel 9.4) durch den Vergleich der genetischen Strukturen von Samen und Sämlingen an einem Enzymgenlocus der Buche Änderungen nachgewiesen, welche durch genetisch kontrollierte Mortalität während der Keimung oder der ersten Jugendphase eingetreten sein müssen (vgl. Abb. 9-2, Beispiel 2-12). In seinen Versuchen mit 6.000 Bucheckern je Versuchseinheit betrug die Ausbeute an Sämlingen im Freiland nur 1 bis 3 %. Offenbar wurde dieses Detail seiner Veröffentlichung aber wenig beachtet. So haben seither mehrere Autoren lakonisch festgestellt, dass sich KIMs Ergebnisse in ihren Untersuchungen nicht bestätigten. Soweit diese Autoren ihre Versuchsbedingungen überhaupt mitgeteilt haben, war bei ihnen ein nennenswerter Effekt von Selektion von vornherein unwahrscheinlich, weil die Mortalität viel geringer gewesen sein dürfte als in dem Versuch KIMs. Ein weiteres Ergebnis dieses Autors wird meist übersehen:

Wie die meisten genetischen Strukturänderungen sind auch die im Gefolge früher Mortalität grundsätzlich populationsspezifisch zu erwarten. So durchlief in den Untersuchungen dieses Autors eine süddeutsche Provenienz zwischen dem Stadium der Samen und dem der 2-jährigen Sämlinge ungleich größere Strukturveränderungen als eine zum Vergleich mitverwendete rumänische Provenienz (Kim 1985).

Ob demgegenüber bei ‚guter Praxis‘ der Saatgutlagerung und Pflanzenerzeugung, d. h. bei geringerer Mortalität, sehr ausgeprägte genetische Strukturänderungen durch Selektion eintreten, ist bisher nicht nur nicht erwiesen; nach Untersuchungen von Konnerth und Ruetz (2003b) induzierte die Keimung von Bucheckern aus fünf süddeutschen Beständen im Gewächshaus bzw. im Freibeet keine genetische Differenzierung der Sämlinge. Solche Änderungen wären seitdem bei Gelegenheit routinemäßiger Inventuren zur genetischen Zertifizierung von Vermehrungsgut (vgl. Kapitel 14.3.4) zweifellos auch festgestellt worden. Die in Beispiel 9-3 referierten Ergebnisse geben aber nach wie vor zu denken; entscheidend sind die Umweltbedingungen und die Mortalität.

(5) Ein Durchforstungseingriff kann einen messbaren gerichteten genetischen Effekt nur haben, wenn ein merklicher Anteil der Population entnommen wird. Ein starker gerichteter Effekt ist also nur unter den Bedingungen intensiver Entnahme zu erwarten. Viele Individuen müssen schon deshalb entnommen werden, damit ein möglicher Effekt auf Signifikanz geprüft werden kann. Dass eine allein auf die Vergrößerung des Standraums gerichtete Entnahme sehr vieler Bäume örtlich von einem Drifteffekt begleitet ist (Buchert et al. 1997), ist der Erwähnung kaum wert – wenn auch in einer Untersuchung dieser Autoren eine deutliche Zunahme der Heterozygotie um 12 % zu verzeichnen war. Genetische Effekte im Gefolge forstlicher Nutzung sind – hierzulande – wiederum schwächer zu erwarten; zum Zeitpunkt der Nutzung werden jeweils weit weniger Individuen aus der Population entfernt; anders verhält es sich mit Effekten am Ende einer Generation.

Auch sind genetische Auswirkungen eines Eingriffs in das Reproduktionssystem, insbesondere das Paarungssystem, einer Baumpopulation nur dann zu erwarten, wenn durch den Eingriff die Dichte stark vermindert und die physische Struktur der Population stark verändert werden.

(6) Strenggenommen stellt die Verwendung ortsfremden Vermehrungsgutes, unter Umständen auch einer ganz anderen Population, den Regelfall der künstlichen Bestandesbegründung dar. Obwohl es sich hier um den Regelfall handelt, sind intensive Auswirkungen möglich. Ein nachweisbarer genetischer Effekt veränderter Selektionsbedingungen ist dann zu erwarten, wenn die Verfrachtung der Population eine starke Umweltänderung mit sich brachte und ihr Anpassungsvermögen dadurch stark gefordert gewesen wäre. Ferner kommt hier der gesamte Komplex künstlicher Verjüngung zur Geltung.

(7) Für den Nachweis genetischer Implikationen müssen sodann geeignete genetische Marker verwendet werden. Besteht die Eventualität eines Drifteffektes, dürfte dieser am ehesten anhand der Inventur hochvariabler selektionsneutraler Marker zu entdecken sein. Kommt ein Selektionseffekt in Frage, sind dagegen auch solche Gene gefragt, die an der Kontrolle der Merkmale unter (2) beteiligt sind oder doch Relevanz für die Anpassbarkeit besitzen.

Zweifellos sind von einer Reihe waldbaulicher Maßnahmen genetische Implikationen zu erwarten – wie stark diese immer sein mögen. Man denke nur an die veränderte Qualität des Genflusses durch den Eintrag effektiven Pollens allochthoner Nachbarpopulationen. Dieser Eintrag setzt gewissermaßen deren Grad von *Autochthonie* herab (vgl. Kapitel 6.2). Mit hochvariablen Genmarkern ist der Mindestumfang des Eintrags effektiven Externpollens heute sicherer nachweisbar als früher. Ob und in welchem Umfang diese Umstände generell zu starker Beeinträchtigung der Anpassbarkeit von Baumpopulationen führen, lässt sich erst bei Kenntnis der genetischen Struktur des Externpollens bzw. der Nachkommenschaft beantworten.

Wird der Umfang isolierter Populationen sehr gering, bedarf es des experimentellen Nachweises von Strukturänderungen an gewissen Markergenloci kaum; hier liegen zwingende theoretische Gründe für Verluste an genetischer Variation, und zwar im gesamten Genom, vor.

Angesichts der in der Vergangenheit weitgehend fehlenden Berücksichtigung der genetischen Information in forstökologischen Untersuchungen beleuchteten Müller-Starck *et al.* (2005) die genetische Diversität, ihre Bedeutung für Überleben und Wachstum sowie ihre Dynamik in Waldökosystemen. Die genetische Variation als Grundlage der hierdurch ausgelösten genetischen Anpassungsvorgänge innerhalb von Populationen erhält ihre Prägung unter dem Einfluss des Menschen. Die räumliche Verteilung genetischer Variation mittels hochvariabler anpassungsrelevanter genetischer Marker ist beim Studium des räumlichen Musters ökologischer Faktoren hilfreich.

Ist die Untersuchungsmethode nicht an den skizzierten Voraussetzungen orientiert, wird sich eine genetische Implikation des betreffenden waldbaulichen Eingriffs kaum nachweisen lassen – was nicht unbedingt heißt, dass sie nicht trotzdem vorliegt; denn vorerst haben wir Zugang nur zu einem verschwindend geringen und häufig unspezifischen Ausschnitt des Genoms. Vermutlich hat der Mensch auch in Mitteleuropa durch seine Tätigkeit aber bereits vor langer Zeit, d. h. seit mehreren Baumgenerationen – unbeabsichtigt – mit der Einflussnahme auf die genetischen Strukturen von Baumpopulationen begonnen.

Sind genetische Marker nicht verfügbar, kann die Beobachtung phänotypischer Merkmale wichtige Einblicke in das Geschehen vermitteln, wenn deren genetische Kontrolliertheit nachgewiesen ist.

(8) In den beiden vergangenen Jahrzehnten wurden zum Thema genetischer Implikationen des Waldbaus verschiedentlich experimentelle Untersuchungen

angestellt. Bei der Betrachtung der Ergebnisse ist stets nach der Art und der Stärke dieser Eingriffe sowie nach der Art der dadurch induzierten genetischen Strukturänderungen zu fragen. Erst dann lassen sich verallgemeinerungsfähige Schlüsse ziehen. Bei weitem nicht alle anthropogenen Änderungen genetischer Strukturen aber sind gleichbedeutend mit einer Herabsetzung der Anpassungsfähigkeit von Baumpopulationen; man bedenke die Vorbemerkung zu diesem Unterkapitel.

(9) Da sich die genetischen Auswirkungen aufeinanderfolgender Eingriffe zumindest teilweise kompensieren können, ist der Vergleich langer Zeiträume angezeigt. Finkeldey und Ziehe (2004) haben betont, dass genetische Zustandsvergleiche eigentlich erst dann voll aussagekräftig werden, wenn sich die Untersuchung auf einen ganzen Generationszyklus erstreckt (vgl. Abb. 1-2). Sollten beispielsweise in einem Bestand durch die besondere waldbauliche Behandlung genetische Varianten verschwinden, erhebt sich sogleich die Frage, ob sie durch effektiven Externpollen vielleicht schon in der Folgegeneration wieder ersetzt werden. Diese Art der Annäherung an den Komplex genetischer Implikationen des Waldbaus ist zwar langwierig, aber einzig erfolgversprechend; sie legt die baldige Anlage bzw. Ausweisung von Beobachtungsflächen für genetisches Monitoring nahe. Man denke auch an den großen Informationsgewinn – und zugleich Züchtungsfortschritt, den erst die über viele Generationen hinweg fortgesetzte künstliche Auslese in ein und derselben Population von Mais ermöglicht hat (vgl. Kapitel 10.2).

11.2 Naturverjüngung

„Naturverjüngungen sind nicht das Spiegelbild ihrer Elterngeneration.“

(RÖHRIG *et al.* 2006, *loc. cit.* p.94)

Bei generativer Reproduktion umfasst Naturverjüngung den natürlichen Samenfall, die Keimung der Samen und die Etablierung der Sämlinge im Bestand. Sowohl die Eltern- als auch die Nachkommengeneration repräsentieren die örtliche Population. Naturverjüngung verzichtet zwar auf Saat oder Pflanzung, ist aber strenggenommen nicht mit dem natürlichen Verjüngungsvorgang gleichzusetzen, da die Reproduktion unter veränderten Bedingungen verläuft und die Verjüngung durch waldbauliche Mittel und Erfahrungen gesteuert wird (Röhrig *et al.* 2006, *loc. cit.* p. 89). Die Dichte des Altbestandes wird zum Zweck reichlicher Reproduktion reduziert, was für mehr Licht und Wärme am Bestandesboden sorgt. Dabei ändert sich die physische Struktur des Altbestandes mit ihren Auswirkungen auf die Pollen- und Samenverbreitung.

Da die große Anzahl aller Samen aller verbleibenden Bäume zu Boden fällt, ist nicht nur diese Anzahl, sondern auch die Dichte der Population in diesem frühen Stadium der Folgegeneration sehr hoch. Mit der Keimung setzt die rasche und drastische Reduktion mit günstigen Möglichkeiten für Viabilitätsselektion ein. Wie

Ammer *et al.* (2010) für die Buche zeigten, herrscht in der Naturverjüngung mit ihrer hohen Dichte starke Konkurrenz um das Licht, welche zeitlich mehr oder weniger konsistent ist und überraschend das Phänomen des ‚Umsetzens‘ kaum zeigt. Genetisch ist dieses Phänomen bisher noch nicht untersucht.

Im Gegensatz zur Kunstverjüngung sichert die räumliche Kontinuität der Umwelt einen in aufeinanderfolgenden Generationen *relativ* gleichartigen Selektionsdruck. Die Population kann daher in gewissem Umfang auf dem in der Vorgeneration erreichten Niveau der Anpassung aufbauen, wenn sich auch mit Klimaänderungen Richtung und Intensität des Selektionsdrucks ändern. Die genetischen Strukturen der Nachkommen können zwischen einzelnen Reproduktionsperioden trotzdem differieren (Müller-Starck *et al.* 2000). Das diesem Unterkapitel vorangestellte Zitat trifft auch unter einem genetischen Aspekt zu (vgl. Abb. 1-2).

Die bei der Naturverjüngung entstehende Folgegeneration eines Bestandes ist von der Elterngeneration genetisch differenziert zu erwarten; infolge der Abweichung des Reproduktionssystems vom panmiktischen darf ein Gleichgewicht an allen Genloci kaum erwartet werden. Und zwar bedingt die Beschaffenheit des Paarungssystems, insbesondere dessen Abweichungen von der Zufallspaarung, im Verbund mit Selektion und Genfluss genetische Strukturänderungen. Das Reproduktionssystem unter Naturverjüngung ähnelt in einzelnen Arten und Populationen aber dem in der Natur; infolgedessen sind hierbei auch nur mäßig deutliche genetische Strukturänderungen zu erwarten – auch in der Natur verhält sich das so. Das Monitoring genetischer Auswirkungen der Forstwirtschaft verlangt dementsprechend effiziente Methoden (Finkeldey und Ziehe 2004). In dreizehn Lärchenpopulationen der Alpen verglichen Müller-Starck und Felbert (2010) Altbestand und Naturverjüngung an 13 Enzymgenloci. Zeigte sich an einzelnen Genloci deutliche Differenzierung, so waren die – nur auf Häufigkeitsunterschieden beruhenden – genetischen Abstände im Durchschnitt doch gering. Der Genvorrat der Vorgeneration fand sich in der Naturverjüngung vollständig wieder.

Nicht nur autochthone, sondern auch aus Naturverjüngung hervorgegangene allochthone Bestände weisen häufig charakteristische räumliche genetische Strukturen auf, weil sowohl effektiver Pollen als auch Samen grundsätzlich nur über begrenzte Entfernungen verbreitet werden. Die Transportweiten variieren je nach Baumart und je nach Topographie, nach der Struktur der umgebenden Bestände und ggfs. nach dem Verhalten von Pollinatoren und Samenverbreitern in weitem Rahmen. Als Resultat können jedenfalls Genotypen bzw. Allele geklumpt auftreten. Selektion durch die ökologischen Gegebenheiten des Kleinstandorts verstärkt diese Klumpung (vgl. Beispiel 6-3). Je nach dem Wirkungsgrad der ursächlichen Faktoren sind räumliche genetische Strukturen unterschiedlich deutlich ausgeprägt; sie können an den gerade untersuchten Markerloci natürlich auch ganz fehlen.

Bei der Buche werden im Zuge der Dichterreduktion unter den verschiedenen Formen des Schirmschlags jeweils die unmittelbaren Nachbarn eines Baums ent-

nommen; lagen Familienstrukturen vor, so war unter den Nachbarn ein gewisser Grad von Verwandtschaft zu erwarten. In vergleichbaren Untersuchungen fanden Vornam *et al.* (2004a) und Buiteveld *et al.* (2007) in Buchenpopulationen positive Fixierungskoeffizienten. Jedoch bewirkte die Dichtereduktion möglicherweise einen Trend zur Heterozygotie, welcher den von Familienstruktur ausgehenden Trend zu bevorzugter Verwandtenpaarung und damit Homozygotie teilweise zu kompensieren vermochte. Verfolgt man mit dem Schirmschlag das Ziel gleichmäßiger und gleichaltriger Verjüngung (Röhrig *et al.* 2006, *loc. cit.* p. 357ff.), so ist diese Gleichmäßigkeit nicht mit geringer genetischer Variation gleichzusetzen. Entscheidend für die genetische Variation in der Nachkommenschaft ist die etwa gleichmäßige Beteiligung zahlreicher Bäume an der Reproduktion. Beim Femelschlag, welcher andere ökologische Eigenschaften aufweist bzw. Ziele verfolgt, entstehen in sich ungleichaltrige Verjüngungen (Röhrig *et al.* 2006, *loc. cit.* p. 370). Bei einem systematischen Vergleich dieser beiden Verfahren stellte Nyári (2010a) anhand eingehender Stichprobennahmen fest, dass beim Schirmschlag eine über die Fläche genetisch einheitlichere Nachkommenschaft entsteht, während die Anzahl effektiver Eltern von Femelgruppen geringer ist, wodurch stärker ausgeprägte Familienstrukturen entstehen. Verjüngung nach Art des Femelschlags kann im Falle räumlich-genetischer Strukturierung von Beständen *örtlich* begrenzte Verluste seltener Allele bedeuten (Cremer *et al.* 2005). Hinsichtlich der genetischen Variation auf der ganzen Fläche besteht indessen kein Unterschied zwischen den beiden Verfahren. Bei beiden Verfahren sind Altbestand und Jungwuchs genetisch differenziert. Diese Differenzierung ist von angepassten Populationen natürlich geringer zu erwarten, worauf auch Konnert und Hosius (2010) hinwiesen. Was sich bisher bei der Buche herausstellte, mag *mutatis mutandis* auch auf andere Baumarten zutreffen.

In Mischbeständen mit unterschiedlichen Buchenanteilen war nach Tröber und Brandes (2005) sowie Ibleib und Krabel (2005) die Naturverjüngung verschiedener Althölzer etwas deutlicher, insgesamt jedoch gering, differenziert; dies spricht für effizienten Genfluss (vgl. Ibleib 2005). Ganz allgemein repräsentierte jedoch die Naturverjüngung den betreffenden Altbestand – wenn sich die beiden Generationen auch differenziert zeigten.²²

Auch in einem Versuchsbestand mit Weißtanne wurden genetische Auswirkungen zweier Verfahren der Naturverjüngung verglichen (Beispiel 11-1).

Beispiel 11-1. Naturverjüngung von Weißtanne. In einem etwa 115jährigen, aus Naturverjüngung hervorgegangenen, Mischbestand aus je 40 % Weißtanne und Buche, 15 % Fichte und 5 % Bergahorn im Schwarzwald inventierte Hussen-

²² Die beiden genannten Studien wurden im Rahmen ein und desselben Vorhabens der Sächsischen Landesforstverwaltung an denselben Beständen, aber unter Verwendung verschiedener Marker (zehn Enzymgenloci bzw. zwei Kernmikrosatelliten) durchgeführt und erlauben einen interessanten Vergleich.

dörfer (2003) alle 959 Altannen mit >8cm Brusthöhendurchmesser an 14 Enzymgenloci. Zum Vergleich wurden 400 Jungtannen herangezogen; je 200 standen in einem langsam (in ca. 50 Jahren) durch Femelschlag verjüngten bzw. in einem rascher (in ca. 35 Jahren) durch Schirmschlag verjüngten Bestandeteil.

Tab. 11-1. Variationsmaße von Weißtannen an 14 Enzymgenloci (aus Hussendörfer 2003).

	Stichprobenumfang	Vielfalt	genische Diversität v	gametische Diversität v_{gam}	Heterozyotiegrad
Altannen	959	32	1,22	292	0,17
Schirmschlag	200	28	1,18	172	0,13
Femelschlag	200	30	1,21	280	0,16

Die Darstellung der Ergebnisse in Tab. 11-1 ist auf die Variationsmaße beschränkt. In der etwas langsameren Verjüngungsvariante ist die genetische Variation geringfügig größer, was der Autor mit einem unter Femelschlag größeren effektiven Populationsumfang interpretierte. Unter Schirmschlag stellten die Jungtannen vermutlich die Nachkommen aus nur einer oder wenigen Reproduktionsjahren dar. Entsprechend der geringen unteren Durchmessergerne der inventierten Altannen waren diese wohl bei weitem nicht alle an der Reproduktion beteiligt.

Alt- und Jungtannen waren genetisch nur sehr gering differenziert. Unter Femelschlag mit einer höheren Anzahl von Altbäumen auf der Flächeneinheit stimmten die Variationsmaße der Jungtannen mit denen der Altannen etwas besser überein als unter Schirmschlag. Hinsichtlich der Vielfalt ist zu bedenken, dass an vielen dieser Genloci Minorpolymorphismen ausgeprägt waren und die Entdeckung eines seltenen Allels bei den gegebenen Stichprobenumfängen sehr vom Zufall abhängt. ♦

Eine starke Reduktion der Dichte der Bäume im reproduktiven Alter kann grundsätzlich zu örtlichem Pollenmangel und damit schon deshalb zu reduzierter Fertilität führen. Wird das örtliche Pollenaufkommen abgesenkt, kann allerdings mehr Externpollen effektiv werden. Die Baumarten sind an die in ihren natürlichen Waldgesellschaften vorkommenden Dichteverhältnisse angepasst (Finkeldey 2002). Die vorwiegend zoophilen Baumarten artenreicher tropischer Wälder sind auch an die Entfernungen der Futterflüge und das übrige Verhalten ihrer Pollinatoren angepasst. Bei den vorwiegend anemophilen Baumarten der gemäßigten und der borealen Zone zeitigt eine starke Dichtereduktion nicht unbedingt starke Folgeerscheinungen für die Pollenverbreitung, da mit der Auflichtung die Tur-

bulenz der Atmosphäre im Kronenraum zunehmen dürfte. Die übliche Messung der Sinkgeschwindigkeit des Pollens in unbewegter Luft verleitet dazu, die Reichweite effektiven Pollens zu unterschätzen.

Je nach Baumart kann zunehmende Turbulenz der Luftschicht im Kronendach bewirken, dass nicht nur Pollen, sondern auch anemochor verbreitete Früchte bzw. Samen effizienter verbreitet werden. In sehr artenreichen Mischbeständen ist besonders bei den seltenen Baumarten mit geringer Populationsdichte die Pollenverbreitung durch Wind und Tiere erschwert. Der Pollen anemophiler Arten wird dann in erheblichem Maße durch artfremde Bäume ausgefiltert. Bei einer anemophilen diözischen Baumart wie der Eibe oder den Araukarien stellen die weiblichen Individuen etwa die Hälfte der Population. Sie entlassen keinen Pollen und filtern mit ihren Kronen Pollen aus (Sousa *et al.* 2005, vgl. Beispiel 11-3). Ob diese Eigenschaft von Populationen allerdings eine starke genetische Implikation bedeutet, wurde bisher systematisch noch nicht untersucht; angesichts der extrem unterschiedlichen Sinkgeschwindigkeiten des Pollens dieser Baumarten wäre das Ergebnis nicht uninteressant.

In dem Maße, in dem die Bäume selbstfertil sind, induzieren erschwerte Pollenübertragung zwischen Bäumen und Pollenmangel einen Trend zu Selbstbefruchtung. Bei diesem Paarungssystem ist Inzuchtdepression am stärksten ausgeprägt und beginnt bereits mit verminderter Samenproduktion und Samenkeimung. Besitzt die Baumart ein System der Inkompatibilität, ist Selbstbefruchtung indessen so gut wie ausgeschlossen. Bei gegebener Effizienz der Samenverbreitung und gegebener Viabilität hat die Entstehung von Samen aus Selbstbefruchtung auch Auswirkungen auf die Klumpung eng verwandter Nachkommen in Form von Familienstruktur.

Wie an den Klonsamenplantagen mit Kiefer im Beispiel 9-5 festzustellen war, variiert der Beitrag einzelner Klone zur Samenproduktion der Plantage zwischen verschiedenen Reproduktionsperioden, und ein hoher bzw. niedriger Beitrag wird über die Zeit hinweg in überraschend geringem Umfang beibehalten. Auch in Waldbeständen dürften sich die Beiträge der Individuen zur Folgegeneration erst während eines mehrjährigen Verjüngungszeitraums etwas ausgleichen. Der Anteil des effektiv an der Reproduktion beteiligten Populationsteils lässt sich durch eine Inventur in einer einzigen Reproduktionsperiode also nur näherungsweise ermitteln (vgl. Abb. 9-5 und 9-6). Die detaillierten Angaben für effektive ♀ und ♂ Gameten vermitteln dort einen tieferen Einblick in die Komplexität des Vorgangs der Reproduktion. In soziologisch differenzierten Verjüngungsbeständen dürften sich die effektiven Anzahlen der Eltern weit unterhalb der Zensusanzahl der Altbäume bewegen.

Die vollständige Weitergabe nicht nur der häufigeren genetischen Varianten vom Altbestand an seine Naturverjüngung in annähernd unveränderten Häufigkeiten hat eine Beteiligung der meisten Bäume in nicht zu unterschiedlichen Anteilen zur Voraussetzung. Trägt ein Baum im reproduktiven Alter während mehre-

rer Jahre zur Naturverjüngung nichts bei, hat dies wohl in erster Linie mit der Ausformung seiner Krone zu tun. Waldbauliche Pflegeeingriffe können also einen auch im genetischen Sinne förderlichen Einfluss auf die Zusammensetzung der Naturverjüngung nehmen; dies hat Bedeutung vor allem bei geringen Populationsumfängen wie denen der Mischbaumarten. Mindestens geringere Änderungen beim Übergang auf die Folgegeneration sind angesichts der im Zusammenhang mit der Reproduktion allenthalben zu erwartenden Selektion allerdings die Regel. Die im Hinblick auf die Nachhaltigkeit bedeutsame Vollständigkeit der Weitergabe der genetischen Varianten an die Folgegeneration ist erst in geringem Umfang untersucht. Besonders bei der Tanne als einer überwiegend in Mischwäldern verbreiteten Baumart mit geringem Flugvermögen von sowohl Pollen als auch Samen erscheinen solche Untersuchungen der in Thüringen und Sachsen angebotenen Art (vgl. Beispiel 12-12) dringlich.

Bei Gelegenheit der Naturverjüngung wird in Mischbeständen die Artenzusammensetzung im Allgemeinen verändert. Ammer und Stimm (1996) behandelten die Artendiversität sowohl der Baum- als auch ihrer Begleitflora am Beispiel des natürlich verjüngten Bergmischwaldes. Dort war zu beobachten, dass sowohl Artenvielfalt als auch Artendiversität der Baumverjüngung durch einen höheren Grad der Auflichtung und die damit bewirkte Zunahme des Lichtgenusses erhöht waren. Auf genetischer Ebene stehen solche Untersuchungen noch aus.

Ein kurzer Verjüngungszeitraum vereinfacht die Altersstruktur in der Folgegeneration. Damit scheidet die Möglichkeit späterer Paarung zwischen Eltern und Nachkommen aus. Da die einzelnen Bäume in verschiedenen Jahren unterschiedlich intensiv blühen, sind während eines langen Verjüngungszeitraums insgesamt vermutlich mehr Bäume an der Reproduktion beteiligt. Mit hoher Wahrscheinlichkeit besteht während längerer Verjüngungszeiträume eine Tendenz zur Nivellierung anteiliger Gametenbeiträge und damit zur Erhöhung der genetischen Diversität der Nachkommenschaft.

Aufgrund der in Beispiel 11-1 referierten und früherer Ergebnisse leitete Husendörfer (2003) folgende Empfehlungen ab: Langfristigen, kleinflächigen Verjüngungsverfahren gebührt der Vorzug; denn hier ist zu erwarten, dass insgesamt mehr Altbäume zur Naturverjüngung beitragen und die Beiträge einzelner Bäume einander ähnlicher werden. Dazu stellten Hosius *et al.* (2012) Untersuchungen an Eichen an, welche in der Umgebung von 352 Altbäumen offensichtlich durch Hähersaat entstanden sein mussten. Die Verwendung von sieben Enzymgenloci und vier Mikrosatelliten erlaubte die weitgehende Rekonstruktion der Abstammung von 105 Bäumen. Die Ergebnisse lassen nicht nur auf erstaunliche Transportdistanzen von effektivem Pollen und Eichelns schließen. An der Entstehung der Nachkommen mit ihrem kompletten Satz genetischer Varianten waren drei Viertel der Altbäume beteiligt. Die Diversität der Nachkommen war nicht geringer, eher größer als die von Vergleichsbeständen in der Region. Diese waren vermutlich aus der Samenproduktion eines einzigen Jahres entstanden, während ihre

natürlich entstandenen Nachkommen auf die Fruktifikation mehrerer Jahre zurückzuführen waren.

Kleinflächige Verjüngungsverfahren nutzen unterschiedliche Bedingungen für die Entwicklung der Naturverjüngung, so dass einheitlich wirksamer Selektionsdruck vermieden wird. Zu gleichen Schlussfolgerungen waren Müller-Starck *et al.* (2000) gelangt.

Für die Baumarten des Gebirgswaldes mit teilweise überraschend geringer genetischer Variation an Enzymgenloci empfahlen Müller-Starck *et al.* (2000) Ergänzungspflanzung mit Vermehrungsgut aus variableren Populationen, wenn dessen Anpassbarkeit durch Anbauversuche ermittelt wurde.

Bei drastischen Umweltänderungen ist die Erhaltung genetischer Variation bzw. eines Maximums der Anpassbarkeit der Folgegeneration durch Naturverjüngung nicht zwingend sichergestellt (Namkoong 2000, Finkeldey und Hattermer 2010); man denke nur an die Bedeutung der Anzahl der effektiven Elternindividuen und andere Komplexitäten des Reproduktionssystems, welche zwar eine genetische Dynamik, jedoch nicht unbedingt Anpassung implizieren.

Rosaceen, aber auch Ulmen (Gehle und Krabel 2002), manche Pappelarten und Cornaceen haben ein ausgeprägtes Vermögen zu vegetativer Reproduktion durch Wurzelbrut, das zur Existenz von Klongeschwistern führt (Höltken und Gregorius 2006). Zur Einschätzung des Anteils vegetativ entstandener Populationsmitglieder sind viele und hochvariable Genmarker erforderlich, welche noch nicht bei allen Baumarten in entsprechendem Umfang zur Verfügung stehen. Die genannten Autoren verwendeten dazu verschiedene Methoden (vgl. das Beispiel 12-15). Hoebee *et al.* (2006) fanden beim Vergleich verschiedener Populationen der Elsbeere, dass ein gewisser mäßiger Anteil vegetativ entstandener Bäume der generativen Reproduktion und der genetischen Variation durchaus nicht abträglich ist. Erleichtert in sexuell reproduzierenden Populationen ein System der Inkompatibilität die Rekombination im Zuge der Paarung und die Zufuhr genetischer Varianten, so kann die teilweise vegetative Reproduktion die Variation über die Zeit hinweg erhalten. Bereits Gehle und Krabel (2002) waren in ihren Untersuchungen an Ulmen zu dieser Beurteilung gelangt. In den von ihnen untersuchten Auewäldern des Elbtals waren fast 30 % der Flatterulmen (*Ulmus laevis* Pallas) auf vegetative Reproduktion zurückzuführen; bei den Feldulmen (*Ulmus minor* Mill.) betrug dieser Anteil sogar um die 50 %, was den Gedanken an eine Bedeutung vegetativer Reproduktion für die Anpassung (in diesem Falle an Überschwemmungen) nahelegte.

11.3 Künstliche Bestandsverjüngung

“Artificial regeneration is the most obvious silvicultural practice resulting in possibly drastic changes of genetic structures not only in planted forests, but, in later generations, due to gene flow also in neighbouring forests. However, natural regeneration is no safeguard against unintentional changes of genetic structures by forest managers.”

(FINKELDEY und ZIEHE 2004)

Im Rahmen der Kunstverjüngung von Waldbeständen wird die genetische Dynamik der Verjüngung verändert bzw. verstärkt durch Samenernte (Kapitel 11.3.1), Pflanzenanzucht und die Pflanzung selbst (Kapitel 11.3.2); hinzu kommt die Verfrachtung von Populationen (Kapitel 3.2.5).

Mit der Zunahme künstlich entstandener Wälder werden mehr und mehr Samen in künstlichen Beständen gewonnen. Dabei sind die effektiven Populationsgrößen im Allgemeinen geringer als beim natürlichen Verjüngungsvorgang; denn die Elternschaft von Vermehrungsgut ist eingeschränkt und die Variation der Nachkommenzahlen der Bäume erhöht. Dies gilt nicht nur im Zusammenhang mit der Züchtung, sondern es handelt sich dabei um einen so gut wie immer eintretenden Prozess. Dessen Folge ist eine ganz allmähliche Einschränkung der genetischen Variation und eine Zunahme der Inzucht, welche sich erst über viele Generationen hinweg zu einem merklichen Effekt steigern.

Den ersten Schritt zur künstlichen Bestandsverjüngung bzw. Bestandsbegründung stellt in genetischer Hinsicht die Entscheidung für die Population dar, welcher das Vermehrungsgut entnommen werden soll. In der Regel ist dies nicht die Population, welche den Vorbestand bildete; vielmehr stammt das Vermehrungsgut von einem anderen Bestand oder gar einer ganz anderen Population ab und wird an den Ort der Pflanzung verfrachtet. Verfrachtung forstlichen Vermehrungsgutes für die künstliche Bestandsbegründung erfolgte in Mitteleuropa in der Vergangenheit, namentlich seit dem Bau des Eisenbahnnetzes, weiträumig – viel weiträumiger und rascher als die natürliche Migration, die jeweils nur in angrenzende Gebiete vorstößt. Dieser Umstand schränkt die Möglichkeiten der Anpassung gegenüber dem natürlichen, langsam vor sich gehenden, Prozess ein – es sei denn, die neue Umwelt am Anbauort stimmt mit der vorherigen am Ursprungsort weitgehend überein. Ganz ist Letzteres wohl nie der Fall; daher fragt sich, wann ein ökologischer Gradient wesentlich überschritten und ein veränderter Anpassungsprozess erforderlich wird.

In zunehmendem Umfang liegen in Deutschland heute Ergebnisse von Provenienzversuchen vor, welche von den forstlichen Versuchsanstalten der Bundesländer in Herkunftsempfehlungen eingearbeitet wurden. Solche Empfehlungen beziehen sich in Deutschland auf Provenienzen, Herkunftsgebiete (vgl. Kapitel

14.3.1), bestimmte Bestände oder Samenplantagen. Schultze (1994) machte darauf aufmerksam, dass die zu erwartenden Änderungen in den Umweltbedingungen der Anbauggebiete zu berücksichtigen sind, wenn derartige Anbauempfehlungen ihre Gültigkeit über längere Zeit behalten sollen.

Bei der Beschaffung von Vermehrungsgut neophytischer Baumarten ist die Situation eine andere. Ergebnisse von Provenienzversuchen dienten einmal zur Lokalisierung der Regionen, aus welchen die ertragsstärksten Provenienzen kamen. Deren Nutzung ist im Falle der Douglasie allerdings insofern problematisch, als seit der Anlage von Provenienzversuchen im Verbreitungsgebiet dieser Baumart mittlerweile viele natürliche Vorkommen durch gepflanzte Bestände ersetzt wurden. Auch im Falle anderer nordwestamerikanischer Baumarten ist nicht ganz sicher, für welche Populationen die im Versuch stehenden Provenienzen repräsentativ waren. Die damaligen Erntebestände selbst dürften kaum mehr vorhanden sein; in den verbliebenen Populationen hat der Polleneinflug aus allochthonen Beständen sicher bereits eingesetzt.

Im Zuge des Klimawandels werden in Mitteleuropa Überlegungen dazu angestellt, dort, wo man ein Absinken der Sommerniederschläge, insbesondere häufigere und längere sommerliche Trockenperioden, erwartet, Baumarten und Populationen aus bisher wärmeren und trockeneren Habitaten zum Anbau zu verwenden. Damit wird der früher populäre Grundsatz durchbrochen, Provenienzen nur insoweit zu verfrachten, als die Umweltbedingungen von Ursprung und Anbauort möglichst weitgehend übereinstimmen. Andererseits wird der forstlichen Praxis derzeit sogar noch mit hoher Priorität die Verwendung von Vermehrungsgut aus dem gleichen Herkunftsgebiet empfohlen. So sehr es einleuchtet, dem Klimawandel mit dem Anbau von Arten und Populationen aus Trockengebieten zu begegnen, so sind doch die Auswirkungen der mit weiter Verfrachtung in der Regel verbundenen photoperiodischen und sonstigen Unterschiede zwischen Ursprungs- und Anbauort noch kaum bekannt. Hier sind schließlich Kenntnisse der Anpassungsfähigkeit von Arten und Populationen aus anderen Klimaregionen gefragt (Finkeldey und Hattemer 2010). Mit fortschreitendem Klimawandel könnte die Notwendigkeit explorativer Versuchstätigkeit auf diesem Gebiet zunehmen.

Unter der Bezeichnung ‚assisted colonization‘ diskutierten Loss *et al.* (2011) die von Forschung begleitete Verfrachtung von Arten als eine Maßnahme zu deren Erhaltung *ex situ* (vgl. Kapitel 8.3). Diese Autoren betrachteten unter dem Aspekt des Klimawandels Möglichkeiten zur Arealverschiebung von Arten in andere, ihnen angemessene, Habitate. In umgekehrter Sichtweise ließe sich danach fragen, woher man Arten und Populationen holen könnte, um einheimische Waldökosysteme zu stärken. Die Erprobung solcher Verfahrensweisen an bestimmten Baumarten empfiehlt sich in dem Maße, in welchem der Klimawandel als dramatisch zu befürchten ist.

Die vielfältigen Eingriffe in biologische Abläufe im Rahmen künstlicher Bestandesbegründung haben vielfache genetische Auswirkungen (Gregorius *et al.*

1979, Hattemer und Müller-Starck 1988a, Geburek 2005b, Konnert und Hosius 2010). Als deren Ergebnis erhalten allochthone oder allgemein künstlich begründete Populationen im Verhältnis zu natürlich entstandenen autochthonen weniger genetische Variation und sind genetisch deutlicher differenziert, wie Papageorgiou (1995) durch die genetische Inventur natürlich verjüngter bzw. gepflanzter Bestände am Beispiel der mittelmeerischen Zypresse gezeigt hat. An seinen Ergebnissen, aus denen in Beispiel 11-2 berichtet wird, kommt die Nachwirkung begrenzter Elternschaft des verwendeten Vermehrungsgutes zum Ausdruck.

Beispiel 11-2. Natur- und Kunstbestände der mittelmeerischen Zypresse. Je nach der Größe der Samen und der Reproduktionskapazität einer Baumart reichen u. U. die Samen eines einzigen oder weniger Einzelbäume für die Begründung größerer Bestände aus. Infolge genetischer Drift werden diese genetisch stärker differenziert erwartet, was nach Abb. 11-1 auch tatsächlich beobachtet wurde.

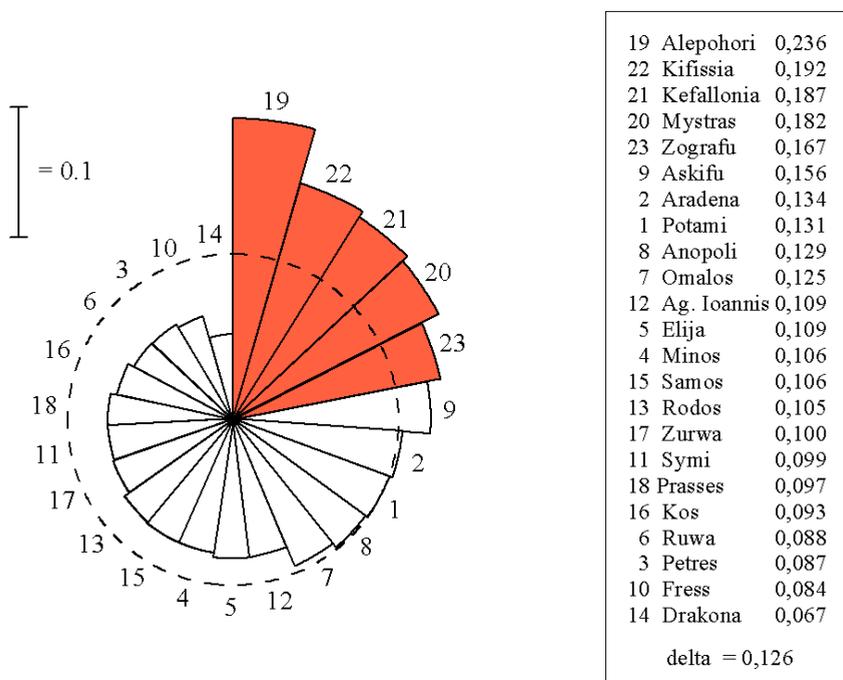


Abb. 11-1. Genische Differenzierung D_j 23 griechischer Zypressenbestände (*Cupressus sempervirens* L.) an neun Enzymgenloci. Die fünf am stärksten differenzierten Zierbaumbestände (Säulenform) und andere Kunstbestände sind rot gekennzeichnet (nach Papageorgiou 1995 aus Hattemer et al. 2000).

Dieser Abbildung ist zu entnehmen, dass die in fünf Kunstbeständen geernteten Samen gegenüber denen aus achtzehn Naturbeständen der mittelmeerischen Zypresse (*Cupressus sempervirens*) genetisch stärker differenziert sind (Papageorgiou 1995).

Wie Abb. 11-2 erkennen lässt, sind die Kunstbestände auch weniger variabel. Die Unterschiede in der Diversität v erscheinen gering, reflektieren jedoch deutliche genetische Strukturunterschiede an den inventierten Genloci (vgl. Kapitel 2.2). Die stärkere Differenzierung und die gleichzeitig geringere Diversität stellen zwei Aspekte eines zugrundeliegenden Driftprozesses dar. Ein klarer linearer Zusammenhang zwischen Differenzierung D_j und Diversität v ist in Abb. 11-2 zwar nicht zu erkennen, doch sind die fünf am stärksten differenzierten Kunstbestände in typischer Weise auch die mit der geringsten Diversität. Eine Erklärung für die gefundenen drastischen Unterschiede bietet die meist reichliche Samenbildung und gleichzeitig geringe Samengröße dieser Baumart.

Zu ähnlichen Erkenntnissen waren Gömöry (1992) bei der Fichte und Husendörfer (1996) bei der Weißtanne gelangt. Ergebnisse von Vergleichen zwischen natürlichen und künstlichen Beständen legen eine Auseinandersetzung mit den Methoden der Samenernte nahe; vermutlich sind die festgestellten Unterschiede teilweise auf diesen Komplex zurückzuführen.

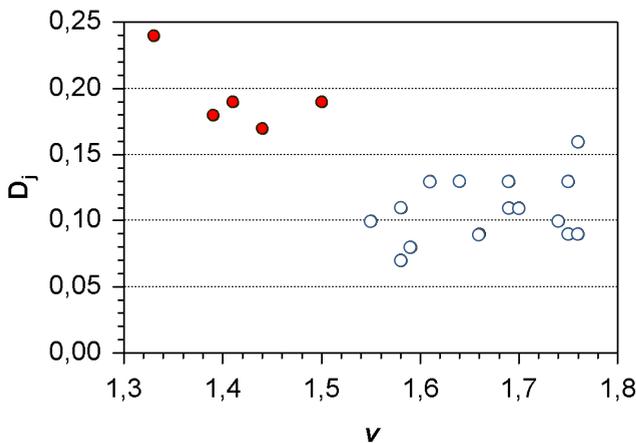


Abb. 11-2. Genische Diversität 23 griechischer Zypressenbestände (*Cupressus sempervirens* L.) an neun Enzymgenloci im Zusammenhang mit ihrer Differenzierung. Die fünf Kunstbestände mit der geringsten Diversität bilden die Spitzengruppe der Differenzierung (nach Papageorgiou 1995 aus Hattemer et al. 2000). ♦

11.3.1 Samenernte

Bei der Samenernte ist man unmittelbar mit der genetischen Heterogenität der Samenproduktion eines Bestandes konfrontiert – gleichgültig, ob eine genetische Inventur von Samen (vgl. Kapitel 2.3.1) oder die Gewinnung von Saatgut für die Bestandsbegründung vorgesehen ist. Zunächst besitzen die einzelnen Sameneltern

verschiedene Genotypen. Darüber hinaus werden bei ihnen wohl in den meisten Fällen genetisch differenzierte Pollenwolken effektiv. Die hierfür verantwortlichen Ursachen sind in Abb. 1-6 dargestellt. Liegt eine räumliche genetische Struktur mit Klumpungen vor, sind auch die in verschiedenen Bereichen der Population erzeugten Samen differenziert.

Aus der genetisch heterogenen Samenproduktion eines Bestands oder einer mehrere Bestände umfassenden Population wird am besten eine vor allem repräsentative Teilmenge gewonnen. Bei der Ernte ist zu vermeiden, dass in größerem Umfang genetische Strukturänderungen oder gar Allelverlust eintreten. Auf Grundsätze der Verfahrensweise wurde bereits in den Kapiteln 1.3 und 2.3.1 aufmerksam gemacht.

Stellt man sich vor, *alle* Samen *aller* Bäume einer Population zu ernten und einer Gesamtmenge einzuverleiben, dürfte sich die Wirkung der in Abb. 1-6 dargestellten und in den Beispielen 11-3 bis 11-5 durch empirische Untersuchungen belegten Faktoren zumindest teilweise kompensieren. Erst aus der gut durchmischten Gesamtmenge sodann eine repräsentative Teilmenge je nach Bedarf zu entnehmen, ist mit Blick auf die Kosten umfangreicher Saatguternten natürlich illusorisch.

Beispiel 11-3. Genetische Differenzierung der Samen einzelner Fichten. In ausgedehnten dichten, gepflanzten Fichtenreinbeständen thüringischen Ursprungs im Sauerland (vgl. Beispiel 12-4) fand Finkeldey (1995) nur geringe Differenzierung von Nachkommenschaften. Da dort räumliche genetische Strukturen kaum vorliegen und der reichlich produzierte Pollen offensichtlich sehr effizient verbreitet wird, reichte es in einem solchen Falle wohl aus, eine geringere Anzahl von Samenbäumen zu beernten.

Anders strukturierte Bestände dieser Baumart können von diesem Zustand offensichtlich stark abweichen, wie bereits in Abb. 1-5 erwähnt wurde. Aus jenen drei von Nascimento *et al.* (2010) untersuchten Fichtenbeständen wurden außer den Altbäumen je 50 Samen von 10 Sameneltern geerntet und an fünf Mikrosatelliten inventiert. Für einen der Bestände, einen Mischbestand mit Buche, sind in Abb. 11-3 Befunde über die Zusammensetzung des effektiven Pollens mitgeteilt. Der Anteil des effektiven Externpollens beläuft sich auch bei Sameneltern im Bestandesinneren auf mehr als die Hälfte. Methodische Grundlage dieses Teils der Untersuchung war die für eine Inventur ausreichende genetische Variation: an den fünf Genorten gab es teilweise geringe effektive Anzahlen von 1,5 bzw. 2,6 Allelen, an einem weiteren 3,6 Allele, während die beiden übrigen effektive Anzahlen von 9,9 bzw. 15,2 Allelen besaßen.

Mixed stand

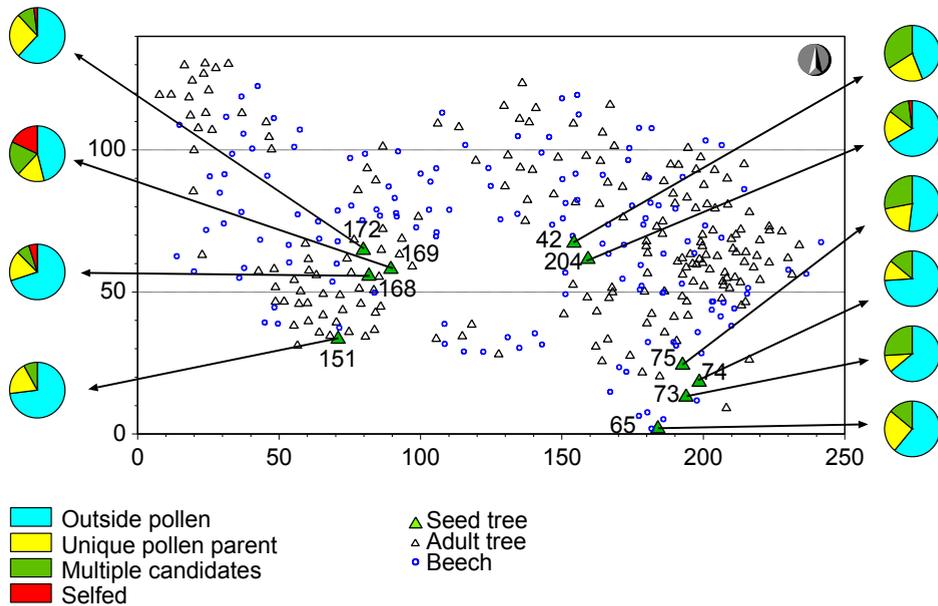


Abb. 11-3. Position von 204 Fichten sowie zahlreichen Buchen in einem 80jährigen Mischbestand mit einer Dichte von 54 Bäumen je ha. Die Angaben über die Zusammensetzung des bei zehn Samenbäumen effektiv gewordenen Pollens (Kreisdiagramme) basieren auf jeweils 50 Samen (aus Nascimento et al. 2010). Der Pollen aus dem Bestand selbst ließ sich teilweise einem bestimmten Pollenelter zuordnen (unique pollen parent bzw. selfed), teilweise kamen als Polleneltern jeweils mehrere Bäume im Bestand (multiple candidates) in Frage. Übereinstimmend stellte Externpollen (outside pollen) den größten Anteil dar.

Nach Abb. 11-4 sind zunächst die zehn effektiven Pollenwolken genetisch unerwartet stark differenziert. Dies trifft sowohl auf den bestandeseigenen als auch den Externpollen zu, der dort reichlich, aber keineswegs gut durchmischt eingetragen wurde. Im gesamten Pollen kompensieren sich die Unterschiede erwartungsgemäß etwas, was sich an einer etwas geringeren mittleren Differenzierung äußert. Das Zusammenwirken der genetischen Differenzierung von Sameneltern und effektiven Pollenwolken bewirkte eine genetische Differenzierung der Samen von $\delta = 0,41$. Dies liefert eine Begründung für die Samenernte von vielen Bäumen; die entsprechenden Untersuchungen in den beiden zum Vergleich untersuchten Reinbeständen unterschiedlicher Dichte weisen durchaus in die gleiche Richtung. ♦

Teilweise ähnliche Verhältnisse wie bei der Fichte trafen Sousa *et al.* (2005) bei der diözischen brasilianischen *Araucaria angustifolia* an. Der Pollen dieser Baumart besitzt unter den Koniferen eine extrem hohe Sinkgeschwindigkeit. Die Anzahl der effektiven Paarungspartner eines Samenelters lag in zwei Beständen bei nur 1 bis 2 Polleneltern. Die schweren Zapfen dieser Baumart wurden zur Samengewinnung für die Pflanzung von Erhaltungsbeständen vom Boden aufgelesen. Die mittlere genetische Differenzierung der von einzelnen Bäumen geernteten Samen betrug dort $\delta=0,285$ bzw. $0,297$. Über Untersuchungen zur Samenproduktion der ebenfalls diözischen Eibe wird in Beispiel 12-9 im Zusammenhang mit Bestrebungen zur Erhaltung bzw. Wiederansiedlung berichtet.

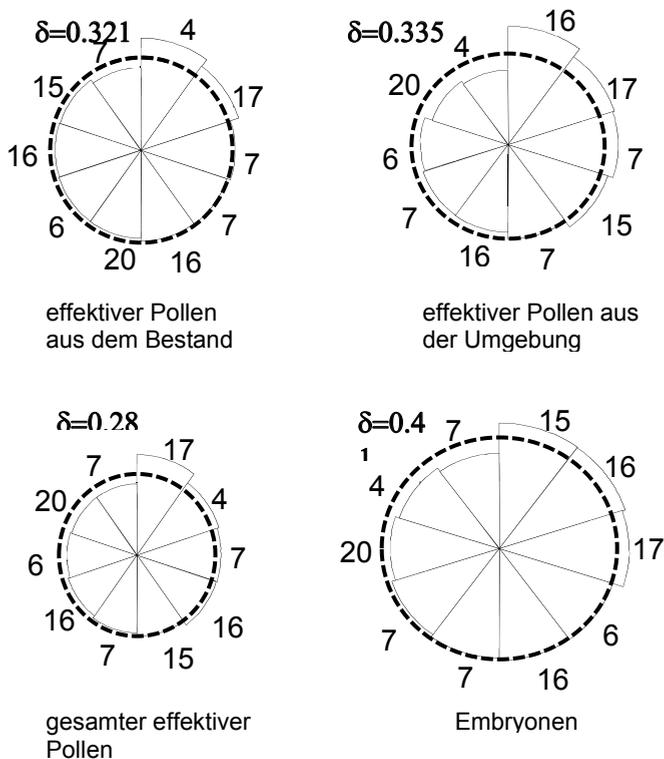


Abb. 11-4. Genetische Differenzierung verschiedener Fraktionen der individuellen effektiven Pollenwolken sowie der Samen der zehn in Abb. 11-3 markierten Sameneltern von Fichte in einem Mischbestand mit Buche (aus Nascimento *et al.* 2010).

Das nachfolgende Beispiel 11-4 enthält Ergebnisse von der Untersuchung des Reproduktionssystems einer Population der Winterlinde, welche deutliche Differenzierung von Pollenwolken und Samen einzelner Bäume erwarten ließ. Für die Ernte marktfähigen Saatgutes dieser dem Forstvermehrungsgutgesetz unterliegenden Baumart würde man diese Population wegen ihrer physischen Struktur vermutlich nicht zulassen.

Beispiel 11-4. Samen einer Population der Winterlinde. Fromm (2001) untersuchte eine Lindenpopulation in einem 40 ha großen, von ausgedehnten Feldern umgebenen Mischbestand mit Buche und Bergahorn. Die Population umfasste 137 ganz überwiegend mehr als 100jährige Bäume sowie vier weitere Bäume in großer Entfernung in der umgebenden Feldmark. Abb. 11-5 zeigt die Umformung eines von einem Leichtflugzeug aus aufgenommenen Luftbildes. Die zur Blütezeit der Linden entstandene Aufnahme erlaubte auch die Messung von Kronengrößen.

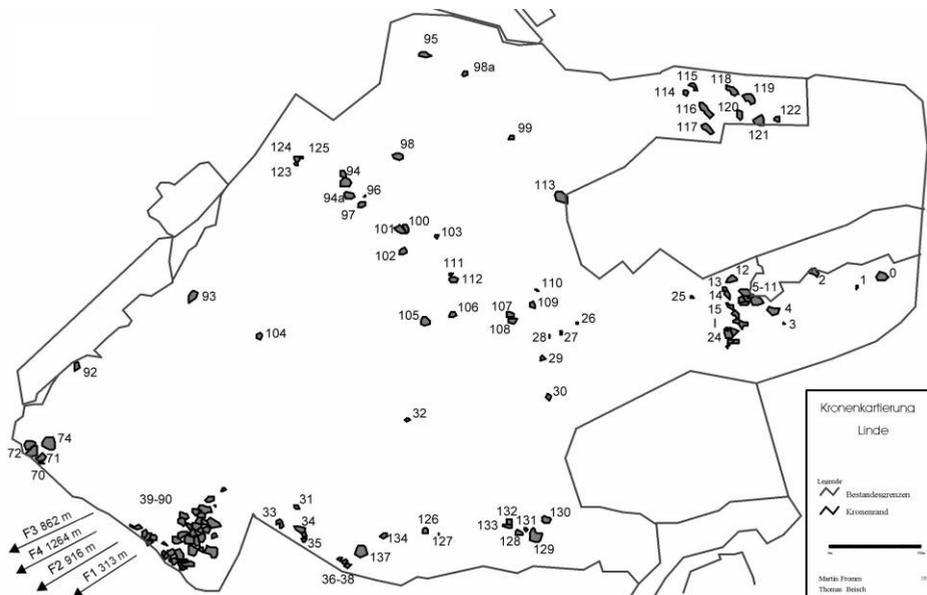


Abb. 11-5. Kronenkartierung von 137 Bäumen einer Population der Winterlinde in einem Mischbestand mit Buche und Bergahorn sowie vier weiteren Linden (F1 bis F4) in der Feldmark (aus Fromm 2001).

Die Winterlinde ist grundsätzlich selbstfertil, was sich in teilweise hohen Anteilen von Samen aus Selbstbefruchtung äußert. Die Baumart ist hexaploid, spaltet aber disom. Fromm (2001) inventierte die Altbäume und vom Baum geerntete Samenstichproben an 14 polymorphen Enzymgenloci. Abb. 11-6 zeigt das Ergebnis einer Gruppierungsanalyse der effektiven Pollenwolken von 23 Altbäumen. Das

Dendrogramm lässt erkennen, dass die Pollenwolken teilweise sehr stark differenziert sind. Man vergleiche den Baum L129 am südlichen Rand der Population mit LF1 in einer Entfernung von 313 m; deren effektive Pollenwolken zeigen sehr starke Differenzierung sowohl untereinander als auch von denen der anderen. Dagegen sind die Pollenwolken von L0 und LF2 trotz ihrer sehr unterschiedlichen Position am Ostrand der Population bzw. mehr als 900m entfernt davon sehr ähnlich. Das Dendrogramm zeigt auch, dass Ähnlichkeit der effektiven Pollenwolken durchaus nicht auf nahe beieinander stehende Bäume beschränkt ist; so sind die Pollenwolken der Bäume L38 (in der Gruppe am Südwestrand) und L93 (räumlich etwas isoliert im Nordwesten) trotz ihrer Entfernung von 450m am geringsten überhaupt differenziert. Ähnlichkeit bzw. Unähnlichkeit der effektiven Pollenwolken sagt naturgemäß nicht alles über die zu erwartende genetische Differenzierung der Nachkommenschaften aus.

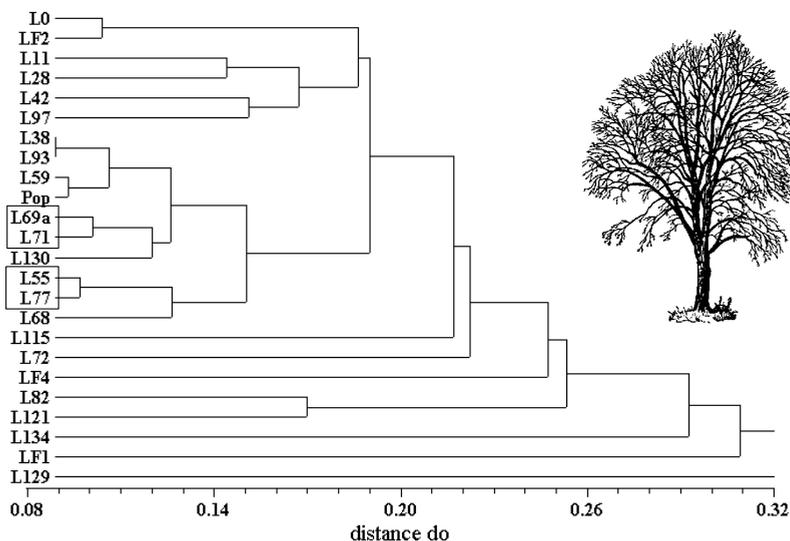


Abb. 11-6. Genetische Gruppierung der effektiven Pollenwolken von 23 der kartierten Linden; 'Pop' entspricht dem Mittelwert der Population (nach Fromm 2001 aus Hattemer et al. 2001).

Die allgemein starke Differenzierung der Pollenwolken in diesem Bestand ist wohl auf mehrere Ursachen zurückzuführen. Die Beiträge einzelner Linden hängen von vielen Einflussfaktoren wie ihrer Kronengröße, der Nähe zu ihren Nachbarbäumen usw. ab. Die effizientesten Pollinatoren, Honigbienen und Hummeln, sind soziallebig. Nach den Untersuchungen des Autors sind Futterflüge und deren Reihenfolge teilweise als erratisch zu bezeichnen, was aber auch (trotz der reichlichen Tracht in einer einzelnen großen Baumkrone) mit ‚carry-over‘ von Pollen

bzw. mit Kontamination im Stock bzw. Nest zusammenhängen mag. Die Interpretation ist allerdings insofern etwas unsicher, als die Gewinnung repräsentativer Stichproben von Samen aus den hohen Baumkronen erschwert war.

Die transportierten Mengen effektiven Pollens sind deutlich entfernungsabhängig (Abb. 11-7). Die Feststellung der Pollenelternschaft war angesichts der Größe der Population und der nicht vollen Effizienz der genetischen Marker schwierig: Je nach dem (probabilistischen) Verfahren des Elternschaftsausschlusses und der Annahme der Transportentfernung effektiven Eigenpollens erhielt man eine ganze Schar von Pollenverbreitungskurven. Die in Abb. 11-7 wiedergegebene Kurve auf der Grundlage des sicheren eindeutigen Ausschlusses (er entspricht den 'unique pollen parents' im vorigen Beispiel 11-3) repräsentiert in etwa das Mittel dieser Kurven. Da die einzelnen Linden teilweise weit voneinander entfernt stehen, variieren die Transportentfernungen erheblich. Aber auch die vier Linden in der Feldmark wurden noch zu 18 % durch Fremdpollen befruchtet. Auch die Samen der in Abb. 11-6 mit ihren effektiven Pollenwolken dargestellten Linden sind genetisch deutlich differenziert (Hattermer *et al.* 2001). Einzelne Nachkommenschaften hatten Differenzierungswerte D_j um 0,3; das Mittel war mit $\delta = 0,17$ etwas geringer.

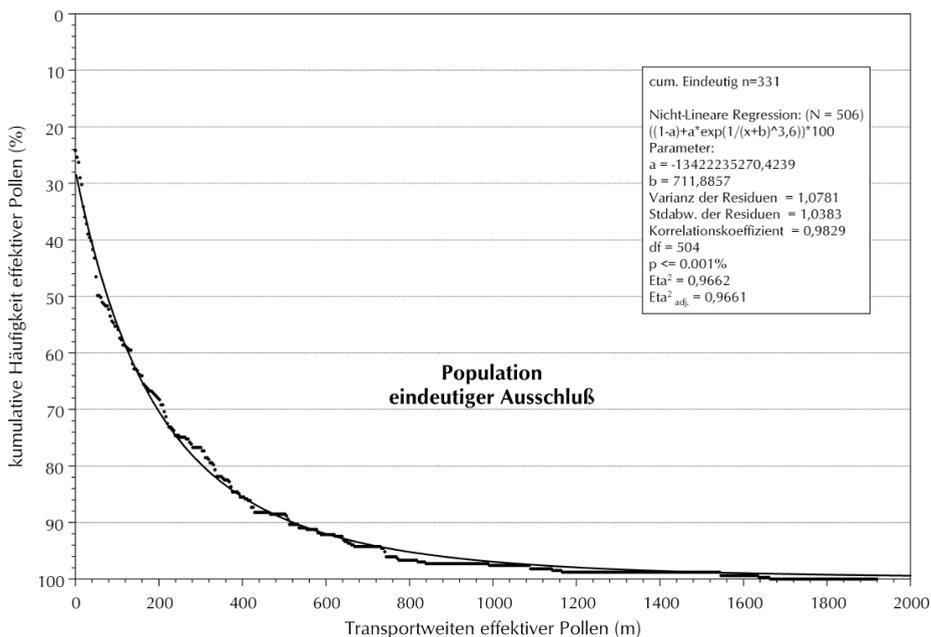


Abb. 11-7. Häufigkeitsverteilung der Transportweiten für 331 effektive Pollen. Die Pollenelternschaft wurde nach dem Ausschlußverfahren vorgenommen (aus Fromm 2001).

Der in diesem Beispiel untersuchte Lindenbestand erfüllte angesichts seiner nicht geschlossenen Struktur die Anforderungen an einen Saatguterntebestand vermutlich nicht (vgl. Kapitel 14.3.2). Er wurde nichtsdestoweniger für ein Beispiel herangezogen, weil er nach Abb. 11-8 die für Bestände aus Naturverjüngung typischen genetischen Autokorrelationen aufweist. (Zwar ist ein geringer Teil der Bäume in einem räumlich eng umgrenzten Bereich angeblich gepflanzt; doch weist auch dieser eine ausgeprägte räumlich-genetische Struktur mit den Anzeichen einer Familienstruktur auf). ♦

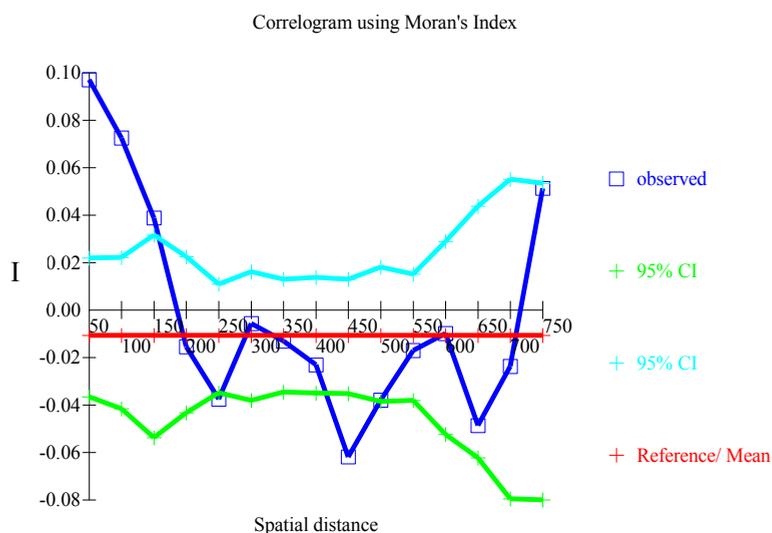


Abb. 11-8. Autokorrelationen der Mehrlocus-Genotypen (12 Enzymgenloci) in der untersuchten Lindenpopulation mit Angabe der Konfidenzgrenzen.

Bei den der Gesetzgebung über forstliches Vermehrungsgut unterliegenden Baumarten ist für die Vermarktung von Vermehrungsgut die Ernte von hierfür zugelassenem Ausgangsmaterial Voraussetzung. Die Bestände vieler selten gewordener Baumarten dürften die Anforderungen an die physische Struktur allerdings ebenso wenig erfüllen und stellen trotzdem wichtige Saatgutquellen dar.

Werden die Samen direkt durch Besteigen oder Schütteln direkt von den Bäumen geerntet, wäre es der genetischen Repräsentativität der Erntemenge förderlich, einen jeweils etwa gleichen relativen Anteil ihrer Samenmenge zu entnehmen. Bei der routinemäßigen Saatguternte dürften die Mischungsanteile der einzelnen Nachkommenschaften an der Gesamtmenge dagegen eher willkürlich sein. Die Samenbäume sollten nicht nur zahlreich, sondern auch über die gesamte Po-

pulation verteilt sein sowie einen gewissen Mindestabstand untereinander haben; manche Autoren setzen hierfür mehr oder weniger pauschal Entfernungen von etwa 30 m an, was natürlich kaum immer ausreicht (vgl. Abb. 11-7). Diese besondere Verteilung sichert die Erfassung der Beiträge genetisch etwas differenzierter effektiver Pollenwolken zu den Samen. Die Einhaltung eines Mindestabstandes hilft, die Ernte reziproker Vollgeschwister von Nachbarbäumen zu vermeiden. Die per Verordnung (Anonymus 2002b) vorgesehenen Mindestanzahlen beernteter Bäume eines Bestandes im Rahmen der routinemäßigen Saatgutbeschaffung (vgl. Kapitel 14.3.3) sind relativ gering.

Zur Gewinnung größerer Samenmengen für die Begründung von Produktionsbeständen der Fagaceen werden unter fruktifizierenden Altbäumen die Samen in Netzen aufgefangen. Grundsätzlich sind viele Netze gleichmäßig unter den Bäumen zu verteilen (Janßen 2000) und diesen Netzen jeweils alle oder doch etwa gleiche relative Anteile von Samen zu entnehmen. Die Verteilung der Netze ist an der Reichweite der Samen- und Pollenverbreitung und – in natürlich entstandenen Populationen – an der räumlichen genetischen Struktur (vgl. Beispiele 2-2 und 6-3) zu orientieren. Falls die Netze nicht über den gesamten Bestand verteilt sind, können hierbei weniger häufige genetische Varianten der Ernte entgehen. Die Ausbreitung von Netzen nur unter stark reproduzierenden Bestandespartien hilft Kosten sparen, begünstigt unter Umständen aber den Verlust namentlich geklumpt vorkommender seltener Varianten.

Von der Auslegung der Netze nur oder vorrangig unter phänotypisch wertvolleren Bäumen erwarten verschiedene Autoren (Hardtke *et al.* 2016) einen positiven züchterischen Effekt; wie groß dieser ist, hängt von vielen Faktoren ab, die gegenwärtig in einem Forschungsprojekt untersucht werden. Maßgeblich sind neben der Effizienz dieser phänotypischen Auslese sowie der räumlichen genetischen Struktur sicher die Pollenverbreitung und andere Eigenschaften des Reproduktionssystems; es wird jedoch möglich sein, die erreichten züchterischen Vorteile und die Verringerung der effektiven Populationsgröße gegeneinander abzuwägen.

Die gesetzlichen Vorgaben zur Mindestanzahl beernteter Bäume (s. Kapitel 14.3.3) dürften bei der Netzernte von Buchensaatgut nach Konnert und Ruetz (2003b) so gut wie immer beträchtlich überschritten werden.

Bei der Netzernte von Buchensaatgut dürften nach Angaben von Konnert und Ruetz (2003b) die gesetzlichen Vorgaben zur Mindestanzahl beernteter Bäume (s. Kapitel 14.3.3) so gut wie immer beträchtlich überschritten werden.

Im nachfolgenden Beispiel 11-5 wird über die Ergebnisse von Formen der Samenernte vom Boden in Buchenbeständen berichtet. Drei weitere Beispiele haben die Ergebnisse der Samenernte vom Baum zum Gegenstand.

Beispiel 11-5. Ergebnisse der Ernte von Buchensaatgut. Im Rahmen eines Forschungsprojektes wurden durch Ziehe *et al.* (1998) in drei als Genressourcen ausgewählten rheinland-pfälzischen Buchenaltbeständen (vgl. die Beispiele 2-6

und 6-3) auf zweierlei Art gewonnene Samen verglichen. In den Beständen waren durch ein Raster je etwa 200 Bäume zur Beprobung ausgewählt. Durch die staatliche Klänge wurden punktuell unter stark fruktifizierenden Bestandespartien Netze ausgelegt und aus der gut durchmischten Gesamtmenge aller Netze Stichproben E1 für die Untersuchung gezogen. Andererseits wurden unter den Probebäumen Bucheckern einzeln aufgelesen und später aus deren Gesamtmenge Stichproben E2 gezogen. Die Samen der Stichproben E2 wurden gerade unter den Bäumen aufgelesen, welche den Altbestand repräsentierten. Da die meisten der damals bekannten Enzymgenloci der Buche vergleichsweise geringe Variation aufweisen, unterschieden sich die Stichproben E1 und E2 in ihrem Allelbestand wenig: Schätzungen von d_0 betragen um 3 %. Dieser Abstand entspricht jedoch ziemlich genau der Größenordnung genetischer Differenzierung zwischen westdeutschen Buchenbeständen überhaupt (Turok 1995). An den variableren Genorten wurden zwischen E1 und E2 signifikante Abstände um 8 bis 9 % gemessen; die genotypischen Abstände an diesen Genloci betragen demgegenüber zwischen 11 und 16 %. Die Abstände zwischen den Altbeständen und ihren Samen waren in allen drei Fällen etwas kleiner bei der Methode E2; die durch die Art der Samengewinnung induzierten genetischen Abstände zwischen Bestand und Nachkommenschaft wurden durch das gleichmäßig über den Bestand verteilte Auflesen von Hand unter den Probebäumen geringer gehalten als bei der herkömmlichen praxisüblichen Netzernte; zur Differenzierung von Altbeständen und ihren Eckern vgl. Beispiel 2-6. ♦

Von einer ähnlichen Inventur nordrhein-westfälischer Bestände der Stieleiche berichtet Gehle (1999). In 15 Populationen wurden je etwa fünfzig Alteichen und einhundert Sämlinge an sieben Enzymgenoci inventiert. Die Sämlinge wurden im Gewächshaus aus Eicheln gezogen, welche im Interesse möglichst weitgehender Übereinstimmung zwischen Eltern- und Nachkommengeneration unter den Kronen der inventierten Altbäume aufgelesen worden waren. Auch hier zeigten sich Nachkommenschaften teilweise stärker von ihrem Erntebestand als von Nachkommenschaften aus anderen Landesteilen differenziert (vgl. Hattemer *et al.* 2000).

Anhand eines umfangreichen Modells hat Janßen (2000) für einen Buchenbestand gezeigt, wie Saatgut im Rahmen der für diese Baumart üblichen Netzernte gewonnen werden sollte, so dass es dem praxisüblichen Verfahren entspricht und gleichzeitig den Anforderungen der Generhaltung genügt. Wichtig ist die Ausbreitung von Netzen unter einer großen Anzahl von Bäumen, wobei eine insgesamt große Fläche von Netzen belegt sein soll. Von einer größeren Anzahl kleiner über den Bestand verteilter Netze ist zu erwarten, dass die Erntemenge der Samen eine der Gesamtheit aller produzierten Samen ähnlichere genetische Struktur aufweist als die bei Verwendung einer geringeren Anzahl größerer Netze. Dies stellt das Pendant zur weniger intensiven Beerntung vieler gegenüber der massiven

Beerntung nur weniger Samenerntern dar. Gegenüber der Samenernte vom Baum ist von der Netzernte zu erwarten, dass sich bei gleichmäßiger Verteilung der Netze die Teilmengen der einzelnen Bestandespartien etwa proportional zur Gesamtmenge erzeugter Samen verhalten.

Wird ein Sauggerät eingesetzt, soll eine große Fläche befahren werden – was nicht in jedem Gelände möglich ist. Von Werder (2000) stellte an mehreren Markergenloci signifikante genetische Abstände zwischen Erntebestand und dessen durch Schütteln der Baumkronen gewonnenen Bucheckern fest; die Ursache hierfür waren vermutlich nicht nur örtliche Besonderheiten des Reproduktionssystems, sondern auch dieser besondere, wenig repräsentative Erntemodus. Der Einsatz sowohl von Auffangnetzen als auch der eines Sauggerätes (Janßen 2000) bei der Buche sowie die bei vielen Baumarten übliche Ernte vom Baum (von Werder 2000) erfordern die dort begründeten Vorsichtsmaßnahmen.

Die Ernte sollte in Jahren reichlicher Blüte und Samenbildung vorgenommen werden; dies trägt dazu bei, dass viele Bäume effektive Gameten beisteuern. Nach nur spärlicher Blüte ist auch zu erwarten, dass bei selbstfertilen Baumarten aus Mangel an Fremdpollen der Anteil der Selbstbefruchtung zunimmt, der wiederum die frühe Mortalität eines vermutlich großen Teils der betreffenden Individuen nach sich zieht (vgl. Beispiel 9-3).

Die tatsächlich angewandten Verfahren müssen den örtlichen Gegebenheiten angepasst werden, und nur einige Grundregeln für die Samenernte lassen sich aus den Untersuchungen über das Reproduktionssystem ableiten. Von größter Bedeutung ist eine größere Anzahl von Erntebäumen in einem gewissen Abstand zueinander; die große Anzahl empfiehlt sich wegen der u.U. geringen Anzahl effektiver Nachbarn und der daraus resultierenden Differenzierung der Nachkommenschaften. Besonders die Eventualität einer räumlich-genetischen Struktur mit geklumpstem Auftreten genetischer Varianten erfordert die Verteilung der Erntebäume auf die gesamte Bestandsfläche. Die Erntemengen sollten am Samenertrag der Bäume orientiert und mehr oder weniger ausgewogen sein. Dementsprechend sollte bei Netzernte die Anzahl der Netze möglichst groß und ihre Verteilung über den Bestand etwas an der örtlichen Dichte bzw. dem zu erwartenden Samenfall orientiert sein. Bei maschineller Ernte gelten diese Grundsätze ganz entsprechend.

Noch immer besteht Mangel an weiteren Informationen über die genetischen Implikationen der Samenernte; in den Beispielen 11-6 bis 11-8 werden weitere Ergebnisse derartiger Untersuchungen wiedergegeben.

Beispiel 11-6. Nachkommenschaft eines Fichtenbestandes. An einer erzgebirgischen Fichtenpopulation untersuchten Gärtner *et al.* (1996) an einigen Enzymgenloci die Differenzierung von Altbestand und Nachkommen. Für den Vergleich wurden 50 Bäume des Altbestands und dessen 12jährige Nachkommenschaft in zwei Feldversuchen herangezogen. Die Nachkommen stammten aus

zwei verschiedenen Bestandsbeerntungen mit einem zeitlichen Abstand von elf Jahren.

Die genetischen Abstände zwischen den Nachkommenschaften aus den beiden Erntejahren waren gering. Im genetischen Abstand des Altbestands von seinen Nachkommen trat der gemeinsame Effekt von Ernte, elfjähriger Lagerung des Saatgutes, der Pflanzenanzucht und der Klimaeinwirkung auf zwei Versuchsfeldern (mit möglicher Mortalität) zutage. Er wurde als gering betrachtet, bewegte sich mit 5,2 % bzw. 5,3 % aber in der gleichen Größenordnung wie die Differenzierung von drei Populationen aus ganz anderen Teilen des natürlichen Verbreitungsgebiets der Fichte. ♦

Beispiel 11-7. Ergebnisse der Ernte von Weißtannensamen. Die in vier Jahren geernteten Samen eines bayerischen Tannenbestandes inventierte Konnert (1996) an sieben Enzymgenloci²³; Tab. 11-2 zeigt die sehr deutlichen Unterschiede zwischen den Samen aus verschiedenen Ernten. Aus diesen Unterschieden folgt zwingend die Verschiedenheit der genetischen Struktur der Samen mindestens eines Jahres von der des Altbestands. Die genetischen Unterschiede sind über das in jenen Jahren realisierte Paarungssystem sicher durch die Umwelt mitinduziert.

Tab. 11-2. Paarweise genetische Abstände (in %) zwischen den in vier Jahren geernteten Samen eines Tannenbestandes an sechs Enzymgenloci (aus Konnert 1996).

Erntejahr	1990	1993	1995
1989	7,3	10,3	9,0
1990		4,0	4,1
1993			8,2

Zur Beurteilung der Größenordnung der Schätzwerte in Tab. 11-2 verglich Konnert (1996) deren Mittelwert von 5,8 % mit der Differenzierung nordostbayerischer Tannenbestände (der beerntete gehört zu jener Region) von etwa 3 %; der Unterschied zwischen den Ernteergebnissen ist also schon erheblich. Auch die Diversitäten der Samen und ihre Heterozygotiegrade sind verschieden. Nun ist für das Zustandekommen dieser Abstände auch der Umstand ursächlich, dass in den verschiedenen Jahren kaum die gleichen Bäume beerntet wurden. Aus diesem Grunde inventierte Konnert (1996) die an den Makrogametophyten erkennbaren weiblichen Gametenbeiträge und die männlichen separat. Tab. 11-3 zeigt die auf diese Weise geschätzten Abstände. Die weiblichen Beiträge sind untereinander etwas deutlicher verschieden; hieran manifestiert sich der Effekt der in den Ernte-

²³ Vff. danken Frau Dr. MONIKA KONNERT, Bayer. Amt für forstliche Saat- und Pflanzenzucht in Teisendorf, für die freundliche Überlassung des unveröffentlichten Manuskripts.

jahren unterschiedlichen Stichprobe der Sameneltern. An den Unterschieden zwischen den erfolgreichen männlichen Beiträgen dürfte dagegen überwiegend der Effekt des zeitlich variierenden Paarungssystems beteiligt sein.

Tab. 11-3. Paarweise gametische Abstände (in %) zwischen den weiblichen (über der Hauptdiagonalen) und männlichen Beiträgen (unter der Diagonalen) zu den in vier Jahren geernteten Samen eines Weißtannenbestandes (aus Konnert 1996).

Erntejahr	1989	1990	1993	1995
1989	—	7,7	11,9	10,2
1990	8,8	—	5,7	7,5
1993	8,7	6,3	—	8,2
1995	9,3	5,5	6,9	—

An der gleichen Baumart ging Llamas-Gómez (1998) der Frage nach, wie sich genetische Strukturen neun vermutlich nicht sehr dichter Erntebestände von ihrem Saatgut unterscheiden. Für den Vergleich wurden die Samen zweier Erntejahre sowie teilweise die Naturverjüngung herangezogen; der Umfang der Datenbasis wechselt etwas. Untersucht wurden je nach Altbestand 24 bis 53 Bäume; dieser Materialumfang war in der Regel durch die Größe der Bestände vorgegeben; in der Naturverjüngung variierte der Stichprobenumfang zwischen 19 und 59 Pflanzen, beim Saatgut zwischen 54 und 92 Samen.

Tab. 11-4. Mittlere genische Abstände (in %) an sechs Enzymgenloci zwischen Altbestand, Naturverjüngung und Saatgut im Durchschnitt neun sächsischer Weißtannenbestände (nach Llamas-Gómez 1998).

	Naturverjüngung	Saatgut 1992	Saatgut 1994
Altbestand	6,7	6,9	8,6
Naturverjüngung		4,9	6,2
Saatgut 1992			6,1

Die genischen Abstände zwischen den Strukturen im Mittel von sechs Enzymgenloci zeigt Tab. 11-4. Die mittlere Differenzierung der neun Bestände betrug 6,8 %. Auch in dieser Untersuchung unterschieden sich die Nachkommenschaften der Bestände sowie die Samen aus verschiedenen Erntejahren etwa so deutlich wie die Altbestände. ♦

Beispiel 11-8. Samen eines Elsbeerenbestandes. Biedenkopf *et al.* (2007) berichteten von einer Teilernte in einem oberfränkischen Bestand der Elsbeere (*Sorbus torminalis* (L.) Crantz. Eine 121 Altbäume umfassende, aus einem Mittelwald

hervorgegangene autochthone Population erstreckte sich über 3,7 ha. Die Dichte war also gering; der Standraum der Bäume variierte stark. Nach Anzeichnung durch einen Forstbeamten wurden die 21 dominantesten Bäume beerntet. Die Inventur sowohl der 187 von diesen Bäumen geernteten Samen als auch der des gesamten Altbestandes geschah an acht Enzymgenloci; die Samenstichprobe wurde aus der Gesamtheit der den Früchten bereits entnommenen Samen gezogen.

Tab. 11-5. Variationsmaße an acht Enzymgenloci eines Elsbeerenbestandes und seiner Samenproduktion (nach Biedenkopf *et al.* 2007).

	δ_T	H_a	H_e (%)	v_{gam}	F
Altbestand	0,416	0,428	70,1	94,1	-0,061
Samen	0,370	0,317	63,7	55,1	0,036

In den Samen waren gegenüber dem Altbestand geringfügig andere Allele anzutreffen; die genische Vielfalt war jedoch die gleiche. Die genetische Gesamtdifferenzierung δ_T war im Bestand recht hoch, in den Samen merklich geringer, aber immer noch recht hoch (vgl. Tab. 11-5); Gleiches gilt nicht nur für die beobachtete (H_o), sondern auch die bedingte Heterozygotie (H_i); die gleiche Beobachtung machten Bednorz *et al.* (2015) an einer nordostpolnischen Population dieser Baumart. Die genetische Variation war etwas größer als die in französischen und schweizerischen Beständen gemessene.

Der genische Abstand zwischen den beiden Generationen war mit $d_0 = 0,069$ gering. Deutlicher war der Unterschied zwischen Bestand und Samen in den Schätzwerten des genotypischen Abstands; dieser betrug im Mittel der acht Genloci 0,155. Eine Möglichkeit der Erklärung besteht in den Fixierungskoeffizienten: Sie sind im Altbestand großenteils negativ und sämtlich nicht-signifikant. Dagegen wurden in den Samen an drei Genloci signifikante positive Fixierungskoeffizienten von 0,334; 0,284 bzw. 0,213 geschätzt. Bedenkt man das Inkompatibilitätssystem dieser Baumart, kommt als Ursache für diesen Homozygotenüberschuss nur Paarung zwischen verwandten Bäumen in Frage. Da sich diese an einzelnen Genloci geschätzten Fixierungskoeffizienten aber sehr unterschieden, sind ein Einfluss u.a. stark unterschiedlicher Bestandesdichte oder eine Auswirkung genetischer Inkompatibilität auf das Paarungssystem nicht auszuschließen. Deutlich ausgeprägt war auch der Unterschied der gametischen Diversität; der Schätzwert v_{gam} war im Altbestand merklich größer.

Besonderes Kennzeichen des Verfahrens war hier die vorgegebene Beschränkung der Ernte auf diejenigen Bäume, welche den reichsten Fruchtanhang aufwiesen. Zur Vermeidung von Einbußen an Variation empfohlen die Autoren die Saatguternte von vielen und möglichst von allen Bäumen. ♦

Konnert und Behm (1999) haben zu den denkbaren natürlichen und anthropogen bedingten genetischen Unterschieden zwischen verschiedenen Saatgutpartien eines Bestandes eigene Daten von mehreren Baumarten vorgelegt und systematisch diskutiert. Hier zeigten sich deutliche genetische Unterschiede zwischen den in verschiedenen Jahren vom gleichen Bestand geernteten Samen. Dabei ist wiederum zu beachten, dass diese Unterschiede auch solche zwischen Erntebestand und Nachkommenschaft implizieren. Die Unterschiede äußerten sich an genetischen Strukturen an Enzymgenloci und erstreckten sich auch auf genetische Parameter wie Diversität und Heterozygotiegrad. Unter den Ursachen für diese Unterschiede stellten Konnert und Behm (1999) einerseits bestimmende biologische Faktoren des in bestimmten Jahren realisierten Reproduktionssystems sowie die Modalitäten der Samenernte heraus. Beide Faktorengruppen sind sowohl in Beständen als auch in Samenplantagen (vgl. Beispiel 9-5) relevant.

11.3.2 Samenlagerung, Pflanzenanzucht und Pflanzung

Die geernteten Samen werden in der Regel für einen gewissen Zeitraum gelagert, wenn dieser auch kürzer ist als die Aufbewahrung in Genbanken (Kapitel 8.2). Bereits während der Lagerung können genetische Strukturänderungen eintreten, wie im Zusammenhang mit der Regeneration aus Samen (Kapitel 9.4) berichtet wurde.

Künstlich werden Bestände heute so gut wie ausschließlich durch Pflanzung begründet. Wie der Vorgang der Lagerung bzw. Keimung geernteter Samen besitzen die Verfahren der eigentlichen Pflanzenanzucht genetische Implikationen. Sie bestehen in der Hauptsache darin, dass unter den günstigen Bedingungen moderner Pflanzenanzucht bei hoher Pflanzenausbeute die frühzeitige Ausscheidung von Individuen mit geringem Heterozygotiegrad unterbleibt (vgl. Kapitel 2.7) und die so aufrechterhaltene genetische Last zu späteren Ausfällen führt.

Wichtig bei der Wahl des Vermehrungsgutes sind neben Informationen über den Ursprung der beernteten Population und den Erntemodus des Saatgutes auch solche über die Art und Weise der Anzucht des Pflanzgutes. In einem mittels genetischer Marker untersuchten Falle war sowohl bei der Fichte als auch bei der Weißtanne (Beispiel 11-9) ein nicht unbedingt positiv zu bewertender Effekt der Größensortierung von Pflanzen zu beobachten.

Beispiel 11-9. Pflanzensortierung bei Fichte und Weißtanne. Konnert und Schmidt (1996) teilten Fichtenpflanzen der Kategorie 2+2 und Tannenpflanzen 2+3 in kleine (15 bis 30 cm) bzw. große Pflanzen (25 bis 50 cm) sowie Ausschuss (mechanisch verletzte oder Pflanzen mit schwach entwickeltem Wurzelwerk oder Verformungen) ein. Die anschließende genetische Inventur der drei Teilmengen an 15 (Fichte) bzw. 9 (Tanne) Enzymgenloci ergab, dass sie sich in ihrem Allelvorrat untereinander und folglich auch mindestens eine davon vom Ausgangskollektiv unterschieden. Die großen Pflanzen besaßen bei der Fichte die geringste

Vielfalt, bei Fichte und Tanne auch die geringste genetische Diversität. Bei beiden Baumarten waren die großen Pflanzen von den beiden anderen Kollektiven am stärksten differenziert. Bei der Fichte war der Heterozygotiegrad am größten unter den kleinen Pflanzen, bei der Tanne war er jedoch unter den großen Pflanzen geringfügig höher als bei den kleinen. Allein die Tatsache, dass mit der Sortierung eine genetische Differenzierung verbunden war, veranlasste die Autorinnen zu einer Warnung vor der Pflanzensortierung überhaupt. ♦

Bei der Buche hatte eine Größensortierung von Pflanzgut nach von Werder (2000) sowie Konnert und Ruetz (2003b) keine genetische Auswirkung; in der letztgenannten Veröffentlichung wurde darauf hingewiesen, dass weniger die Sortierung von Pflanzgut als vielmehr die repräsentative Saatguternte die Voraussetzung für die spätere Anpassung sichert. Aus Gewächshaussaats entstandene Buchensämlinge zeigten in beiden Untersuchungen höhere Viabilität. Aus Freilandsaat stammende Sämlinge wiesen nach von Werder (2000) jedoch höhere Heterozygotiegrade auf, welche dem späteren Überleben im Bestand förderlich sind (vgl. Ziehe 2007, Ziehe und Hattmer 1998 sowie Beispiel 2-12). Eriksson und Lindgren (1975) fanden die Größensortierung von Fichtenpflanzen wirkungslos, wenn sie nicht unter Freilandbedingungen geschieht. Namentlich in den neuerdings verbreiteten Plastikgewächshäusern zeigen besonders Pflanzen mit hohen Fixierungskoeffizienten gutes Wachstum bei geringer Mortalität.

Nach Pflanzung ist der Spielraum für Auslese- und Anpassungsprozesse gegenüber dem nach Saat bzw. bei Naturverjüngung stark eingeschränkt, worauf erstmals Langner (1966) aufmerksam machte. Auch Geburek und Müller (2005) bezifferten die Ausgangslage bei Saat und Pflanzung sehr unterschiedlich. Im Hinblick auf die für Waldbäume typische Viabilitätsauslese unter den während der langen Ontogenese wechselnden Bedingungen ist Saat (ähnlich der Naturverjüngung) wesentlich günstiger zu beurteilen. Pflanzenanzucht mit minimalen Ausfällen erhält oder verstärkt die genetische Last der Population (Müller-Starck *et al.* 2000). Zur Kompensation müsste der nach der Aussaat einsetzenden natürlichen Auslese mehr Spielraum verbleiben; mit Rücksicht auf die Kosten stark reduzierte Pflanzdichten (Röhrig *et al.* 2006, *loc. cit.* p. 174) dürften das Defizit an genetischer Viabilitätsauslese kaum ausgleichen (Langner 1966). Ziehe *et al.* (1995) haben die durchschlagenden Auswirkungen der Populationsgröße, der Anzuchtbedingungen und des Pflanzverbandes auf das Anpassungspotential am Beispiel von Eichenpopulationen untersucht. Konnert und Ruetz (2003b) verglichen nicht nur an 14 Enzymgenloci genetische Parameter von Buchenpflanzgut nach Aussaat im Gewächshaus bzw. Freibeet; sie fanden jedoch auch beim Vergleich dieses Pflanzgutes mit der Naturverjüngung der fünf Erntebestände nur geringe Differenzierung. In seiner Untersuchung der Bedeutung der genetischen Diversität für Baumpopulationen ging Geburek (2005b) auch auf die Rolle der Diversität in Abhängigkeit von den Bedingungen bei der Bestandsbegründung ein.

Kunstverjüngung bietet aber auch die Möglichkeit des Ersatzes einer nur gering angepassten bzw. ertragsschwachen Population (Mátyás 2002). Wie Pandey *et al.* (2004) zeigten, kann Kunstverjüngung zum totalen Ersatz örtlicher Populationen durch die Verwendung vermutlich über große Entfernung verfrachteten Vermehrungsgutes führen. Daraus entstandene Kunstbestände waren in dem untersuchten Beispiel von Naturbeständen in der Nähe der Pflanzorte genetisch fast vollständig differenziert.

11.4 Läuterung und Durchforstung

Im Zusammenhang mit der Läuterung von Kiefernplantagen beim Übergang vom Jungwuchs- zum Dickungsstadium haben Kohlstock *et al.* (1993, 1994) gezeigt, dass vorwüchsige, starkastige Individuen von feinästigen an mehreren Enzymgenloci deutlich differenziert waren, obwohl das für die Pflanzung verwendete Vermehrungsgut wohl kaum aus verschiedenen Populationen stammte. Über längerfristige genetische Auswirkungen einer eventuellen Entnahme dieser ‚Protzen‘ oder ‚Wölfe‘ im Zuge der Läuterung ist nichts bekannt.

Im Zuge der Durchforstung ist die Entnahme weniger intensiv als die Reduktion der Populationsgröße durch die frühe Mortalität während der Keimung und der frühen Jugendphase. Infolgedessen ist von vornherein ein geringerer genetischer Effekt der Durchforstung zu erwarten (Konnert und Hosius 2010). Doch gibt es auch hier Beispiele für genetische Auswirkungen. In einem Durchforstungsversuch bei Fichte, in welchem die Durchforstungsregel auf der ganzen Fläche konsequent eingehalten wurde, erhielt Hosius (1993) insofern plausible Ergebnisse, als der verbleibende Bestand nach Hochdurchforstung geringere Variation aufwies als im Ausgangsstadium, und dass sich dies nach Niederdurchforstung umgekehrt verhielt. Zu einem – nur örtlich in Erscheinung tretenden – Drifteffekt kam der von Selektion hinzu, welche eine – zunächst wiederum nur örtliche – genetische Implikation besaß.

Angesichts der Entnahme mäßig vieler Bäume kann der Effekt einer einmaligen Durchforstung eines Bestandes zunächst nur Hinweise geben. Eine fundierte Vorstellung von der genetischen Wirksamkeit einer bestimmten Art der Bestandesbehandlung lässt sich aber wohl erst durch eine Abfolge mehrerer, nach ähnlichen Grundsätzen vorgenommener, Durchforstungseingriffe in einem Bestand oder deren räumliche Wiederholung in mehreren Beständen gewinnen (Finkeldey und Ziehe 2004). Cremer *et al.* (2005) schlossen nicht aus, dass häufig wiederkehrende Durchforstungseingriffe – nach identischen Verfahrensregeln – auch zum örtlichen Verlust genetischer Varianten führen können. Im Hinblick auf räumliche genetische Strukturen beurteilten diese Autoren das Verlustrisiko seltener genetischer Varianten, die dann vorrangig geklumpt vorkommen, bei gleichmäßiger Verteilung der Durchforstungsmasse über die Fläche geringer ein als bei Entnahme ganzer Gruppen. Cremer *et al.* (2005) kamen wie auch Wolf (2001) zu dem

Schluss, dass mäßige Durchforstungseingriffe keinen Verlust solcher Varianten bedeuten, die man wegen ihrer Häufigkeit (etwa $\alpha > 0,02$; vgl. Kapitel 1.3.2) als anpassungsrelevant betrachten müsste. Auch Konnert und Bauer (2001) fanden, dass die Durchforstung mit Entnahme der Bäume geringer Qualität in einem Buchenaltbestand ohne Auswirkungen auf genetische Strukturen an Enzymgenloci blieb. Die Ergebnisse von Kätzel *et al.* (2001) sprechen für eine Zunahme genetischer Implikationen der Durchforstung mit deren zunehmender Stärke bis hin zum örtlichen Allelverlust. Die nach stärkeren Eingriffen geringste Baumzahl des verbliebenen Bestands hat vermutlich auch driftbedingte Allelverluste zur Folge; die Autoren beschrieben jedoch auch – je nach Alter der Bestände verschiedene – gerichtete Effekte auf genetische Strukturen.

Wie in den meisten Untersuchungen zu genetischen Folgen der Durchforstung wurde ein einmaliger Eingriff simuliert, so dass keine Information darüber vorliegt, wie der akkumulierte Effekt nachfolgender weiterer Durchforstungen beschaffen ist. Erst ein solcher Effekt aber ließe von einer tatsächlichen genetischen Implikation der Durchforstung sprechen und erlaubte eine Bewertung (Finkeldey und Ziehe 2004). Es ist auch denkbar, dass sich die Auswirkungen aufeinanderfolgender Eingriffe teilweise kompensieren. An drei Paaren unbehandelter bzw. durchforsteter Buchenbestände fanden Doúnavi *et al.* (2002) an acht Enzymgenloci relativ geringe Wirkung der Eingriffe wie mäßig starke bzw. starke Durchforstung oder Auslesedurchforstung. Zwar unterschieden sich die genetischen Strukturen vor und nach den Eingriffen, doch war der Unterschied geringer als die Differenzierung unbehandelter Bestände untereinander. Bereits mäßige Durchforstung schwächte die räumliche genetische Strukturierung ab. Wiederum am Beispiel der Buche untersuchte Rajendra (2011) in drei deutschen Waldgebieten mittels neun hochvariabler molekulargenetischer Marker die genetischen Auswirkungen der Bestandsbehandlung. Die Gegenüberstellung von zwanzig regelmäßig durchforsteten Beständen mit zehn Beständen, in denen seit 60 Jahren kein Eingriff erfolgt war, erbrachte dagegen keine bis vernachlässigbar geringe Einflüsse auf die genetische Variation und Heterozygotie. Auch in diesen Untersuchungen waren räumliche genetische Strukturen stark abgeschwächt.

Die Methodik aller einschlägigen Untersuchungen bestand in Inventuren an Enzymgenloci, teilweise auch in Inventuren molekulargenetischer Marker (vgl. Kätzel *et al.* 2001, Konnert und Hosius 2010, Rajendra 2011).

11.5 Nutzungseingriffe

Ob die selektive Nutzung einzelner Bäume aus einer Population eine genetische Auswirkung hat, beruht grundsätzlich auf der Straffheit der genetischen Kontrolle der für die Auswahl der genutzten Bäume maßgeblichen phänotypischen Eigenschaften. Unterliegt ein eventuell auch im Rahmen züchterischer Auslese benutztes Merkmal straffer genetischer Kontrolle, so bedeutet dies nicht schon, dass

dann auch selektive Nutzung in älteren Beständen eine nennenswerte genetische Strukturänderung nach sich zieht; die Umweltbedingungen bei Schätzung der Heritabilität (s. dort) eines Merkmals sind in geplanten züchterischen Versuchen ungleich einheitlicher und die Schätzungen von vornherein höher zu erwarten.

Ferner hängt von der Art und der wirtschaftlichen Implikation der Entnahmekriterien ab, ob die Maßnahme einen dysgenischen Effekt hat. Ein solcher bestünde darin, dass mit der Entnahme wirtschaftlich wertvoller Bäume vor deren Reproduktion auch die wertfördernden Gene für die Folgegenerationen verloren gehen. In vielen Fällen werden aber Bäume weniger wertvollen Phänotyps vorzeitig genutzt, damit sich der Bestandszuwachs auf die Träger wertvolleren Phänotyps konzentriert. Neben der Straffheit der genetischen Kontrolle bestimmt der relative Anteil der entnommenen Bäume über die Größe des zu erwartenden genetischen Effekts auf die Population.

Seit einigen Jahrzehnten wird in der Überleitung vom Lichtwuchsbetrieb in Buchenbeständen die einzelstammweise Nutzung nach Zieldurchmessern praktiziert. Bei dieser Nutzungsart soll ein Baum dann genutzt werden, wenn dies ökonomisch vorteilhafter ist, als ihn im Wald zu belassen. Zu genetischen Aspekten der Zielstärkennutzung haben Ziehe und Müller-Starck (2001), Ziehe und Hattemer (2002) sowie Finkeldey und Ziehe (2004) Ergebnisse vorgelegt. Im Hinblick auf die genetische Wirkung ist in diesem Stadium wesentlich, wie stark die genutzten Bäume bereits reproduziert hatten und wie sehr die Schaftdimensionen unter den gegebenen Umständen genetisch kontrolliert sind. Die erstgenannte Frage ist vor Ort kaum zu beantworten. Die Existenz von Jungwuchs unter einem Baum reicht dazu nicht aus; denn dieser kann den betreffenden Baum oder aber benachbarte Bäume als Sameneltern haben – von den Polleneltern ganz zu schweigen. Weder ist die Erzeugung weiblicher effektiver Gameten und damit Samen allein ausschlaggebend, noch stammen alle Jungpflanzen überhaupt von dem darüber stehenden Altbaum ab (Wang 2001, 2004). Bei der Analyse genetischer Folgen der Zielstärkennutzung in einem Buchenaltbestand vor dem Einsetzen nennenswerter Verjüngung war zu untersuchen, ob das genetische Potential für Durchmesserwachstum vermindert oder Polymorphismen an den kontrollierenden Genloci örtlich destabilisiert werden können (Beispiel 11-10).

Beispiel 11-10. Zielstärkennutzung von Buche. Dieses mit dem Ziel der Erhöhung des durchschnittlichen Gesamtzuwachses entwickelte Nutzungsverfahren wurde von Holm (1974) in Buchenbeständen 1. Bonität dargestellt. Es besitzt betriebswirtschaftliche Vorteile und wird inzwischen auch auf Bestände anderer Baumarten angewandt. Ziehe und Hattemer (2002) untersuchten genetische Auswirkungen der Zielstärkennutzung in einem Buchenbestand im Solling. 1988 erfasste man für einen Teil der damals 145 Jahre alten Buchen die Durchmesser (siehe Abb. 11-9). Andererseits wurde von den insgesamt mehr als 1.600 im Rahmen eines Großprojekts untersuchten Bäumen etwas mehr als die Hälfte einer

genetischen Inventur an 15 Enzymgenloci unterzogen, so dass eine Zielstärkennutzung und ihre genetischen Konsequenzen mit verschiedenen Zieldurchmessern gewissermaßen durchgespielt werden konnte.

Anhand der kumulativen Verteilungen der Durchmesser der Buchen eines bestimmten Genotyps ließ sich ermitteln, wie viele Bäume dieses Genotyps bei vorgegebenem Zieldurchmesser entnommen würden (vgl. Abb. 11-10 für die an den Genloci PGM-A und LAP-A vorkommenden Genotypen). Die Ergebnisse zeigen für die Genotypen der einzelnen Enzymgenloci keine drastischen Unterschiede. Damit beliefe sich unter den mit größeren Anzahlen vertretenen Genotypen bei einem Zieldurchmesser von 55 cm die Entnahme auf rund 10 %. Allerdings wurde für den Genlocus LAP-A deutlich, dass Träger des relativ seltenen Allels A_1 tatsächlich häufiger entnommen würden: Entsprechend der Liste rechts neben den Graphen in Abb. 11-10 unten hatten drei Bäume den Zieldurchmesser von 55 cm erreicht und würden vor der Reproduktion genutzt. Dadurch verminderte man die zwölf vorhandenen Allele A_1 (ein Träger ist homozygot) um ein Drittel auf acht. Demgegenüber reduzierte man sie bei Nutzung aller Bäume >55 cm in der Population nur um etwa ein Zehntel (s.o.).

Wie aus ergänzenden Inventuren hervorging, nimmt in Bucheckern die relative Häufigkeit von A_1 gegenüber dem Altbestand geringfügig zu, im Jungwuchsalter aber bereits wieder ab. Offenbar tragen die mit dem Allel A_1 ausgestatteten Altbäume zwar verstärkt zur Eckerngeneration bei, doch sind die mit A_1 ausgestatteten Eckern eher benachteiligt. Eine verstärkte Reduktion der Träger von A_1 unter den Altbäumen gefährdet somit den langfristigen Verbleib von A_1 ganz erheblich (Finkeldey und Ziehe 2004).

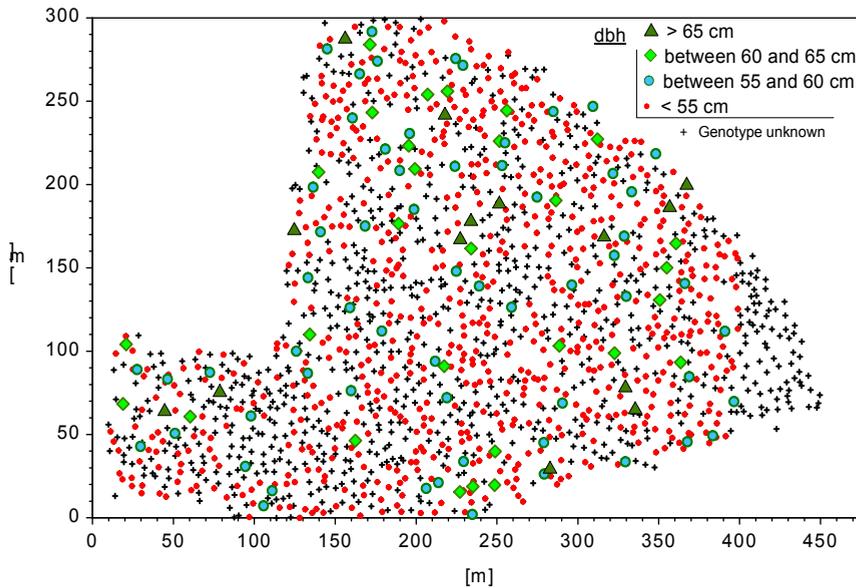


Abb. 11-9. Räumliche Positionen der Buchen in einem Altbestand im Solling. Für die in die Inventur einbezogenen Bäume kennzeichnen Farbe und Form der Marken die angegebenen Durchmesserklassen. Die kreuzförmigen Marken kennzeichnen Bäume, deren Genotyp nicht untersucht wurde (aus Ziehe und Hattemer 2002).

Problematischer wirkte sich auch ein Zusammenhang zwischen Durchmesser und Heterozygotiegrad aus. Die Korrelation mit dem Heterozygotiegrad an den untersuchten Enzymgenloci war im untersuchten Bestand zwar schwach und möglicherweise nur durch genomische Assoziationen vermittelt, lässt aber einen weitaus deutlicheren Zusammenhang mit der Heterozygotie an denjenigen Genloci vermuten, die an der Kontrolle des Durchmessers beteiligt sind. In Abb. 11-11 wird diese Situation anhand eines einfachen Modells untersucht: Es wird angenommen, ein Genlocus A mit zwei Allelen A_1 und A_2 sei an der genetischen Kontrolle des Durchmesserwachstums wesentlich beteiligt.

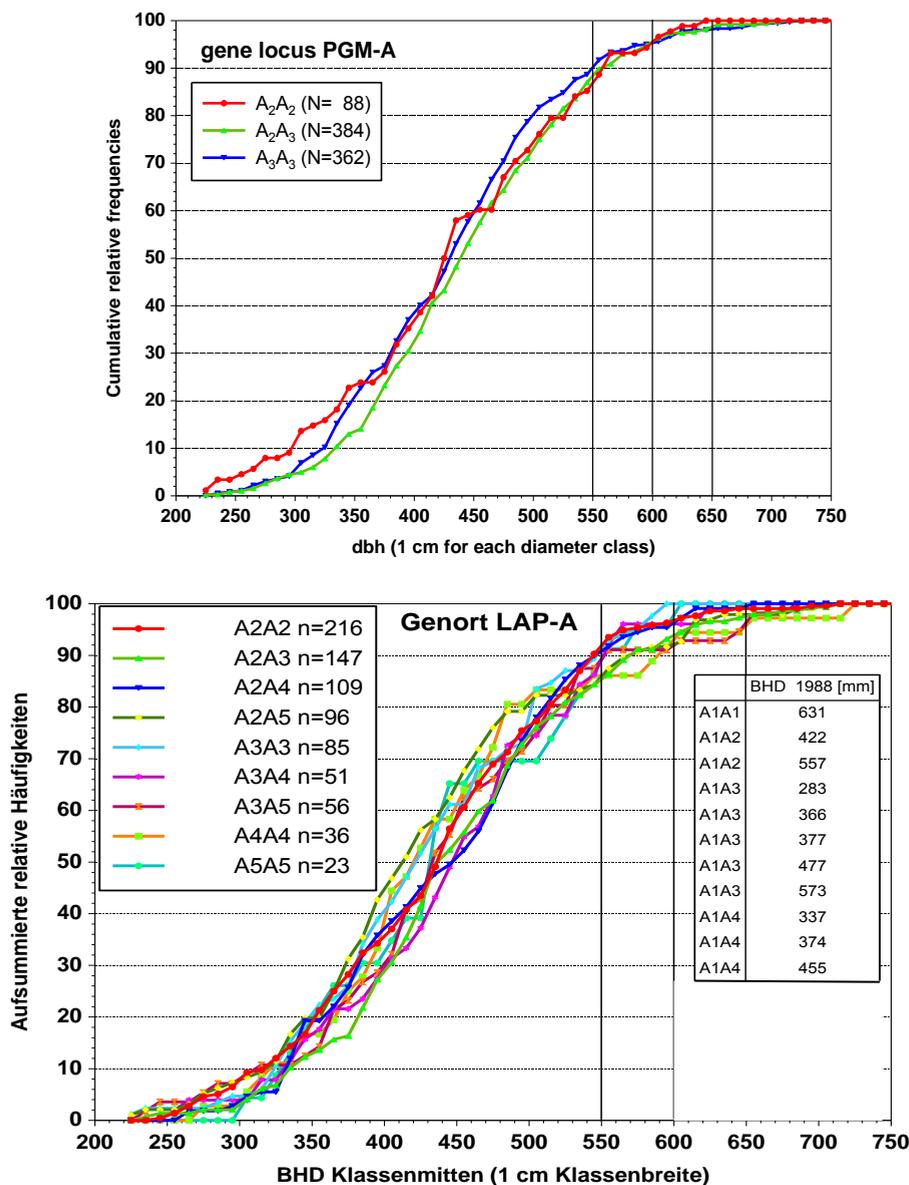


Abb. 11-10. Kumulative Verteilungen der Durchmesser von Buchen verschiedener Genotypen. Oben: Drei vorkommende Genotypen am Genlocus PGM-A (834 Bäume). Unten: Neun häufigere unter den 16 Genotypen am Genlocus LAP-A (819 Bäume). Die möglichen Zieldurchmesser von 55, 60 und 65 cm lassen den verbleibenden Anteil an Buchen des jeweiligen Genotyps auf der senkrechten Achse erkennen (aus Ziehe und Hattmer 2002). Die eingefügte Tabelle enthält die Durchmesser der elf Träger von Allel LAP-A₁.

Als Vitalitätskomponente sei der Durchmesser auch mit der Überlebensfähigkeit korreliert und wiese einen Heterozygotenvorteil auf. Die natürliche Auslese richte sich dann mit einem Selektionskoeffizienten von $s_1 = 0,3$ gegen die Homozygoten A_1A_1 und $s_2 = 0,1$ gegen A_2A_2 . Dadurch wird bereits ein Selektionsgleichgewicht erreicht, in welchem bei fortgesetzt 10 % Selbstbefruchtungsanteil die Homozygoten mit 59,5 % bzw. 61 % und die Heterozygoten mit 33,2 % auftreten (vgl. Abb. 11-11). Bei Zielstärkennutzung richtete sich künstliche Selektion aber gegen die stärksten Bäume. Es wird demonstriert, wie sich die Allelhäufigkeiten des Gleichgewichts durch Zielstärkennutzung ändern können und auf diese Weise ein durch natürliche, balancierte Selektion aufrechterhaltenes Gleichgewicht langfristig destabilisiert wird. Damit würde zudem den nachfolgenden Generationen örtlich das Potential vermindert und langfristig auch genommen, bei gleichen Bedingungen der Bestandsdichte die größeren Durchmesser in ausreichend hoher Anzahl zu erreichen.

Größere Tragweite erhielten die Ergebnisse dann, wenn diese Art der Nutzung in mehr Beständen einer Region während des ganzen Verlaufs der Nutzung und in mehreren aufeinanderfolgenden Generationen die hier örtlich aufgetretenen Folgen zeigte.

Aufgrund der Bedeutung der Beteiligung der wuchsstärksten Bäume an der Reproduktion schlug Steiner (2002) Wege vor, gleichzeitig mit dem Einsetzen der Zielstärkennutzung die Naturverjüngung zu fördern. Auch sollten die Biotopbäume, welche im Interesse des Naturschutzes belassen werden, nicht unbedingt einen als besonders ungünstig beurteilten Phänotyp aufweisen.

Zur Frage einer abträglichen, heute als dysgenisch bezeichneten, Auslese im Zuge geregelter Waldnutzung äußerte sich bereits Lindquist (1946, *loc. cit.* Kapitel 2) am Beispiel schwedischer Kiefer, Fichte, Birke und Eiche. Neben der früher oft praktizierten Saatguternte von niedrigen breitkronigen Bäumen machte dieser Autor das Verfahren der Durchforstung und Nutzung, insbesondere die seit dem 17. Jhdt. dort üblichen Dimensionshiebe für die ‚erbliche Degeneration‘ der Waldbäume verantwortlich. Heute unterscheiden wir zwischen in engerem Sinne genetischen Folgen (etwa für die Diversität) und solchen für den forstlichen Ertrag. Eine zuverlässige Beurteilung ist ohne eingehende experimentelle Untersuchungen nicht möglich. Seit der grundlegenden Darstellung von Ledig (1992) hat das Thema leider nur geringe Aufmerksamkeit erfahren.

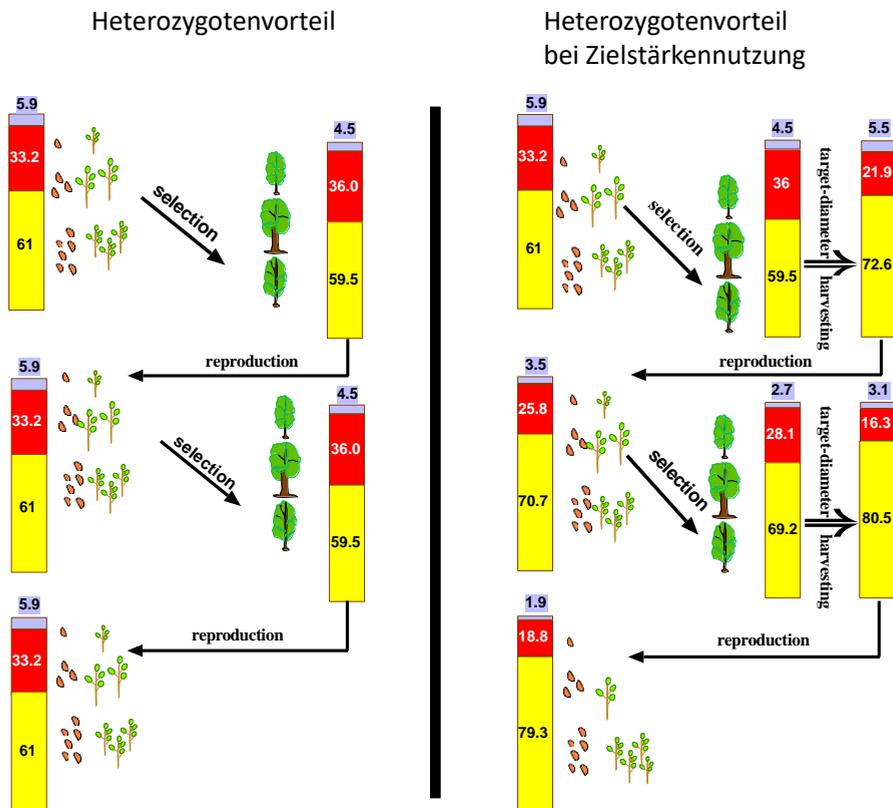


Abb. 11-11. Auswirkungen von Zielstärkennutzung in zwei Generationen an einem Genlocus, welcher Viabilität und Durchmesser kontrolliert. Dabei wurden Homozygotennachteile von $s_1 = 0,3$ und $s_2 = 0,1$ sowie ein Selbstbefruchtungsanteil von 10 % angenommen. Die jeweiligen Ausgangsstrukturen befinden sich im Gleichgewicht; die Häufigkeiten sind in Prozentzahlen angegeben. Die Farbe blau bezieht sich auf A_1A_1 , rot auf A_1A_2 und gelb auf A_2A_2 . Bei der Zielstärkennutzung (rechter Abbildungsteil) wird jeweils die Hälfte der vorhandenen Heterozygoten vor deren Reproduktion entnommen. ♦

11.6 Betriebsarten

Zu den genetischen Auswirkungen verschiedener Betriebsarten liegen kaum Untersuchungen vor. Mehr Informationen hierüber wären indessen von großem aktuellem Wert für die Generhaltung *in situ*. Über die in Kapitel 7.4.2 angeführten Grundsätze ressourcengerechter Waldbehandlung hinaus ist eine Verfeinerung und Anpassung von Verfahren an regionale Besonderheiten und solche der betreffenden Waldgesellschaften bzw. Baumarten wünschenswert.

Im Beispiel 11-11 wird über diesbezügliche Untersuchungen an der Weißtanne berichtet; diese Baumart kommt nicht nur im Altersklassenwald vor; sie ist auch die tragende Art des Plenterwaldes, in welchem sie weit verbreitet ist.

Beispiel 11-11. Genetische Variation der Weißtanne im Altersklassenwald und im Plenterwald.

An mehr als 3.300 Bäumen verschiedenen Alters in 24 Mischbeständen mit Tannenanteilen zwischen 20 und 70 % inventierten Hussendörfer und Konnert (2000, vgl. auch Konnert und Hussendörfer 2001) 14 bzw. 17 polymorphe Enzymgenloci. Die genetische Vielfalt der Weißtanne war in den acht Plenterwäldern (PW) etwa die gleiche wie die in den 16 Altersklassenbeständen (AK). Die in vier Beständen untersuchten genetischen Abstände zwischen Altbestand und Nachkommenschaft aus Naturverjüngung waren alles Andere als gering, sie betragen 0,285 (PW) bzw. 0,188 (AK).

Die genetische Diversität übertraf dagegen im AK die im PW teilweise deutlich. So waren die Werte von v mit 1,27 (AK) und 1,23 (PW) noch einigermaßen ähnlich. Jedoch überstieg v_{gam} mit 47,29 im AK den Wert von 26,75 im PW erheblich. Im PW hatten die Tannen mit 0,174 einen geringeren Heterozygotiegrad als die im AK mit 0,201. Dieser Unterschied wurde gerichteter Selektion auf Homozygotie unter den im Plenterwald einheitlicheren Bedingungen der Beschattung und der Frostgefährdung zugeschrieben. Zwar erzeugt die Weißtanne relativ schweren Pollen und ist in gewissem Umfang selbstfertil; doch kam Inzucht angesichts der Inkonsistenz der geringen Fixierungskoeffizienten an den einzelnen Genloci als Ursache für den geringeren Heterozygotiegrad kaum in Frage. Die Heterozygotiegrade stimmten in der Ober-, Mittel- und Unterschicht eines Plenterbestandes weitgehend überein.

Zwar enthielten Plenterbestände etwa die gleiche Anzahl genetischer Varianten wie AK, wiesen jedoch wesentlich größere Individuenzahlen auf der Flächeneinheit auf. Wie aus der besonderen Art des hier herrschenden Selektionsdrucks und dessen Konsistenz über die Generationen hinweg zu schließen ist, liegt Anpassung an spezielle Umweltverhältnisse vor. Andererseits enthielten ggfs. nach dieser Betriebsart aufbewahrte Genressourcen wohl mehr Spezialisten mit etwas geringerer Anpassungsfähigkeit – was keinen Nachteil bedeutet, solange in den fraglichen Höhenlagen nicht in naher Zukunft drastische Klimaänderungen eintreten. ♦

Konnert und Hosius (2010) wiesen aufgrund solcher Ergebnisse auf die mit einer Abkehr vom Plentersystem verbundenen Risiken hin. Im Niederwald, am anderen Ende der Skala der Betriebsarten, findet dagegen vorwiegend vegetative Regeneration statt. Ist das Ausschlagvermögen einer Baumart hoch, bleibt deren genotypische Struktur unverändert erhalten. Diese Betriebsart bzw. Art der Verjüngung spielen vor allem bei Eukalypten und hierzulande bei Pappeln eine Rolle (Geburek und Müller 2005).

11.7 Genetische Nachhaltigkeit

Der Gedanke der forstlichen Nachhaltigkeit wird allgemein HANNS CARL VON CARLOWITZ zugeschrieben, der um die Wende des 17. Jhdts. den drohenden Mangel an Holz für die Silberminen in der Umgebung des sächsischen Freibergs, seines Dienstsitzes, erkannte. Er empfahl, „*daß durch die Anweisung über den Ertrag der Hölzzer nicht vergriffen/ sondern immerwehrende beständige Holtzung dem Herrn/ und eine beharliche Feuerung/ auch andere Holtz = Nothdurfft dem Lande von Jahren zu Jahren/ bey ihrer Zeit und künfftig denen Nachkommen bleiben möge*“ (von Carlowitz 1713, *loc cit.* p. 88). Er galt sogar als der Entdecker des Nachhaltigkeitsbegriffs (U. Grober in seiner Einleitung zu dem im Jahre 2000 erschienenen Nachdruck). Aus dem zitierten Satz spricht einerseits die Sorge um die Rohstoffversorgung des Bergbaus, andererseits auch die um die Brennholzversorgung der Bevölkerung. Damit war das Prinzip der Generationengerechtigkeit in der Versorgung mit knappen Gütern entstanden. Wie Grober (2010) eruiert hat, gab es aber in verschiedenen europäischen Ländern bereits vor dem Jahre 1713 Berichte und Forstordnungen, in welchen angesichts ständig steigenden Holzbedarfs und zunehmender Waldverwüstung vor Übernutzung eindringlich gewarnt wurde. Auch der Terminus ‚Nachhaltigkeit‘ tauchte bereits früher auf; er wurde aus dem Deutschen in andere Sprachen übersetzt.

Den Gedanken einer am Ertrag orientierten stetigen und gleichmäßigen Holzversorgung griff acht Jahrzehnte später in einer Zeit anhaltender Holznot in Deutschland GEORG LUDWIG HARTIG auf (Hartig 1795, *loc cit.* p. I): „...*denn es läßt sich keine vernünftige Benutzung der Wälder denken, ohne auf eine möglichst zuverlässige Art ausgemittelt oder berechnet zu haben: wie viel und was für Holz die Forste jährlich abgeben können, wenn sie immer in möglichst gutem Stand bleiben sollen.*“ Angesichts der Länge forstlicher Produktionszeiträume läuft auch dies auf Generationengerechtigkeit hinaus. In späteren Auflagen des Werks findet sich (nach W. Dertz im Vorwort zum 1996 erschienenen Neudruck der 1. Auflage) die Umformulierung „...*denn es läßt sich keine dauerhafte Forstwirtschaft denken und erwarten, wenn die Holzabgabe aus den Wäldern nicht auf Nachhaltigkeit berechnet ist. Jede weise Forstdirektion muß daher die Waldungen des Staates ohne Zeitverlust taxieren lassen und sie zwar so hoch als möglich, doch so zu benutzen suchen, daß die Nachkommenschaft wenigstens ebenso viel Vorteil daraus ziehen kann, als sich die jetzige Generation zueignet.*“ HARTIG gilt als der Begründer der geregelten Forstwirtschaft, deren Grundlage die Nachhaltigkeit in diesem Sinne darstellt.

Der anthropozentrische Gedanke der Nachhaltigkeit der Versorgung mit Holz bezog sich unter einem wirtschaftlichen Gesichtspunkt auf Wald an sich. Die Nachhaltigkeitsforderung wurde bald zu einem wesentlichen Aspekt der Erhaltung nicht nur der Umwelt, sondern auch der Biodiversität, und wurde grundlegend für die Gestaltung einer Balance zwischen Mensch und Natur (Grober 2010). Unter einem genetischen Aspekt entbehrt die seitens von Carlowitz‘ (1713)

und Hartigs (1795) geforderte Vermeidung von Übernutzung nicht ihres Sinnes. Im Gegensatz zu Holz besteht zwar kein Wechsel von Zuwachs und Nutzung genetischer Varianten; denn eine einmal entnommene (seltene) genetische Variante ist nicht einfach während einer gewissen Zeitspanne überhaupt neu zu erwarten. Nichtsdestoweniger ist die Erhaltung der genetischen Anpassungsfähigkeit von Baumpopulationen grundlegend für einen nachhaltig so hohen Zuwachs, dass er Nutzungen in zumindest gleichbleibender Höhe erlaubt.

Müller-Starck (1993) hat eine nicht nur ökonomische und ökologische, sondern auch genetische Nachhaltigkeit gefordert und diesen Begriff so definiert (*loc. cit.* p. 103): „*Genetisch nachhaltig ist Waldbewirtschaftung nur dann, wenn die Bewirtschaftung und die Wiederbegründung von Waldbeständen unter Wahrung ihres Anpassungspotentials vorgenommen wird, wenn genetische Ressourcen geschützt werden und – besonders im Falle genetischer Destabilisierung – Maßnahmen zur Erhöhung der genetischen Variation ergriffen werden*“ sowie später „*Eine entsprechende Erweiterung des Konzepts der forstlichen Nachhaltigkeit ist notwendig.*“ Den Begriff der forstlichen Nachhaltigkeit prägte von Carlowitz in seinem Streben nach Sicherung der Erzeugung von Gruben- und Brennholz in sächsischen Fichtenreinbeständen. Nachhaltigkeit wurde später aus einem erweiterten, nämlich ökologischen, ökonomischen und sozialen Blickwinkel betrachtet. Heute ist der Blick auf die aller biologischen Produktion zugrundeliegende genetische Information gerichtet und man betrachtet Nachhaltigkeit unter einem umfassenden Aspekt, von dem der genetische nicht mehr wegzudenken ist.

Müller-Starck (1996) betrachtete das gesamte Instrumentarium waldbaulicher Maßnahmen zu Durchforstung und Nutzung, Naturverjüngung, Erzeugung von Vermehrungsgut und künstlicher Verjüngung unter dem Aspekt genetischer Nachhaltigkeit und stellte einen Katalog notwendiger Maßnahmen auf. Diese Kriterien genetischer Nachhaltigkeit sind auch unter dem ursprünglich durch von Carlowitz (1713) formulierten Aspekt dienlich; denn sie tragen zu gleichbleibend hohem forstlichen Ertrag und damit Nutzen für die Weltbevölkerung bei und sind gleichermaßen an der ethischen Verpflichtung zu Generationengerechtigkeit orientiert. Nach wie vor ist forstliche Nachhaltigkeit nur gegeben, wenn der Bedarf der menschlichen Gesellschaft ohne Einbußen an Biodiversität gedeckt werden kann.

In soziologischer Sicht wurde der Grundsatz der Generationengerechtigkeit als unhaltbar bezeichnet. So besteht ein wachsendes Missverhältnis zwischen der relativ schrumpfenden Gruppe der Beitragszahler zur Rentenversicherung und der relativ wachsenden Zahl der immer älter werdenden Rentner. Für deren Versorgung entstehen natürlich höhere Kosten und damit Einbußen an Lebensqualität. Hinsichtlich der nachhaltigen Nutzbarkeit genetischer Ressourcen nimmt zwar die Gruppe derer, die auf Biodiversität angewiesen sind bzw. Nutzen aus ihr ziehen, relativ zu; doch kann die jüngere Generation deshalb für die Aufrechterhaltung ihrer Lebensqualität kaum *entscheidend* mehr Aufwand der Vorgeneration erwarten oder gar verlangen. Die heute ältere Generation hat eine ethische Verpflichtung zu

entsprechender Vorsorge für die Folgegeneration. Jeder menschlichen Generation muss gleich viel vom Erbe der Evolution bzw. dem Ergebnis der Schutzbemühungen der Vorgeneration zur Verfügung stehen. Der jüngeren Generation entsteht Aufwand für den Schutz genetischer Ressourcen in dem Maße, in dem sie selbst nicht schonend damit umgeht. Auch bei gestiegenen Ansprüchen muss sich der Einzelne aus ethischen Motiven als Teil der Biodiversität auf unserem Planeten verstehen lernen.

Die Ausweisung von Genressourcen wird unumgänglich, soweit sich die Ziele der Forstwirtschaft nicht mit der Erhaltung genetischer Anpassungsfähigkeit vereinbaren lassen (Hattemer *et al.* 1993, *loc. cit.* Kapitel 18.6). Wie und in welchem Umfang nachhaltige Forstwirtschaft auch genetisch nachhaltig ist, wird die Forschung zunehmend beschäftigen. Die Befassung der Forstgenetik mit diesem Thema ist noch ziemlich neu (Hosius *et al.* 2006). Eingang in die waldbauliche Literatur hat die Erhaltung genetischer Variation bereits gefunden (Röhrig *et al.* 2006). Übrigens ist die Forderung genetischer Nachhaltigkeit keineswegs nur im Zusammenhang mit waldbaulichen Maßnahmen zu erheben – soweit diese denn überhaupt von genetischer Relevanz sind; sie wurde im Kapitel 10.6 auch im Zusammenhang mit der Züchtung diskutiert.

Boyle (2000a) resümierte drei in der Fachliteratur angegebene Argumente für genetische Nachhaltigkeit: (1) Die Erhaltung von Heterozygotie sichert (bei allen Organismen, die auf Fremdbefruchtung angewiesen sind) die Aufrechterhaltung von Viabilität. (2) Auf lange Sicht bleibt das Potential von Populationen für die evolutionäre Weiterentwicklung erhalten. (3) Die Möglichkeit der Nutzung genetischer Ressourcen wird aufrechterhalten.

Schütz (1996) hat die Bedeutung der Biodiversität im Waldbau hervorgehoben und sie auf den Ebenen der Gene, der Arten und der Vielfalt der Lebensräume diskutiert. In einem Übersichtsartikel analysierten Hosius *et al.* (2006) anhand umfangreicher Literatur den Einfluss von Waldbau und Züchtung auf genetische Strukturen. Im Hinblick auf den Umgang mit genetischer Variation in der gegenwärtigen Forstwirtschaft machten diese Autoren sowohl auf Diskrepanzen zwischen dem forstgenetischen Wissensstand einerseits und den heutigen Vorschriften über die Vermarktung bzw. die Praxis der Beschaffung von Vermehrungsgut andererseits sowie auf Forschungsbedarfe aufmerksam.

Geburek und Müller (2005) haben den gesamten Komplex waldbaulicher Maßnahmen in verschiedenen Waldgebieten unter verschiedenen Betriebsarten einer eingehenden Analyse unterzogen. Sie kennzeichneten die einzelnen Eingriffe und nahmen danach eine genetische Bewertung vor, die in allem forstwirtschaftlichen Handeln Anwendung finden kann (vgl. Geburek 1994 mit besonderer Berücksichtigung österreichischer Verhältnisse). Die Autoren gaben eine Übersicht über Einflüsse der Waldbehandlung (im weitesten Sinne) auf Prozesse, welche mit evolutionären Entwicklungen in Baumpopulationen verknüpft sind. Diese umfassen genetische Drift (durch eingeschränkte Elternschaft), das Paarungssystem

(reproduktive Isolation), Selektion auf Fertilität (Ernteverfahren) und Viabilität (Züchtung) sowie Verfrachtung (von Vermehrungsgut). In der sehr eingehenden Arbeit werden Wege benannt, wie die Einflüsse durch den Waldbau günstig gestaltet werden können:

(1) Die genetische Relevanz von Kahlschlag und anschließender Pflanzung beruht auf dem Verlust der beseitigten Bestockung, dem Anpassungswert des Vermehrungsgutes und der Methode der Verjüngung (Saat oder Pflanzung). Grundsätzlich verstößt Kahlschlag, namentlich auf größeren Flächen, gegen das Prinzip der Nachhaltigkeit.

(2) Hinsichtlich der Auswahl von Saatguterntebeständen ist für den erwarteten Mehrertrag entscheidend, wie sehr die Umwelt der Erntebestände von der abweicht, in welche die Nachkommenschaft verfrachtet wird. Autochthone Bestände gebührt der Vorzug; sind sie klein, sollten mehrere Bestände aus der gleichen ökologischen Region ausgewählt werden. Hinweise auf ein intaktes Reproduktionssystem geben eine effiziente Pollenverbreitung, reichliche Samenproduktion und die Existenz natürlicher Verjüngung. Die Erntebestände sollen eine gewisse Ausdehnung nicht unterschreiten, (von autochthonen Populationen) genetisch nicht isoliert sein und ihre Reproduktion durch ihre physische Struktur und die Artenzusammensetzung nicht behindert werden. Das erforderliche Ausmaß genetischer Variation richtet sich danach, ob die mit dem Vermehrungsgut begründeten Bestände im Kurzumtrieb behandelt werden oder ein höheres Alter erreichen sollen.

(3) Die Anzahl der Erntebäume von Saatgut muss ausreichend groß sein. Eine magische Mindestanzahl wird nicht angegeben; auch in der vorliegenden Schrift wird nur auf die Faktoren hingewiesen, welche die genetische Variation maßgeblich bestimmen. Die Autoren empfehlen, Bäume mit besonders reichlicher Samenproduktion intensiver zu beernten, um dadurch die Verhältnisse bei Naturverjüngung nachzuahmen. Die Ratsamkeit dieser Empfehlung hängt davon ab, ob die hauptsächlichsten Samenbäume wirklich auch an der Naturverjüngung (mit weiteren Einflussgrößen) überproportional beteiligt wären. In diesem Falle erschiene die Beerntung von Bäumen mit geringer Samenproduktion lediglich als ein Instrument zur Verteuerung der Ernte. Anderenfalls würde durch die Beerntung nur der Bäume mit besonders reichlicher Samenproduktion ein Selektionsdruck ausgeübt, welchen es in der Natur so nicht gibt. Aus diesem Grunde wäre die Ernte von Samen vieler Bäume in Mengen zu bedenken, die der Samenproduktion in etwa proportional sind. Bewerten lässt sich ein eventueller Vorteil allerdings nur mit Blick auf die Kosten. Die ausschließliche Beschränkung der Samenernte auf die Bäume mit der reichsten Samenproduktion hat jedenfalls eindeutige Nachteile, wie Beispiel 11-8 zeigt.

Asexuelle Samenbildung, wie sie in der Gattung *Sorbus* vorkommt, entspricht im Ergebnis der Reproduktion teilweise der durch Wurzelbrut, sieht man von der effizienten Verbreitung einmal ab. Sie erforderte eine größere Anzahl von Samen-

bäumen. Sehr häufig kann Apomixis indessen nicht sein; sie wäre bei Untersuchungen zur Abstammungsrekonstruktion unweigerlich aufgefallen. Bei der Verteilung der Samenbäume auf der Fläche sind gewisse Mindestabstände einzuhalten und räumliche genetische Strukturen zu berücksichtigen.

(4) Bei Aufbereitung und Lagerung des Saatgutes sollte verfahrensbedingte Selektion vermieden werden. Gleiches gilt für die Sortierung von Pflanzgut.

(5) Wie die Samenernte sollte auch die Gewinnung von Wildlingen räumlichen genetischen Strukturen Rechnung tragen.

(6) Pflanzung muss mit hoher Dichte erfolgen, wenn die Vorteile der natürlichen Auslese zur Verminderung der genetischen Last genutzt werden sollen. Die Autoren stellten anhand von Daten über finnische Kiefernbestände aus der Literatur Vergleiche zwischen der anfänglichen Populationsdichte der bei Naturverjüngung, Saat und Pflanzung an; die Unterschiede der (teilweise selektiven) Reduktion von Größe und Dichte der Population sind enorm. Es wird sichtbar, dass bei Pflanzung ein relativ hoher Anteil der ausgebrachten Individuen bereits den Endbestand bildet. Saat besitzt einige Vorzüge der Naturverjüngung; sie ist nichtsdestoweniger nur bei wenigen Baumarten und in wenigen Teilen der Welt üblich.

(7) Naturverjüngung kommt dem natürlichen Generationenübergang am nächsten. Ihre Bedingungen und ihre Methodik sind je nach Standort und Waldgesellschaft sehr verschieden; trotzdem können einige Grundsätze allgemeine Gültigkeit beanspruchen. Ein kurzer Verjüngungszeitraum birgt das Risiko in sich, dass die genetische Information des Altbestands unvollständig weitergegeben wird. Solchen Verjüngungsverfahren, bei welchen die Anzahl der beteiligten Elternbäume nicht stark reduziert wird, gebührt der Vorzug. Filtereffekte im Mischbestand können die Pollen- und Samenverbreitung behindern. Hiebe in Zusammenhang mit der Verjüngung des Bestandes können dessen genetische Struktur verändern. Naturverjüngung lässt erwarten, dass die genetische Struktur der Nachkommenschaft mit der vergleichbarer Naturbestände weitgehend übereinstimmt.

Buiteveld *et al.* (2007) verwiesen auf die bei einzelnen Baumarten teilweise widersprechenden empirischen Befunde über genetische Implikationen der Forstwirtschaft; am Beispiel von insgesamt zehn unterschiedlich intensiv behandelten mitteleuropäischen Populationen der – vorwiegend naturverjüngten – Buche stellten sie anhand der Befunde an vier kernkodierte Mikrosatelliten fest, dass keine anthropogenen Variationsverluste vorlagen. Die übereinstimmend positiven Fixierungskoeffizienten waren in intensiv behandelten Beständen geringfügig geringer, was auf den verbreitet angewandten Schirmschlag zurückgeführt wurde. Es wird darauf hingewiesen, dass die variationspflegliche Art der Verjüngung ohnehin erst seit zwei bis drei Generationen angewandt wird.

Die Auswirkungen der waldbaulichen Behandlung und der Nutzung auf Baumpopulationen sind je nach dem genetischen System der Baumart und der Art sowie der Häufigkeit der Eingriffe durchaus unterschiedlich (Wickneswari *et al.*

2000, Glaubitz *et al.* 2000). In Erkenntnis dieser Unterschiede empfahl El-Kassaby (2000) die Untersuchung der Folgen bestimmter waldbaulicher Behandlungen, um abträgliche Eingriffe zu vermeiden. Fest steht bisher, dass künstliche Bestandsverjüngung die stärksten genetischen Implikationen besitzen kann (Gregorius *et al.* 1979, Finkeldey und Ziehe 2004).

Schon aus dem Grunde bestehender Unterschiede empfiehlt sich die Untersuchung zu Zeitpunkten, zu welchen der Effekt mehrerer Eingriffe eingeschätzt werden kann. Erst nach deren Gesamtbetrachtung ist eine fundierte Bewertung hinsichtlich der Nachhaltigkeit möglich.

12. Nutzen und Nutzung forstgenetischer Ressourcen

In einem sehr allgemeinen Sinne trägt die Erhaltung forstgenetischer Ressourcen zur Sicherung der Nachhaltigkeit bei. Die in diesem Kapitel enthaltene – nicht unbedingt systematische – Zusammenstellung von Beispielen erhebt nicht den Anspruch, alle Anliegen und Vorteile der Generhaltung zu erläutern; die Zusammenstellung soll einige Belege dafür liefern, worin der Nutzen forstgenetischer Ressourcen bestehen und in welcher Form die Nutzung erfolgen kann.

12.1 Allgemeines

In ferner oder auch schon naher Zukunft laufen viele Maßnahmen zur Erhaltung forstgenetischer Ressourcen auf deren Nutzung hinaus. Mit dem Wachstum der menschlichen Population, dem weltweit zunehmenden Bedarf an Produkten des Waldes und der rapide abnehmenden Waldfläche pro Kopf der Weltbevölkerung wird die Möglichkeit der Nutzung der forstgenetischen Ressourcen zunehmend wichtiger. Wie die in diesem Kapitel zusammengestellten Beispiele belegen, sind diese Möglichkeiten vielfältig. Zahlreiche Erhaltungsprojekte sind in Angriff genommen worden und lassen Nutzen erwarten.

Die Erhaltung genetischer Varianten dient der Aufrechterhaltung des Potentials für Heterozygotie sowie dieser selbst und erhöht so die Überlebenschancen von Baumpopulationen. Die Erhaltung genetischer Variation sichert die Kapazität und die Fähigkeit von Populationen, sich an veränderte Umweltbedingungen anzupassen. Nach Boyle (2000a) wird die Bedeutung der Generhaltung in ihrem Nutzen gesehen. Viele biologische Arten sind wegen wertvoller Produkte Gegenstand intensiver Holznutzung. Nur wenige dieser Arten werden domestiziert; mehr Arten sind menschlicher Nutzung ausgesetzt. Die Erhaltung dieser Nutzungsmöglichkeit ist ein wichtiges Positivum der Generhaltung.

Der Begriff Nutzen ist im Zusammenhang mit dem verfolgten Ziel (s. Kapitel 5.4) zu sehen. Die meisten forstlichen Genressourcen wurden wohl mit Blickrichtung auf Ziel (a) ausgewählt. Bei der Gewinnung von Vermehrungsgut besonders leistungsstarker (Ziel a) oder vermutlich besonders anpassungsfähiger (Ziel c) ausgelesener Populationen bzw. Züchtungsprodukte für den verstärkten Anbau wird der unmittelbare wirtschaftliche Nutzen genetischer Ressourcen am ehesten offensichtlich; er dient der Steigerung des forstlichen Ertrags. Wurden Baumpopulationen gezüchtet, werden die Ergebnisse dieser Züchtung selbstverständlich auch genutzt; denn nach hohen Investitionen bietet dies die Möglichkeit eines Geldertrages. Die betreffenden Methoden wurden in Kapitel 10.4 skizziert. Im jetzigen Kapitel werden Beispiele für den mit anderen Typen forstgenetischer Ressourcen verbundenen Nutzen behandelt. Dieser besteht nicht nur in der Möglichkeit der Ernte von Vermehrungsgut, sondern auch in der Nutzung ihres Holzes. Das gelegentlich mit Hohn bedachte Schlagwort „Schutz durch Nutzung“ ist in Wirklichkeit Ernst zu nehmen.

Es besteht nicht unbedingt Anlass, genetische Ressourcen wie autochthone Restvorkommen oder Erhaltungsbestände von der Holznutzung auszunehmen. Insbesondere ist die Weckung des Interesses des Waldbesitzes an den Anliegen der Generhaltung Voraussetzung dafür, dass selten gewordene Baumarten wieder in den Wald zurückkehren (vgl. die Beispiele 12-5 bis 12-10 und 12.12 sowie Kapitel 12.5). Die Darstellung des Nutzens forstgenetischer Ressourcen ganz allgemein, aber auch spezieller Genressourcen, weckt das öffentliche Interesse und ist daher wichtiger Bestandteil der Generhaltung.

Da es sich bei Züchtungsprodukten um künstliche Populationen handelt, steht deren Nutzung unter dem Aspekt der Generhaltung kaum etwas entgegen. Anders verhält es sich bei der Nutzung *in situ* erhaltener autochthoner Populationen in gewissen Kategorien von Naturschutzgebieten (vgl. §23 BNatSchG) wie den ‚strict forest reserves‘, in denen die Entnahme pflanzlichen Materials, also auch von Samen oder Wildlingen, nicht gestattet ist. Ausnahmen gelten nur für Forschungsmaterial und die Rettung stark bedrohter Arten bzw. Populationen (Koch 2005).

In diesem Kapitel soll auch erkennbar werden, dass Generhaltung nicht auf solche Objekte beschränkt bleiben kann, die eigens als forstliche Genressourcen

ausgewählt wurden. Vielmehr ist unser Anliegen die Erhaltung forstgenetischer Ressourcen wegen ihrer Bedeutung für die Stabilität der Zukunftswälder und für die Anpassungsfähigkeit ihrer Baumpopulationen. Darüber hinaus muss mit Blick auf den möglichen Nutzen mit genetischer Variation überall da schonend umgegangen werden, wo ihr Gefahren drohen. Wälder sind terrestrische Schlüsselökosysteme; sie gehören zu den hauptsächlichen Quellen von Biodiversität und sind von großem Nutzen in ökologischer, ästhetischer und wirtschaftlicher Hinsicht. Wege zur ökonomischen Bewertung forstgenetischer Ressourcen haben Elsasser (2005) sowie Baumgärtner und Becker (2008) beschrieben.

12.2 Artreine Baumpopulationen

Der drohende Verlust von Artreinheit ist nicht unbedingt gleichbedeutend mit einem ökologischen Fiasko; nicht in jedem Falle werden ökologische Eigenschaften einer Art durch Introgression geringen Ausmaßes entscheidend verändert oder gar durch die Einschleusung artfremder genetischer Varianten die Angepasstheit von Populationen drastisch verringert. Bei Introgression besteht also nicht immer Anlass für Bemühungen um die Artreinheit als Aufgabe der Generhaltung. Dies bedeutet, auch Trägerindividuen etwa eines seltenen, in einer wildlebenden Population noch nicht entdeckten, in Kulturformen dagegen häufigeren, Allels nicht sogleich als das Ergebnis eines Falls von verhängnisvoller Hybridisierung zu betrachten.

Anders verhält es sich, wenn nach umfangreicher Introgression die Identität einer Art gefährdet ist oder in den Empfängerpopulationen gegen artfremde Gene selektiert wird und die Angepasstheit darunter leidet, wie Allendorf *et al.* (2001) feststellten. Diese Autoren machten darauf aufmerksam, dass aus Introgression im Einzelfall sehr unterschiedliche Konsequenzen für die Generhaltung zu ziehen sind.

Im Naturschutz gelten Artreinheit und die Abwesenheit phänotypischer Merkmalsausprägungen von Kultursorten als generell verpflichtendes Ziel von Maßnahmen der Erhaltung von Wildpflanzen. In der Beurteilung durch den Menschen sind morphologische Eigenschaften mehr als Gene identitätsbildend. Großes Interesse an der Erhaltung reiner Arten besteht im Zusammenhang mit der Züchtung, wie Cagelli und Lefèvre (1997) am Beispiel der Schwarzpappel darstellten.

Beispiel 12-1. Artreine Europäische Schwarzpappel. Wenngleich man das ursprüngliche Verbreitungsareal der eurasiatischen Schwarzpappel (*Populus nigra* L.) nicht genau kennt, ist diese ursprünglich wichtigste Baumart der Weichholzlauen aus einer ganzen Reihe von Gründen in Deutschland sehr selten geworden. Sie steht zwar als ungefährdet nicht auf der Roten Liste Deutschlands, wohl aber als stark gefährdet etwa auf der Roten Liste Baden-Württembergs. Wurde ihre Verbreitung im 18. Jhd. durch den Anbau für Nutzholzzwecke zunächst ausgedehnt,

änderte sich dies mit der Einführung der ertragreicheren nordamerikanischen *Populus deltoides*, welche auch wertvollere Stämme bildet. Hinzu kamen das weitgehende Verschwinden der Auwaldstandorte und damit der Habitate autochthoner Populationen (Franke *et al.* 1997), das Auftreten zahlreicher Parasiten und Phytophagen sowie der Introgressionsdruck seitens *P. deltoides* bzw. der Hybride *P. × euramericana* (vgl. Kapitel 3.2.6). Als reine Art kann *P. nigra* hierzulande auf Dauer kaum überleben (Janßen 2006, Weisgerber 2006). Daher sind Bestrebungen zur Erhaltung ihrer genetischen Ressourcen angezeigt (Kramer und Tröber 2008), obgleich Schwarzpappeln nach Verebben der euphorischen Welle des Intensivanbaus nach dem zweiten Weltkrieg (mit Ausnahme von Kurzumtriebsplantagen zur Gewinnung von Biomasse) heute keine allzu große direkte wirtschaftliche Bedeutung zukommt (Franke *et al.* 1997).

Anbauten spontan entstandener oder durch die Züchtung hergestellter Hybriden wurden oft in der Nähe von Restbeständen von *P. nigra* begründet (Holderegger *et al.* 2005), so dass mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit die Entstehung weiterer Hybriden erwartet wird. Voraussetzung für den Aufbau artreiner Populationen war die Bestimmung des taxonomischen Status hierfür vorgesehener Bäume anfänglich anhand von Alloenzymen (Janßen 1997), sehr bald aber mittels einer Kombination chloroplastidärer und nuklearer DNA-Marker, wobei sich Mikrosatelliten wegen ihrer hohen Variation als besonders effizient bewährten (Vornam *et al.* 1994, van der Schoot *et al.* 2000; vgl. Kapitel 3.2.6). *P. nigra* ist zur vegetativen Reproduktion aus Wurzelbrut und Astabsprüngen befähigt. Durch Hochwasser werden Pflanzenteile weit flussabwärts verfrachtet. Vermutlich ist diese Eigenschaft dafür verantwortlich, dass in Klonarchiven anfänglich viele Doubletten auftraten. Da weithin Kunstanbauten anzutreffen sind, befanden sich unter diesen Doubletten ramets auch weit voneinander entfernt wachsender Bäume. Im Zuge eines von der Europäischen Kommission geförderten Projekts wurden allein an der Universität Göttingen mehr als tausend artreine deutsche Schwarzpappeln als solche identifiziert.

In der von Wauer (2010) redigierten Veröffentlichung berichteten verschiedene Autoren über Ökologie, Naturschutz und Generhaltung. In Bayern wurden entlang von Main und Donau (je mit einigen Nebenflüssen) in Restvorkommen unterschiedlicher Größe mehr als 15.000 Pappeln unterschiedlicher Vitalität erfasst und kartiert. Ihre Durchmesserverteilung lässt auf starke Überalterung schließen. Der größte Teil der mehr als zweitausend zusätzlich zum morphologischen Befund auf ihre cpDNA untersuchten Bäume erwies sich als artreine *P. nigra*. Unter 260 Sämlingen aus Naturverjüngung befand sich nur *eine* Hybride; das Introgressionsrisiko ist also gering. Die Vorkommen reproduzieren teilweise vegetativ und sind an Kernmikrosatelliten variabel und differenziert. Einige Vorkommen könnten als Saatguterntebestände dienen; Deutschland ist für diese Baumart nicht in Herkunftsgebiete unterteilt. Ein zur erleichterten Steckholzgewinnung angelegtes Mutterquartier umfasst 200 Klone.

Wolf und Tröber (2014) berichteten in aller Kürze von Arbeiten an sächsischen Vorkommen mit Angaben zu Durchmesserverteilung (Überalterung) und vegetativer Reproduktion. Nach dem Ergebnis umfangreicher genetischer Tests wird Introgression auch hier als selten angesehen. Nach Wiederherstellung der Auendynamik in einigen sächsischen Flusslandschaften ist dort Wiederansiedlung möglich. Vermehrungsgut wird vegetativ in Form von Steckhölzern aus einem Mutterquartier, Saatgut aus Samenplantagen sowie Saatguterntebeständen und (ebenso zulassungspflichtigen) Erhaltungsbeständen gewonnen.

In Deutschland wurde eine Vielzahl von Erhaltungsmaßnahmen eingeleitet (Franke *et al.* 1997, Janßen 2006). So wurden mehr als viertausend Altbäume *in situ*, mehr als tausend weitere in Klonarchiven gesichert. In Nordrhein-Westfalen gibt es eine Erhaltungssamenplantage mit 40 artreinen Klonen (Schmitt *et al.* 2006; dort finden sich weitere Einzelheiten). Damit lässt sich bei hinreichender Distanz-isolation Saatgut zur Begründung von Erhaltungsbeständen erzeugen.

Über diese Form der Erhaltung *ex situ* hinaus bestehen nach Weisgerber (2006) angesichts des Ausbleibens von Überschwemmungen und damit der Verhinderung der Verjüngung durch Sämlinge nur geringe Chancen für die Erhaltung dieses Rohbodenkeimers in den reduzierten Flussauen der großen Flüsse. Eher besteht die Möglichkeit, diese Pappeln *ex situ* in den Auen kleinerer Flüsse unterzubringen. Solche Standorte sollten wenigstens in Ansätzen noch Auwaldynamik wie den Wechsel zwischen Hoch- und Niedrigwasser und wechselnde Bodenablagerungen erkennen lassen. Darüber hinaus kommen Wegränder und Uferstreifen von Fließgewässern in Frage; Naturverjüngung ist dort natürlich weitgehend ausgeschlossen. Dass nach dem Forstvermehrungsgutgesetz (s. Beispiel 3-1 und Kapitel 14.3) Klone nur als Geprüftes Vermehrungsgut in Verkehr gebracht werden dürfen, wird für die Wiederausbreitung der Schwarzpappel als hinderlich angesehen. Andererseits dürften Kollektive von Sämlingen, etwa die Nachkommen aus den oben erwähnten Erhaltungssamenplantagen, mehr genetische Variation umfassen. Das Paket von Maßnahmen verhilft zur Gewinnung von Vermehrungsgut für den Anbau außerhalb des Waldes in Gehölzen entlang von Verkehrswegen und künstlichen Wasserläufen.

Wie aus Beispiel 3-2 hervorgeht, ist das bisherige Ausmaß von Introgression zwischen *P. nigra* und *P. deltoides* nicht unbedingt sehr groß; für die Zukunft ist jedoch mehr Introgression durch den Mischanbau mit Hybriden zu erwarten. Bei der Ausscheidung von Genressourcen und ihrer Aufbewahrung sowie bei der Beschaffung von Saatgut ist daher ausreichende Isolation angezeigt. ♦

12.3 Erzeugung von Vermehrungsgut für Produktionsbestände der Massenbaumarten

“ ... Diversität ist somit kein Ziel, sondern ein Mittel zum Zweck, ökologisch und funktional definierte Zielwälder aufzubauen. Dabei geht es erwiesenermaßen nicht nur um Artenvielfalt, sondern auch um genetische Diversität innerhalb der Arten und im Rahmen ihrer Angepasstheit.”

(BUTTER 2001)

Auch künstlich begründete, mit einem hohen Maß von Angepasstheit ausgestattete Bestände, deren Ursprungsort sich rekonstruieren ließ, deren generative/vegetative Nachkommenschaft in Versuchsserien als gut befunden und/oder deren große genetische Variation experimentell festgestellt wurde, dürfen in Einzelfällen als forstgenetische Ressourcen gelten, auch wenn sie nicht alle in Kapitel 6 genannten Indikatoren erfüllen. Ihre Nutzung lässt sich als eine züchterische Maßnahme betrachten, auch wenn diese nicht einem der in Kapitel 10.4 skizzierten Schemata folgt; sie ist sowohl unter dem Aspekt der Ziele (a) als auch (c) nur als sehr positiv zu beurteilen; vgl. Beispiele 5-2 und 5-3. Hierzu werden weitere drei Beispiele angeführt.

Beispiel 12-2. Stieleiche slawonischen Ursprungs. Wie durch historische Dokumente belegt ist, gelangten in der 2. Hälfte des 19. Jhdts. slawonische Stieleichen aus der Save-Niederung zwischen Zagreb und Beograd ins Münsterland und an den Niederrhein. Im Zuge der Rekonstruktion der nacheiszeitlichen Rückwanderwege durch Petit *et al.* (2002) wurde denn auch festgestellt, dass einige der in den münsterländischen Beständen auftretenden Varianten der verwendeten cpDNA-Marker ihren Verbreitungsschwerpunkt auf der Balkanhalbinsel haben. Daraufhin wurden nordrhein-westfälische Stieleichenbestände slawonischen Ursprungs, die sich durch stärkeres Höhenwachstum, Geradschaftigkeit und vor allem durch späteren Laubaustrieb auszeichnen, genetisch inventiert (Gailing *et al.* 2007a,b) und Methoden für deren sichere Identifikation erarbeitet. Bereits vorher waren Gailing *et al.* (2005) die Identifikation und Lokalisierung von Genen im Genom gelungen, welche an der Kontrolle des Austriebstermins beteiligt sind. Aufgrund der Inventur dieser Gene in weiteren spätreibenden Stieleichenbeständen erhalten diese den Rang von Genressourcen, die sich bei Verfolgung der Ziele (a) und (c) als geeignete Erntebestände forstlichen Vermehrungsgutes nutzen lassen. ♦

Beispiel 12-3. Einheimische Douglasienbestände. Auf die besondere Bedeutung der Inlandsrasse dieser Baumart wurde in den Beispielen 2-5 und 5-2 hingewiesen. Schneck *et al.* (2001) erwähnen den Vorteil der Saatguternte in vermutlich schon etwas besser angepassten einheimischen Douglasienbeständen gegenüber dem Saatgutimport aus Nordamerika. Sie berichteten auch von Ergebnissen der Nachkommenschaftsprüfung ostdeutscher Bestände. Aufgrund einer zwischen früher Frosthärte und späterem Höhenwachstum bestehenden Korrelation beurteilen sie die Möglichkeit ontogenetisch früher Auslese als gut. Auch Rau (2006a,b) unterstrich, wie bedeutsam es ist, die Vitalität einheimischer Bestände dieses Neophyten zu erfassen und wenig befriedigende Bestände nicht nur von der Saatguternte, sondern auch von der Naturverjüngung auszuschließen. ♦

Beispiel 12-4. Altbestände von Fichte im Sauerland. Nach geschichtlichen Informationen wurde das Saatgut für die Begründung zahlreicher sauerländischer Fichtenaltbestände in autochthonen Beständen Thüringens geerntet. Im nordrhein-westfälischen Sauerland kommt die Fichte nicht natürlich vor. In einer Gruppierungsanalyse genetischer Strukturen an Enzymgenloci stellte sich denn auch große Ähnlichkeit thüringischer und sauerländischer Referenzbestände heraus. In verschiedenen sauerländischen Altbeständen thüringischer Abstammung wurden 70 Plusbäume ausgelesen und mit deren Pfropfklonen eine Erhaltungssamenplantage zusammengestellt (Rogge *et al.* 2006). Das Kollektiv der Klone ist von großer genetischer Variation. Sein mittlerer Heterozygotiegrad ist etwas niedriger als der nordrhein-westfälischer Vergleichsbestände; angesichts hoher genetischer Vielfaltwerte ist in der Plantage jene vom Paarungssystem abhängige Größe jedoch nicht ausschließlich von Bedeutung; ihre hohe genetische Vielfalt stellt eine Grundvoraussetzung hohen Heterozygotiegrades dar. ♦

12.4 Wiederansiedlung/Wiederausbreitung seltener Baumarten

Anders als im vorigen Kapitel 12.3 steht hier nicht die Begründung von Produktionsbeständen im Vordergrund des Interesses. Vielmehr soll zunächst die Verbreitung durch Übernutzung stark zurückgegangener Baumarten mit Blick auf deren ökologische Funktion bzw. deren ökonomischen Wert gefördert werden. Die Vermehrung erfolgt größtenteils *ex situ* aus den Restvorkommen, die als forstgenetische Ressourcen betrachtet werden; die so hergestellten Kunstpopulationen werden auch *ex situ* erhalten.

In Abb. 12-1 befindet sich eine Übersicht über Methoden der Rettung von Restvorkommen, ihrer Erhaltung, Regeneration und Nutzung. Am Anfang stand die Auffindung der Einzelbäume in der Landschaft und deren Pflege. Je nach Größe der Restvorkommen wählte man danach zwischen der Erhaltung *in situ* oder aber verschiedenen Wegen der Erhaltung *ex situ*. Je nach der Beschaffenheit des Paarungssystems, insbesondere der Gefahr von Introgression am Ort, kann

auf Naturverjüngung gesetzt werden oder aber vegetative Vermehrung muss zum Einsatz kommen. Diese dient sowohl dem Aufbau von Erhaltungssamenplantagen

als ggf. auch der Erzeugung von Pflanzgut, welches in Form von Mehrklonsorten in Forstbetrieben ausgebracht werden kann.

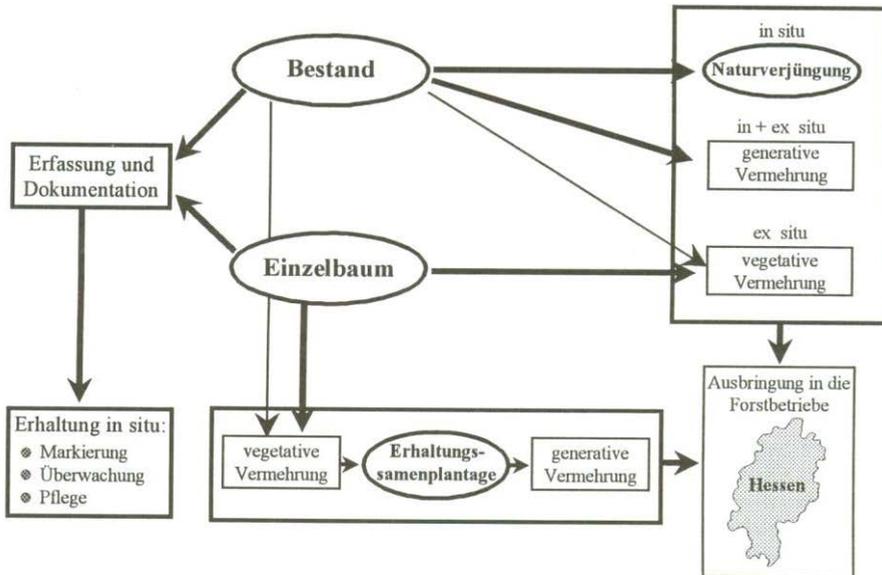


Abb. 12-1. Verfahren der Erhaltung von Genressourcen seltener Baumarten ex situ und deren Nutzung am Beispiel des Bundeslandes Hessen (aus Weisgerber et al. 1996).

Bei sehr selten gewordenen Baumarten muss die Frage nach angemessenen Mindestgrößen von Ressourcen etwas zurücktreten. Hier wird vorerst primär das Vorhandene gerettet und soll sogleich der Nutzung zugeführt werden; so verhält es sich im Fall der Eibe (vgl. Weisgerber et al. 1996). Mit dem totalen Verlust seltener Baumarten ist in Mitteleuropa bei rechtzeitigem Einsetzen von Erhaltungsmaßnahmen zwar nicht zu rechnen, auch wenn ihre Vorkommen derzeit auf geringe Reste reduziert sind; doch sollen im Zuge dieser Maßnahmen Populationen entstehen, von welchen eine gegenüber dem derzeitigen Zustand erhöhte Variationserwartung erwartet werden darf.

Die folgenden Beispiele 12-5 bis 12-9 sollen die Situation einiger in Mitteleuropa selten gewordener Baumarten beleuchten. Durch die Befähigung zur vegetativen Reproduktion können sich bei den Rosaceen die Genotypen von Einzelindividuen in ihren vegetativen Abkömmlingen lange halten (Büttner und Wagner 2007). Kultursorten der in diesen Beispielen behandelten Arten werden teilweise

seit langem angebaut. Es ist so gut wie sicher, dass es angesichts mangelnder Paarungsbarrieren und angesichts des Anbaus von Obstsorten auch in der Nachbarschaft von Vorkommen der reinen Arten wiederholt zu Paarungskontakt kam. Daher ist fraglich, ob auch bei diesen seltenen Arten *alle* Träger seltener Markerallele von Kultursorten *a priori* von genkonservatorischen Maßnahmen ausgeschlossen werden müssen. Allerdings bevorzugt der Naturschutz absolut reine Arten, welche nicht die Spuren menschlicher Einwirkung wie etwa wohlschmeckende Früchte tragen. In der Tat böten Waldbäume mit prachtvollen Äpfeln in Erhaltungsbeständen ein unerwartetes Bild.

Im Falle dieser fünf Baumarten wie auch der in Beispiel 12-12 erwähnten Weißtanne liegt der eigentliche Sinn der Generhaltung in der Wiederausbreitung unter Nutzung vorhandener genetischer Ressourcen.

Beispiel 12-5. Wiederausbreitung der Vogelkirsche. Diese lichtbedürftige Baumart (*Prunus avium* L.) kommt in Europa, Westasien und Nordafrika als seltene Mischbaumart vor. Sie ist eine wirtschaftlich wertvolle einheimische Edellaubbaumart und erfüllt zumindest bei truppweisem Vorkommen wichtige ökologische Funktionen (Blüte als Bienenweide, Früchte als Vogelnahrung). Kleinschmit *et al.* (2000) erwähnen auch die Bereicherung des Landschaftsbildes durch die bunte Herbstfärbung. Diese Autoren empfahlen wegen des Risikos von Erkrankungen durch Viren, Bakterien und Pilze den Anbau in Mischbeständen, allenfalls in Reinbeständen geringer Größe.

Untersuchungen in mehreren naturverjüngten Populationen ergaben teilweise hohe Anteile vegetativer Reproduktion (vgl. Kapitel 1.3.2). Nach Kapitel 1.3.3 können genetisch gleiche Bäume untereinander nicht paaren und generativ entstandene Nachkommen in der Umgebung genetisch gleicher Bäume lassen insgesamt geringer variable Nachkommen erwarten. Etwas im Unterschied zu der in Abb. 12-2 dargestellten Situation wachsen die ramets eines Klons aber durchaus nicht immer benachbart (Kownatzki 2002).



Abb. 12-2. In vielen Beständen der Vogelkirsche ist ein erheblicher Anteil der Bäume aus Wurzelbrut entstanden. Im hier gezeigten Bestand im Genossenschaftsforst Göttingen-Nikolausberg überwiegen solche Bäume sogar bei weitem und stehen in inniger Mischung mit Sämlingen. In der Abbildung wachsen zwei Sämlinge mit den Nummern 1201.8 und 1201.14 inmitten einer Gruppe von Bäumen, die alle zum gleichen Klon gehören (Aufn. Friedrich Graf von Spee 2013).

Nach wie vor spielt bei dieser Baumart neben begrenzter Reichweite des Pollen- und Samentransports auch die vegetative Reproduktion aus Wurzelbrut eine Rolle als Ursache für das geklumpfte Auftreten genetischer Varianten in Populationen. Die Intensität so entstandener Klumpung beruht auf dem Umfang vegetativer Reproduktion und der Reichweite entsprechend dimensionierter Wurzeln; der Prozess vegetativer Reproduktion erstreckt sich über die Generationen hinweg (Kownatzki 2002).

Vaughan *et al.* (2007a) schätzten in einem gelegentlich genutzten Teil A einer englischen Population einen Anteil von 48 % vegetativ entstandener Bäume, im angrenzenden unbehandelten Teil B sogar 65 %. In den beiden erwähnten Teilen dieser Population waren entsprechend dem hohen Anteil vegetativer Reproduktion räumliche genetische Strukturen sehr deutlich ausgeprägt. In den Korrelogrammen der Abb. 12-3 zeigt sich jeweils links die (durch kinship-Koeffizienten gemessene) größere Ähnlichkeit näher benachbarter Bäume; hier ging nur jeweils ein Baum je Klon in einer mittleren Position des betreffenden genets in die Berechnung ein. Diese Klumpungen sind durch begrenzte Reichweiten der Verbreitung von effektiven Pollen und Samen bedingt. In den beiden rechten Darstellungen sind die Ähnlichkeiten in den beiden ersten Distanzklassen (bis etwa 120 m) erheblich größer, was durch den hohen Anteil vegetativer Reproduktion verursacht ist. Die beiden oberen Darstellungen zeigen im Vergleich mit den beiden unteren, dass die (hier gelegentliche) Nutzung von Bäumen die Intensität der Klumpung geringfügig verminderte.

Degen (2010) untersuchte 504 Bäume einer Population, unter denen sich nur 192 Genotypen befanden. Bemerkenswert ist, dass einer der zahlreichen Klone 122 Bäume umfasste; der Umfang der Klone kann also sehr variieren.

Eine Analyse des genetischen Zustands fünf einheimischer Vorkommen haben Degen *et al.* (2008) vorgelegt; über weitere Ergebnisse hierzu wurde durch Jolivet *et al.* (2011) berichtet. Die Autoren untersuchten vier Populationen in Norddeutschland an acht nuklearen Mikrosatelliten, am S-Locus und an 54 AFLP-Markern (welche ganz überwiegend Bestandteil der Kern-DNA sind, an welchen im Unterschied zu den vorigen aber Dominanz vorliegt). Unter Altbäumen betragen die Populationsdichten zwischen 9 und 230 Bäumen je ha; Anzahlen zwischen 5 und 95 verschiedener Klone wurden entdeckt. Unter jungen Bäumen mit Brusthöhdurchmessern < 2 cm fanden sich Anzahlen zwischen 22 und 101 Klonen vor.

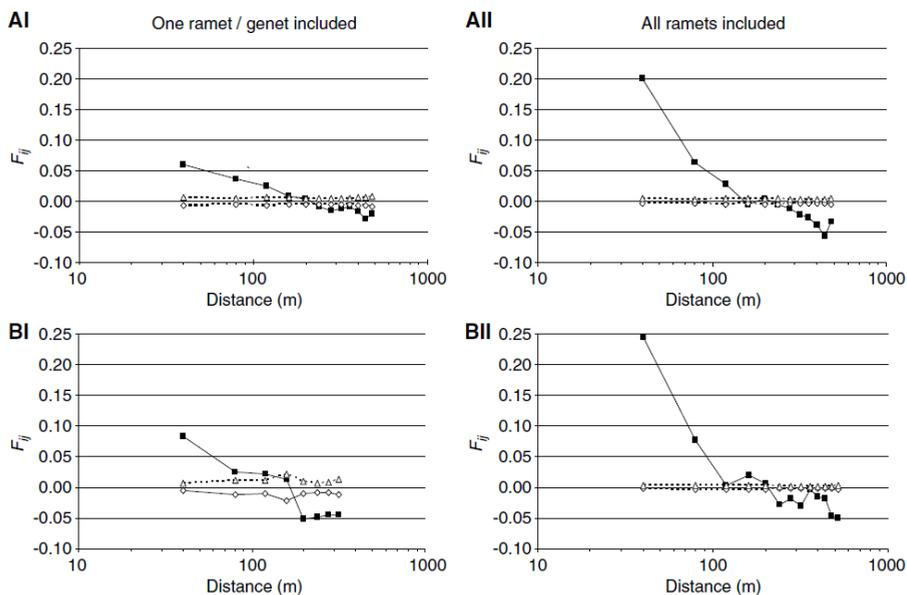


Abb. 12-3. Räumliche genetische Strukturen in zwei südenglischen Beständen A (gelegentlich genutzt) und B (unbehandelt) der Vogelkirsche. Im Interesse größerer Stichprobenumfänge wurden Distanzklassen von 40m Breite ausgeschieden; die Abszissenachse ist logarithmisch geteilt. Die kinship-Koeffizienten liegen ganz überwiegend weit außerhalb ihrer 95 %-Konfidenzintervalle (punktiert). Links (I): Basierung auf nur einem ramet je genet. Rechts (II): Basierung auf allen ramets (aus Vaughan *et al.* 2007b).

Die Reichweite effektiven Pollens war in diesen Populationen je nach ihrer Dichte sehr unterschiedlich. Sie betrug in der dichtesten Population Spargründe mit 230 Bäumen je ha nur 43 m, in Populationen geringerer Dichte 134 m. Räumliche

genetische Strukturen waren hier wesentlich schwächer ausgeprägt als in der vorgenannten englischen Population (Vaughan *et al.* 2007a,b). Abb. 12-4 zeigt die entlang von Transekten beprobten Bäumen beobachteten räumlichen genetischen Strukturen; hier wurde – nach Bildung der Mittelwerte über die Koordinaten – je ein Baum je genet für die Berechnung herangezogen. Die Korrelogramme stützen sich auch hier nicht auf genetische Abstände, sondern Abstammungskoeffizienten. Eine an Mikrosatelliten und am S-Locus beobachtete stärkere Klumpung lag in der Population mit geringer Dichte (Einhaus) vor (Abb. 12-4). Trotz sehr geringer Dichte der Altbäume wiesen in einer anderen Population (Chorin) entgegen der allgemeinen Erwartung die Jungbäume nur schwache Klumpung auf; vielleicht war dort einmal gepflanzt worden. Die Reichweite der Klumpung war in den beiden Populationen hoher Dichte (Hildesheim und Spargründe) von geringer Reichweite und schlug schon in einer Distanz von 30 bis 40 m ins Gegenteil (negative Abstammungskoeffizienten) um. Je nach der Art der zur Analyse verwendeten genetischen Marker waren die Ergebnisse über räumliche genetische Strukturen etwas verschieden. Die auch unter den Altbäumen am S-Locus beobachtete Klumpung dürfte mehr auf begrenzter Samenverbreitung als auf begrenzter Verbreitung effektiven Pollens beruhen.

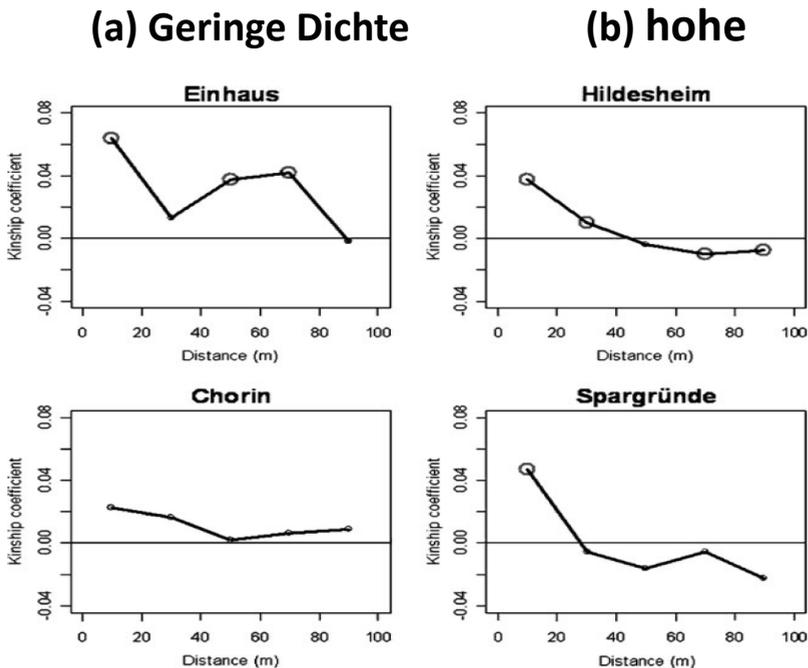


Abb. 12-4. Räumliche genetische Strukturen in vier norddeutschen Populationen der Vogelkirsche. Signifikante kinship-Koeffizienten sind durch große Symbole gekennzeichnet (aus Jolivet *et al.* 2011).

Für die Saatguternte empfohlen Vaughan *et al.* (2007a) angesichts des hohen Anteils vegetativer Reproduktion und daraus folgenden intensiven räumlich-genetischen Strukturen sowie der begrenzten Transportweiten von sowohl effektivem Pollen als auch Samen die Einhaltung von mindestens 100 m Abstand zwischen den Erntebäumen. Dass nicht noch größere Abstände erforderlich sind, begründeten die Autoren sowohl mit der (trotz intensiver räumlicher Strukturen) relativ geringen Dichte der ramets gleichen Genotyps als auch mit deren Durchsetzung durch weniger eng verwandte Sämlinge (vgl. Abb. 12-2); Hoebee *et al.* (2006) fanden dies auch bei der Elsbeere. Wie Vaughan *et al.* (2007a) empfahlen später Jolivet *et al.* (2011) aufgrund ihrer eigenen Befunde für die Samenernte auch in Beständen geringer Dichte große Abstände zwischen den Samenbäumen. Man darf vielleicht ergänzen, dass bei der Ernte größere Ansammlungen von Bäumen eines Klons – falls bekannt – vermieden werden sollten; hohe Dichte von Bäumen gleichen S-Genotyps kann die Anzahl möglicher Paarungen nur verringern.

Zur Saatguterzeugung begründete man in mehreren deutschen Bundesländern Samenplantagen mit insgesamt Hunderten von Klonen (Meier-Dinkel 2003). In Ostdeutschland ist diese Baumart besonders selten und tritt vorwiegend einzeln oder truppweise auf. Daher befinden sich auch dort Klonarchive und Klonsamenplantagen im Aufbau (Schneck 2005).

An 39 aus verschiedenen Populationen stammenden Klonen der Vogelkirsche in einer Samenplantage fand Kownatzki (2002) durch die elektro-phoretische Untersuchung der S-RNasen zwar die Anzahl von zwölf S-Allelen; deren Häufigkeiten betragen aber zwischen 0,013 und 0,231 und ihre effektive Anzahl nur 6,8. Die zu erwartenden Auswirkungen an sich hinreichend zahlreicher, aber sehr unterschiedlich häufiger, Allele auf die Fertilität ließen sich für bestimmte Szenarien des Bestäubungssystems simulieren. Bis heute mangelt es an derartigen Inventuren, mit welchen sich eine Vorstellung vom Zustand realer Populationen unter dem Aspekt des Systems der Inkompatibilität gewinnen ließe. Steiner *et al.* (2010) berichteten von reichlicher Variation am S-Genlocus in mehreren eingehend analysierten Populationen. Zu den Kosten der Inzuchtvermeidung durch das System der Inkompatibilität (vgl. Kapitel 1.3.3) für die Population vgl. Ziehe *et al.* (eingereicht).

Bevor der Verkehr mit Vermehrungsgut auch dieser Baumart gesetzlichen Bestimmungen unterlag, war zu befürchten, dass ein Teil aus Mostereien stammte und Ursprung bzw. Abstammung vermarkteten Vermehrungsgutes unbekannt blieben. Namentlich in siedlungsnahen Wäldern wird die Pflanzung empfohlen, da Samen durch Vögel aus Hausgärten und Obstbaumplantagen eingetragen werden. Die Etablierung von Hybridnachkommen wird früher oder später auch zu einer Quelle von Introgression. ♦

Bei Wildapfel und Wildbirne setzten früh Projekte zur Generhaltung ein; vorrangig wurde an der Erkennbarkeit der Wildformen gearbeitet (Wagner 1995, 1996), sehr bald darauf auch von Maßnahmen zur Generhaltung berichtet (Fellenberg 2001). Einiges davon ist in den Beispielen 12-6 und 12-7 kurz beschrieben. Über den Zustand des Inkompatibilitätssystems der beiden Arten ist kaum etwas bekannt.

Beispiel 12-6. Wiederansiedlung des Europäischen Wildapfels. Der europäische Wildapfel oder Holzapfel (*Malus sylvestris* (L.) Mill.), die einzige Art der Gattung *Malus* in Europa, ist wichtiger Lebensraum für verschiedene Tiere (Neigung zur Bildung von Stammhöhlen!) und als Bienenweide ein wichtiges Element der Baumflora an natürlichen und künstlichen Waldrändern wie in der Landschaft. Die Art hatte wohl nie nennenswerte wirtschaftliche Bedeutung und ist als eine lichtbedürftige Baumart mit dem Rückgang der Mittelwälder sehr selten geworden. Neben den mit ihrer Seltenheit verbundenen Risiken geht eine weitere Gefährdung von der Introgression aus Obstplantagen oder verwilderten Exemplaren der nach Harris *et al.* (2002) vom zentralasiatischen *M. sieversii* abstammenden (vgl. allerdings Coart *et al.* 2006), von Griechenland durch die Römer nach Mitteleuropa gebrachten, Kulturformen (*M. × domestica*) aus; diese sind durch Hybridisierung mit anderen Arten entstanden (vgl. Kapitel 3.2.6). Für die Obstbaumzüchtung ist der Wildapfel als Quelle von Resistenzgenen (Apfelschorf und Mehltau) von Wert (Weisgerber *et al.* 1996). Während die morphologische Unterscheidung (Remmy und Gruber 1993, Wagner 1996) von Wild- und Kulturform auch anhand der Blattbehaarung und der Größe der Frucht Schwierigkeiten bereitet, so stellt sie doch den Ansatzpunkt für die genetische Untersuchung dar. Vornam und Gebhardt (2000) gelang mittels RAPDs sowie Wagner und Weeden (2001, vgl. Wagner *et al.* 2004) die Identifizierung der Wildart mittels bestimmter Alloenzyme, welche den Kultursorten fehlen. Für das Erkennen im Gelände dienten zunächst natürlich morphologische Merkmale. Es ist geplant, die Untersuchung von Alloenzymen mit der von Mikrosatelliten zu kombinieren. Die Möglichkeit der Identifikation ermöglichte den Aufbau einer Samenplantage zur Aufstockung der stark verstreuten Vorkommen der europäischen Wildart.

Kleinschmit *et al.* (2012) gelang an sehr umfangreichem Material (>900 Genotypen) mit Hilfe nuklearer Mikrosatelliten die sehr weitgehende Unterscheidung von *M. sylvestris* und *M. × domestica*, was die sichere Zuordnung fraglicher Individuen zu einem der beiden Kollektive ermöglichte. Auf dieser Grundlage ist jedoch ein Anteil von 15 % der aufgrund morphologischer Merkmale als Wildapfel eingestuften Individuen als Kulturäpfel zu betrachten. Nach der Analyse der Nachkommenschaften von sechs Klonen einer Erhaltungssamenplantage an sechs Mikrosatelliten war ein Mindesteintrag von 56 % des effektiven Pollens aus Kulturanbauten festzustellen. Dieser hohe Anteil macht es notwendig, vor Samenernten während der Blüte die Plantage gegen Insekteneinflug abzuschirmen. Höltken *et al.*

(2014) untersuchten anhand genetischer Strukturen sowohl die Artreinheit als auch die regionale Differenzierung von Restvorkommen. ♦

Beispiel 12-7. Wiederansiedlung der Europäischen Wildbirne. Auch die seltene Wildbirne (*Pyrus communis* L. ssp. *pyraster* A. et Gr.) ist eine in Laubmischwäldern anzutreffende Baumart, die dem Introgressionsdruck seitens der Kulturform ausgesetzt ist. Letztere ist nach Weisgerber *et al.* (1996) vermutlich durch Hybridisierung mit vorderasiatischen Arten der Gattung entstanden. Diese Autoren gaben eine Übersicht der für die Unterscheidung von Wild- und Kulturform sowohl bei Apfel als auch Birne verwendeten Merkmale. Die morphologische Abgrenzung der Wildbirne von Kultursorten ist nach Hofmann (1993), Wagner (1996) sowie Glässer und Wissemann (2005) im Gegensatz zum Wildapfel und dessen Kultur-sorten jedoch schwieriger. Glässer und Wissemann (2005) weisen auf die besonders alte und seit langem weitverbreitete Kultur der Birne auch nördlich der Alpen hin; diese Autoren bezweifeln, dass die reine Wildform heute überhaupt noch existiert. Wie Büttner und Wagner (2007) feststellten, sind kleinere Kolonien der Wildbirne morphologisch und genetisch durchaus differenziert. Diese Autoren schätzen bei dieser Baumart den Anteil vegetativer Reproduktion so hoch ein wie bei *Prunus*. Im Vordergrund der Erhaltungsarbeiten stand zunächst die Aufgabe, die seltenen Individuen überhaupt zu finden, die Vorkommen zu dokumentieren und *in situ* zu sichern. Sodann gilt es, diese Bäume nach Weisgerber *et al.* (1996) auf ihre Artreinheit zu prüfen, in einem Klonarchiv zu sammeln und schließlich zur Erzeugung von Saatgut in einer Erhaltungssamenplantage, ggfs. in mehreren, zu nutzen. ♦

Eine weitere Rosacee, von welcher Kulturformen allerdings nicht bestehen, ist die in Beispiel 12-8 erwähnte Elsbeere. Zu Angaben über die genetische Differenzierung von Vorkommen des verwandten Speierlings vgl. Befunde in Beispiel 2-4.

Beispiel 12-8. Wiederausbreitung der Elsbeere. Das natürliche Verbreitungsgebiet der Elsbeere (*Sorbus torminalis* [L.] Crantz) reicht von Nordafrika bis nach Südkandinavien und von Spanien bis in den Norden von Iran; es umfasst somit weite Teile des westlichen Eurasiens (Heinze 2004). Schwerpunkte der derzeitigen Verbreitung in Deutschland sind aus Karten ersichtlich (Kausch-Blecken von Schmeling 1994, Anonymus 2013). Nach den Erfahrungen dieses Autors (vgl. auch Kausch-Blecken von Schmeling 1981) kann die Elsbeere eine breite Skala von Standorten besiedeln. Röhrig (1972) berichtete von sehr verschiedenen Standorten, an denen die Elsbeere – wenn auch unterschiedlich häufig und wüchsig – anzutreffen ist. Aus Brandenburg berichteten Ewald *et al.* (1994) ebenfalls über diverse Standorttypen bzw. Pflanzengesellschaften, denen die Elsbeere zugeordnet werden kann. In Deutschland ist diese Baumart aber so selten geworden, dass man anstatt von Wiederausbreitung gebietsweise eher von Wiederansiedlung

sprechen sollte. Hauptgrund für diese Seltenheit ist der Wert ihres Holzes, aus dem sich dekorative Möbel, insbesondere Furniere, herstellen lassen. Diese Baumart erhält dadurch die größte wirtschaftliche Bedeutung unter den einheimischen Rosaceen überhaupt; Röhrig (1972) führte die seit einigen Jahrzehnten zu beobachtende Wiederbelebung des Interesses an der Elsbeere auf die mit Wertholz zu erzielenden Erlöse zurück. Ein mindestens ebenso schwerwiegender Grund für die Seltenheit ist die Praxis der waldbaulichen Behandlung. Günstige Bedingungen findet diese lichtbedürftige Baumart im Mittel- und Niederwald. Großflächige Bestände mit Buche, Ahorn oder Fichte lassen der Elsbeere bei der üblich gewordenen Verjüngung unter geschlossenem Kronendach kaum Chancen für Überleben und Reproduktion, wenn sie nach Biedenkopf *et al.* (2007) auch eine Zeitlang im Schatten verharren kann. Diese Autoren verwiesen auf zahlreiche Vorkommen, wenn auch geringeren Umfangs, im Buchenhochwald. Es ist also möglich, die Elsbeere (etwa aus Femelgruppen) in die herrschende Bestandesschicht einzuwachsen zu lassen. Wichtig für die Reproduktion ist jedenfalls die Fernhaltung von Konkurrenz im Kronenraum. Nicht zuletzt kommt der Anbau dieser Baumart wegen ihrer intensiven Herbstfärbung auch in der freien Landschaft als Flurgehölz in Frage.

Rotach (2000) berichtete über eine von Menn (1998) unternommene Inventur zehn nordostschweizerischer Populationen an zehn Enzymgenloci. Die Populationen waren mäßig stark differenziert. Unter den 730 untersuchten Bäumen wurden 111 Klone entdeckt und der mittlere Anteil vegetativ entstandener Individuen auf 61 % geschätzt. In der Erwartung eines gewissen Genflusses zwischen den Vorkommen wird die Elsbeere im Untersuchungsgebiet nicht als gefährdet angesehen. Die 89 nichtsdestoweniger für eine Erhaltungssamenplantage ausgelesenen Plusbäume erwiesen sich genetisch als ebenso variabel wie das gesamte Kollektiv.

Demesure *et al.* (2000) fanden bei der Analyse von Strukturen an Enzymgenloci in 73 Populationen sehr geringe Differenzierung sowohl über ganz Frankreich verstreuter als auch mittel- und osteuropäischer Populationen; letztere besaßen geringfügig geringere Variationsparameter. Die relative Differenzierung der Populationen war bei dieser weitverbreiteten, örtlich aber seltenen, Art mit $F_{ST} = 0,15$ etwas größer als bei anderen Waldbaumarten (vgl. Tab. 2-5). Zwar waren sich nach den Ergebnissen eines Korrelogramms Populationen in einer Entfernung bis zu 120 km untereinander ähnlicher als weiter entfernte, doch traten in einer Gruppierungsanalyse kaum regionale genetische Strukturen zutage. Der offenbar wirksamen genetischen Drift durch häufige örtliche Extinktion und Wiederbesiedlung (Gründereffekt) steuert effiziente Samenverbreitung nur etwas entgegen: Die Früchte der Elsbeere reifen zwar in der Zugsaison der als Samenverbreiter wichtigen Drosseln; unter den gegebenen Entfernungen zwischen Populationen wirkt sich nach dem Urteil dieser Autoren zwischen einmal gegründeten Populationen Genfluss durch Samen aber offenbar weniger stark aus. Genfluss durch Pollen dieser entomophilen Art dürfte unter den gegebenen Umständen bei der Entste-

hung der untersuchten Populationen (aber wohl nur hier) lediglich eine Nebenrolle gespielt haben.

Oddou-Muratorio *et al.* (2001) untersuchten 55 der von Demesure *et al.* (2000) an Enzymgenloci inventierten autochthonen Populationen auf cpDNA-Varianten. Von den 25 angetroffenen Varianten traten überwiegend je mehrere in einer Population auf. Die genetische Differenzierung der Populationen in diesem hochvariablen extranuklearen Kompartiment war mit $F_{ST} = 0,34$ zwar größer als an den Kerngenloci, doch ist dieser Wert der geringste, der jemals an cpDNA gefunden wurde. Dieser Befund spricht wiederum für effektive Samenverbreitung dieser endozoochoren Baumart; es wird darauf aufmerksam gemacht, dass Drosseln während der etwa zwölfstündigen Verdauungszeit von Beeren relativ weite Strecken zurücklegen können. Für die Häufigkeit von Populationsgründungen spricht auch die in autochthonen Populationen anderer Baumarten kaum anzutreffende große Variation der cpDNA. Die häufigen Besiedlungsereignisse gingen also jeweils mit Samen mehrerer Sameneltern vonstatten. Da neben Genen in den Plastiden bereits früher durch Demesure *et al.* (2000) solche im Kern inventiert wurden, konnte man an den Vergleich der Effizienz des Genflusses durch verschiedene Medien denken. Leider waren die für die Schätzung des Verhältnisses der beiden Genflussraten erforderlichen Voraussetzungen nicht erfüllt (die Sameneltern trugen sehr unterschiedlich viele Früchte) und es blieb bei einer groben Einschätzung; keines der beiden Transportmedien scheint zu überwiegen, der Quotient der Effizienz von Genfluss durch Pollen und Samen war mit 2,2 der geringste bei Holzgewächsen je geschätzte. – Unter den analysierten Populationen waren 48 artrein. In sieben Populationen kommen neben *Sorbus torminalis* auch *Sorbus aria* und Hybriden vor, welche ganz überwiegend aus Paarungen *Sorbus aria* × *Sorbus torminalis* entstanden sind.

Durch Inventuren an sieben Mikrosatelliten mit effektiven Allelanzahlen zwischen 3 und 12 untersuchten Oddou-Muratorio *et al.* (2004) eine in einem französischen Eichenmischwald vorkommende relativ große Population geringer Dichte. 185 Bäume im reproduktiven Alter waren auf einer Fläche von 472 ha verteilt. Die Familienstrukturen mit einer Reichweite von etwa 300 m ließen sich trotz der hier offenbar effektiven Samenverbreitung der Elsbeere auf die Art der Nutzungen in der Vergangenheit zurückführen. In deren Rahmen wurden vermutlich wiederholt in etwa 200jährigen Zeitabständen alle Bäume entfernt und nur etwa 70 zur Verjüngung belassen; Sämlinge stellten sich daraufhin in der Umgebung der weit voneinander entfernt stehenden Samenbäume ein. Den Anteil aus vegetativer Reproduktion entstandener Bäume bezifferten Oddou-Muratorio *et al.* (2004) mit nur 4 % überraschend gering; möglicherweise ist für dieses Ergebnis die Beprobung der Bäume anhand eines weitmaschigen Rasters verantwortlich. Für die Entstehung zweier genotypisch übereinstimmender Bäume in großer Entfernung zueinander wurde Apomixis (Jankun 1993) in Betracht gezogen.

In der gleichen Population schätzten Oddou-Muratorio *et al.* (2005) an Samen zweier Jahre ganz erhebliche Transportdistanzen effektiven Pollens von 1.077 m bzw. 743 m. Selbstbefruchtung kam zwar vor, war aber mit Anteilen von 1,2 % bzw. 1,5 % sehr gering. Erwartungsgemäß waren gleichzeitig sowohl bei Samen- als auch Polleneltern die Größe eines Baums und dessen Blühintensität von großem Einfluss auf die Nachkommenzahl (vgl. Fromm 2001). Letzterer Umstand reduzierte die effektive Dichte der Population und die Zahl der effektiven Paarungspartner des einzelnen Baums auf zwölf bis sieben. Diese Situation mag erklären, warum räumliche genetische Strukturen relativ stark ausgeprägt waren, obwohl der Transport effektiven Pollens in der räumlich ausgedehnten Population auch über große Strecken erfolgt. Unter Umständen hat die große Variation weiblicher Fertilität einen solchen Effekt, obwohl bei den Sameneltern die Anzahl ihrer effektiven Paarungspartner mit ihrer Fertilität steigt.

Hoebbe *et al.* (2006) inventierten sechs Enzymgenloci aller Bäume in zehn isolierten kleinen nordschweizerischen Populationen; deren Umfang variierte zwischen 13 und 143 Bäumen. Die Populationen waren genetisch variabel und zeigten keinerlei Homozygotenüberschuss. Vegetative Reproduktion belief sich auf Anteile zwischen 22 % und 62 %, im Mittel auf 42 %. Demzufolge traten in all diesen Populationen signifikante räumliche Autokorrelationen in Abständen von nur 15 bis 30 m ein, welche ausschließlich durch Reproduktion aus Wurzelbrut bedingt sind; denn die Samenverbreitung ist in diesen Populationen kaum stark begrenzt. Bäume mit nur *einmal* vorkommendem Genotyp zeigten denn auch keine räumliche genetische Struktur. Die meisten mehrfach auftretenden Genotypen waren auf ein und dieselbe Population beschränkt. Der Anteil vegetativer Reproduktion stand nicht in Zusammenhang mit der Größe der Populationen. Die Variationsmaße und die (geringen) Heterozygotenüberschüsse der aus generativer und aus vegetativer Reproduktion stammenden Bäume unterschieden sich nicht. Den großen Unterschied zu dem von Oddou-Muratorio *et al.* (2004) ermittelten wesentlich geringeren Anteil vegetativer Reproduktion führten die Autorinnen/Autoren darauf zurück, dass jene Populationen vermutlich natürlichen Ursprungs und in der Vergangenheit nicht derart stark genutzt worden waren. Der hohe Anteil vegetativer Reproduktion in den schweizerischen Populationen ließe sich auch durch die im vorigen Jahrhundert zunehmende Dichte konkurrenzstärkerer anderer Baumarten erklären.

Zum direkten Vergleich seien sechs von Rasmussen und Kollmann (2008) mit Mikrosatelliten untersuchte Populationen unterschiedlichen Umfangs auf dänischen Ostseeinseln angeführt. Die genetische Diversität war dort etwas geringer als auf dem Kontinent. Der Anteil vegetativer Reproduktion von 97 % war indes sehr hoch. Den auch hier zu beobachtenden Heterozygotenüberschuss führten die Autoren in Anlehnung an die von Stoeckel *et al.* (2006) bei der Vogelkirsche vorgenommenen Analysen auf die Kombination von geringem Populationsumfang mit hohem Anteil asexueller Reproduktion zurück. Diesen Populationen

wird in künftig verändertem Klima besonderer Wert beigemessen.

In einer weiteren Studie verglichen Hoebee *et al.* (2007) das in zwei Jahren realisierte Paarungssystem einer kleinen, für Mitteleuropa typischen, isolierten Population (27 Bäume) mit einer etwas größeren Population (96 Bäume) in der Schweiz. In letzteres Vorkommen trugen Insekten aus mindestens mehreren hundert Metern, möglicherweise sogar aus 6 km Entfernung, mindestens 37 % bzw. 39 % effektiven Pollen ein; bei einem Baum betrug dieser Anteil sogar 61 %. In der kleineren, als isoliert angesehenen, Population waren es immer noch 4 % bzw. 7 %. Die Isolation war zwar räumlich gegeben, genetisch also nicht ganz vollkommen. In der kleineren Population blühten weniger Bäume, und diese weniger reichlich; sie fruktifizierten weniger, im Mittel trat 2 % bzw. 8 % Selbstbefruchtung ein, bei einem einzelnen Baum sogar bis zu 29 % (vgl. Kapitel 1.3.3) und die Früchte enthielten – besonders in dem einen Jahr mit kühler Frühjahrswitterung – so gut wie keine Samen. Trotz der in Einzelfällen eingetretenen Selbstbefruchtung war auf der Ebene der Population ein Homozygotenüberschuss nicht festzustellen.

Auch in Polen, wo die Elsbeere geschützt ist, wird sie als verbreitete, aber örtlich seltene Art mit kleinen Populationen beschrieben. Die genetische Differenzierung zwanzig von Bednorz *et al.* (2006) an 25 Enzymgenloci inventierter polnischer Populationen war an einzelnen Genloci sehr unterschiedlich, im Mittel mit $F_{ST}=0,17$ ganz ähnlich der der an Enzymgenloci untersuchten französischen Populationen. Genetische und geographische Abstände zwischen den Populationen waren mäßig stark, aber hochsignifikant korreliert. Diese Populationen sind von sehr unterschiedlicher, im Mittel großer, Variation und unterschiedlicher Größe (18 bis 480 Bäume); aber auch hier sind diese beiden Eigenschaften nicht korreliert. Die beprobten Bäume zeigten teilweise HW-Strukturen, teilweise lag eine Tendenz zu Heterozygotenüberschuss vor. In einer kleinen Population besaßen 23 von 24 untersuchten Bäumen den gleichen Genotyp; sie wuchsen über eine Fläche von etwa einem Hektar verteilt.

Im Nordwesten Italiens fanden Belletti *et al.* (2008) bei einer Analyse anhand von RAPDs mit $F_{ST}=0,38$ starke Differenzierung von 22 Populationen geringer Dichte, wobei ein erheblicher Teil hiervon auf die Differenzierung geographischer Regionen entfiel. Angesichts der möglichen vegetativen Reproduktion durch Wurzelbrut wurden nur Bäume in Mindestabständen von 20 m beprobt (gegenüber 50 m bei Oddou-Muratorio *et al.* 2001). Im Gegensatz zu den Ergebnissen von Demesure *et al.* (2000) waren die genetischen Abstände zwischen den Populationen etwas mit ihrer räumlichen Entfernung korreliert ($r=0,55$), was ebenfalls auf eine großräumige Strukturierung hinweist.

Über die genetische Differenzierung deutscher Vorkommen ist wenig bekannt; Leinemann *et al.* (2010a) berichteten von Differenzierung der cpDNA zwischen Proben aus Thüringen und solchen aus Mecklenburg. Diese Autoren untersuchten in Mitteldeutschland genetische Strukturen der hier vorkommenden Arten der Gattung *Sorbus* und ihrer Arthybriden.

Hinsichtlich der Generhaltung *in situ* ist von den Befunden vor allem abzuleiten, dass in kleinen Populationen die generative Reproduktion stark nachlassen kann. Demesure-Musch und Oddou-Muratorio (2004) empfahlen daher die Erhaltung besonders größerer Populationen – wo es sie denn gibt. In kleinen Populationen werden die Samenerntern von jeweils weniger Pollenerntern befruchtet, was die genetische Diversität der Nachkommenschaften vermindern und ihre Differenzierung verstärken dürfte. Eine künstliche Kompletierung wird hier genetisch relativ früh wirksam, weil das reproduktive Alter früher, bereits mit etwa 30 Jahren, eintritt.

Obwohl kleine Populationen viabel sind und durch vegetative Reproduktion lange überleben können, ist für Zwecke der Generhaltung *ex situ* und der eigentlichen Wiederausbreitung Samenernte in Populationen mit einer Bestandsstruktur wie den früheren Mittelwäldern der Vorzug zu geben. In größeren Populationen empfiehlt sich wegen eventueller räumlicher genetischer Strukturen, viele Samenbäume über die ganze Fläche verteilt zu beernten, und zwar nach reichlicher Blüte bzw. bei reichem Fruchtansatz. Diese Grundsätze der Samenernte erlangen dann besondere Bedeutung, wenn der Wald dicht, die Population aber weniger dicht ist und ausgeprägte räumliche genetische Strukturen vorliegen. Die Technik der Samenernte und Pflanzenanzucht beschrieb Röhrig (1972). Biedenkopf *et al.* (2007) untersuchten genetische Aspekte einer nach herkömmlicher Methodik vorgenommenen Samenernte in einem Bestand geringer Dichte (vgl. Beispiel 11-8) und leiteten daraus die Vorteile der Beerntung vieler Bäume ab. ♦

Für Maßnahmen der Generhaltung der vier erwähnten Rosaceen ist zu empfehlen, die effektive Anzahl von S-Allelen möglichst hoch zu halten. Dies gilt schon für den Aufbau von Klonquartieren und für den Aufbau der Erhaltungssamenplantagen selbst.

Eine etwas andere Situation liegt bei der diözischen Eibe vor (Beispiel 12-9). Zwar nimmt die Wiederausbreitung dieser selten gewordenen Baumart wie bei den Rosaceen gegendweise den Charakter von Wiederansiedlung an; im Gegensatz zu den vier vorgenannten Baumarten fehlt der Eibe jedoch das Vermögen zu vegetativer Reproduktion. Auch beginnen Pfropflinge wie alle Bäume dieser Art erst spät mit der Blüte.

Beispiel 12-9. Wiederausbreitung der Eibe. Das natürliche Verbreitungsgebiet der verstreuten Populationen der Eibe (*Taxus baccata* L.) erstreckt sich über weite Teile Europas und darüber hinaus (Scheeder 1994, Svenning und Magård 1999, Heinze 2004). Erst vor kurzem entdeckte man wenige Exemplare eines Restvorkommens auf einer Azoreninsel (Schirone *et al.* 2010). Von einer sehr umfangreichen Studie an Kernmikrosatelliten von mehr als viertausend Bäumen in mehreren hundert Vorkommen im gesamten Verbreitungsgebiet leiteten Mayol *et al.* (2015) ab, dass seit dem Beginn des Quartärs genetische Differenzierung einer

östlichen und einer westlichen Gruppe eingetreten ist; es wird angenommen, dass neben den durch räumliche Isolation verursachten stochastischen genetischen Prozessen früh Anpassung an die Niederschlagsverhältnisse eine Rolle spielte.

In Deutschland ist die im Gegensatz zu anderen Ländern wie in Polen seltene Art seit dem Beginn des vorigen Jahrhunderts geschützt und steht auf der Roten Liste. Sie wurde wegen ihres wertvollen Holzes Jahrtausende lang übernutzt (Scheeder 1994, Piovesan *et al.* 2009). Sehr alte Bäume mit sehr großen Dimensionen sind daher gegenwärtig kaum anzutreffen. Gleichwohl stellt der Mensch für die Eibe nicht den einzigen Risikofaktor dar (Iszkulo *et al.* 2016). Viel Information über die besondere Geschichte der menschlichen Einflussnahme auf die Eibe haben Scheeder (1994) sowie Thoma und Kleinschmit (1994) zusammengestellt. Im gesamten Verbreitungsgebiet der Art ist ein Rückgang zu verzeichnen; ein dänisches Vorkommen in Jylland hat zwischen 1925 und 1998 allerdings erheblich zugenommen (Svenning und Magård 1999). Piovesan *et al.* (2009) berichteten von örtlicher Zunahme im Apennin.

Die Verjüngung der Eibe beruht auf Samenproduktion und erfolgreicher Etablierung von Sämlingen, leidet aber gegenwärtig sehr unter einer Reihe widriger Faktoren wie dem Verbiss durch Herbivoren, darunter auch Weidevieh (Piovesan *et al.* 2009). Dessen teilweise hohe Empfindlichkeit gegenüber dem Verzehr von Zweigmaterial der Eibe hat überdies dazu geführt, dass der Mensch diese Baumart verfolgte, um Haustiere zu schützen. Thoma und Kleinschmit (1994) sahen die Gefährdung der Eibe hierzulande hauptsächlich durch das Wild, insbesondere das Rehwild, bedingt. Aber auch heftiger Verbiss durch Herbivoren ist nicht die alleinige Ursache für das Ausbleiben von Verjüngung (Perrin *et al.* 2006). Hulme (1996) untersuchte experimentell verschiedene Ursachen für einen Rückgang der Verjüngung im Nordwesten Englands und ermittelte Mäusefraß der Samen vor allem unter Sträuchern als wesentlichen Schadfaktor; der Autor stellte große Unterschiede zwischen einzelnen Standorten fest und verwies auf die Notwendigkeit, den Ursachen für ausbleibende Verjüngung durch längerfristige Untersuchungen nachzugehen. Es ist verständlich, dass die Präsenz alter Eiben kleinstandörtlich Verjüngung ausschließt, wie auch Piovesan *et al.* (2009) in drei Populationen im Apennin feststellten; auch Devaney *et al.* (2014) berichteten von spärlicher Verjüngung der Eibe unter alten Eiben in sechs irischen Vorkommen und empfahlen aus diesem Grunde, Populationen jeweils vom Rand her zu verjüngen. Diese Befunde werfen die Frage nach der Methode langfristigen Schutzes der Eibe auf.

Unter den Bedingungen eines Arboretums fand Giertych (2000) Naturverjüngung der Eibe ganz überwiegend unter Schirm, jedoch war hierfür offensichtlich die Fernhaltung konkurrierender Bodenvegetation wie Efeu entscheidend; Beersträucher schienen dagegen positiv zu wirken, indem sie das Wild fernhielten. Mysterud und Østbye (2004) berichteten aus Norwegen von der Abnahme des Verbisses nach einem kalten Winter und der Zunahme des Luchses – einem dort

in die Planung einzubeziehenden Faktor. Auch Myking *et al.* (2009) wiesen auf starke Verbisschäden an der Verjüngung hin; in einem Teil der Populationen blieb Verjüngung sogar gänzlich aus. Heinze (2004) diskutierte eine Reihe weiterer Gründe, welche für die Seltenheit der Eibe verantwortlich zu machen sind. Lewandowski *et al.* (1995) vermuteten auch die Einwirkung eines Pilzes, der die Wurzeln im Sämlingsalter befällt und abtötet.

Wenn auch gelegentlich kosexuelle Bäume angetroffen wurden (Paule und Slobodnik 2003, Pietzarka und Roloff 2005), ist die Eibe ganz überwiegend diözisch. Wegen ihres höheren Wasser- und Nährstoffverbrauchs für die Reproduktion haben ♀ Bäume einen gewissen Wachstums- und Überlebensnachteil (Iszkulo *et al.* 2009, Cedro und Iszkulo 2011). Das Geschlechterverhältnis im reproduzierenden Alter war denn auch teilweise zugunsten des ♂ Geschlechts verschoben. Garbarino *et al.* (2015) fanden allerdings einen deutlichen Überhang des ♀ Geschlechts und führten dies auf die Variation der Wasserversorgung in den untersuchten Vorkommen zurück, wo besser wasserversorgte Kleinstandorte überwogen. Die Autoren berichteten von der auch bei anderen diözischen Pflanzen beobachteten unterschiedlichen räumlichen Klumpung der beiden Geschlechter, die auf verschiedenen Anforderungen an die Qualität des Kleinstandorts beruht. Einem beim ♀ Geschlecht bestehenden Trend zu räumlicher Klumpung stand im italienischen Untersuchungsgebiet die mehr oder weniger zufällige Verteilung beim ♂ Geschlecht gegenüber. Hilfiker *et al.* (2004a) untersuchten das Geschlechterverhältnis in vierzehn Populationen der Schweiz; bei paarweiser Gegenüberstellung von je einer großen und einer kleinen Population fanden sie jedoch insgesamt etwas mehr ♀ Bäume; vermutlich aufgrund von genetischer Drift war der Überhang des ♀ Geschlechts besonders in kleinen Populationen größer. Genetische Differenzierung zwischen ♀ und ♂ Bäumen fanden Hertel und Kohlstock (1996) nicht; sie erwarteten daher auch bei Beschränkung genetischer Inventuren von Enzymgenloci auf ♀ Bäume (bei Untersuchung von je sechs Makrogametophyten) eine unverzerrte Schätzung genetischer Strukturen; auch Paul und Tröber (2006) fanden an Enzymgenloci keine genetischen Strukturunterschiede zwischen den Geschlechtern.

Den Genfluss dürfte bei der Eibe die geringe Sinkgeschwindigkeit des Pollens wesentlich erleichtern. Es sei dahingestellt, ob und in welchem Umfang geringere Windgeschwindigkeiten unter dem Schirm der herrschenden Baumarten die Pollenverbreitung abschwächen könnten. Genaues über die Verteilung gemessener Transportweiten effektiven Pollens ist indessen nicht bekannt. Die Samenverbreitung wird wohl in der Hauptsache durch Drosseln bewirkt (Harper 1977, *loc. cit.* p. 48), doch reifen die Arilli lange vor der Zugzeit dieser Vögel; hierin dürfte ein Unterschied zu den Früchten der Elsbeere bestehen.

Erste genetische Untersuchungen an der Eibe unternahm Thoma im Jahre 1992 im Rahmen ihrer Diplomarbeit und veröffentlichte ihre Ergebnisse später (Thoma 1995) – gleichzeitig mit Lewandowski *et al.* (1995). Thoma (1995) analy-

sierte die Struktur einer Reihe ♀ Bäume norddeutscher bzw. süddeutscher Populationen und einer schweizerischen Population an Enzymgenloci. Sie fand die vier Populationen sehr variabel und deutlich differenziert; einigen Populationen fehlten einige Allele. Im Nordosten Deutschlands, wo die Eibe besonders selten ist, fanden Hertel und Kohlstock (1996) genische Unterschiede zwischen küstennahen Vorkommen und solchen weiter im Inland, auch zu den von Thoma (1995) untersuchten.

Lewandowski *et al.* (1995) inventierten Enzymgenloci in den Samen einzelner Bäume einer (in Abnahme begriffenen) Population von etwa dreitausend Bäumen im Osten Polens. Sie fanden diese Population genetisch sehr variabel; ihr Reproduktionssystem wich – mit Ausnahme der Diözie - nicht entscheidend von dem anderer windbestäubter Baumarten ab. Die Allelfrequenzen in den individuellen effektiven Pollenwolken unterschieden sich nur an einzelnen Genloci. Beim Generationenvergleich ergab sich eine geringe Zunahme der – an den einzelnen Genloci nicht ganz einheitlichen – Fixierungskoeffizienten. Hertel und Kohlstock (1996) fanden an den inventierten Genloci viel Variation und hohe Heterozygotiegrade.

Hilfiker *et al.* (2004b) gelangten zu dem Ergebnis, dass in der Nordschweiz mit ihren ebenfalls disjunkten, aber zahlreicheren Eibenvorkommen ein driftbedingter Trend zu Differenzierung teilweise durch Genfluss kompensiert wird, so dass die Populationen hier kaum differenziert sind. Zumindest eine mittels anpassungsirrelevanter Marker festgestellte Differenzierung von Populationen wäre danach das Ergebnis zufälliger Ereignisse. Den Vorkommen in der Nordschweiz wird daher der Charakter einer Metapopulation zugeschrieben.

Paul und Tröber (2006) inventierten Enzymgenloci an Stichproben aus dreizehn Populationen mittleren Umfangs (zwischen etwa 75 und 650 Individuen) in Sachsen und in Thüringen, dem Verbreitungsschwerpunkt in Deutschland. Schätzungen genetischer Vielfalt unterschieden sich sehr wenig; alle Populationen zeigten viel Variation. Stärker differenziert waren jedoch die allelischen Strukturen selbst – wenn auch überall die gleichen Allele anzutreffen waren. Die deutliche Differenzierung der Populationen stand nicht im Zusammenhang mit deren räumlicher Entfernung untereinander.

González-Martínez *et al.* (2010) fanden 91 mittelmeerische Populationen gering differenziert. Eine regionale Differenzierung war hier nicht zu erkennen; dieser Befund wurde auf evolutionär lange anhaltende Wirkung großräumigen Genflusses zurückgeführt. Dreizehn von Myking *et al.* (2009) untersuchte norwegische Populationen vom Nordrand der Eibenverbreitung erwiesen sich jedoch deutlich differenziert.

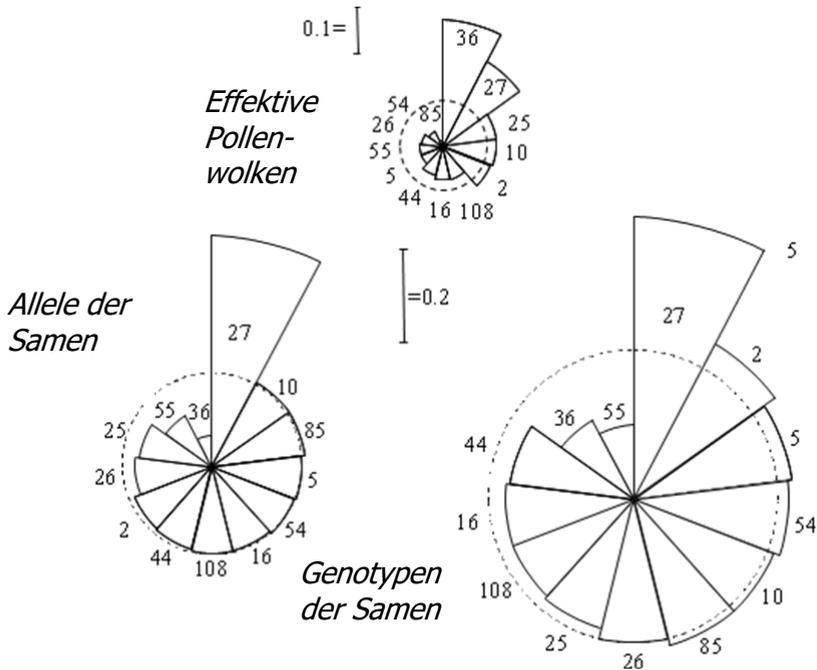


Abb. 12-5. Allelische Differenzierung der effektiven Pollenwolken (oben) von dreizehn Eiben, der ihrer Samen (links unten), und die genotypische Differenzierung dieser Samen (rechts unten) an einem Enzymgenlocus; (aus Rajewski *et al.* 2000).

Die Ergebnisse zweier kleinerer Studien in einheimischen Vorkommen sollen Besonderheiten des Reproduktionssystems kleiner Populationen vor Augen führen.

(a) In einem Untersuchungsbestand am Rande einer großen Eibenpopulation auf dem thüringischen Lengenberg (Forstamt Heiligenstadt) stellten Rajewski *et al.* (2000) deutliche allelische Differenzierung individueller effektiver Pollenwolken von 13 Samenbäumen und folglich auch ihrer Samen sowie deren Genotypen fest. Die Embryonen dieser Baumart sind sehr klein und bei der Präparation aus den Samen schwierig zu untersuchen. An dem damals einzigen für solche Untersuchungen sicher und wiederholbar verwendbaren Enzymgenlocus PGM-A betrug die mittlere allelische Differenzierung δ der effektiven Pollenwolken 9,5 %, die der Samen 19,5 % und die der Genotypen dieser Samen schließlich 31,4 % (vgl. Abb. 12-5). Das Paarungssystem war vom zufallsmäßigen offenbar weit entfernt.

(b) Die gleiche Beobachtung machten Leinemann und Hattemer (2006) in einem kleinen Restvorkommen im nordhessischen Werra-Bergland (Abb. 12-6). Nach dem Ergebnis der Inventur mehrerer Enzymgenloci stammte hier die Nachkommenschaft einiger ♀ Eiben, welche überhaupt Samen gebildet hatten, ganz überwiegend von jeweils ganz wenigen ♂ Bäumen ab; daneben war mit 28 % ein merklicher Anteil des effektiven Pollens aus der möglicherweise fernerer Umgebung eingetragen worden; man beziffert die Anzahl der Alteiben in jener Region auf etwa viertausend. Abb. 12-7 zeigt links die Analyse des gesamten effektiven Pollens von sieben Sameneltern. Entsprechend den unterschiedlich großen ♂ Gametenbeiträgen waren die Pollenwolken genetisch recht stark differenziert. Es zeigen sich gewisse Grade von Übereinstimmung mit der genischen Differenzierung der Samen (vgl. die beiden Bäume 4 und 17).

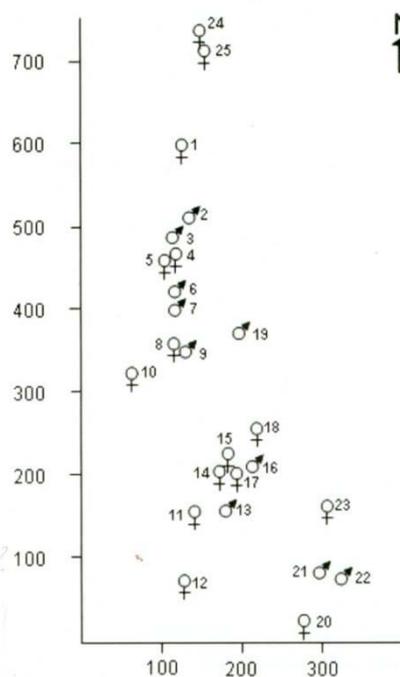


Abb. 12-6. Position der 25 Eiben in einem kleinen Restvorkommen (aus Leinemann und Hattemer 2006). Nur sieben weibliche Bäume hatten im Untersuchungsjahr Samen produziert.

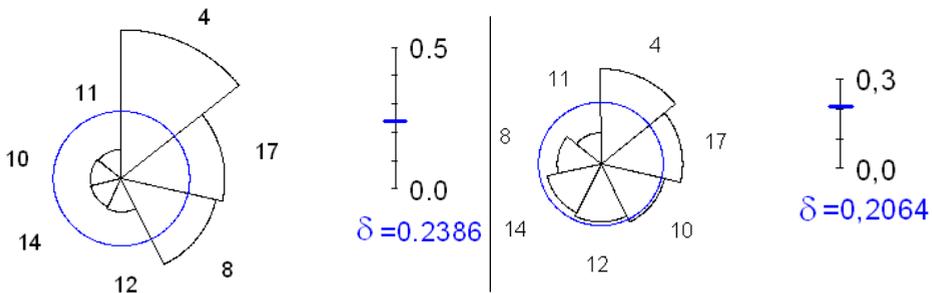


Abb. 12-7. Genische Differenzierung der Samen von sieben Eiben. Links: Effektive Pollenwolken (aus Leinemann und Hattemer 2006); rechts: Embryonen der Samen.

Nach dem Ergebnis einer Gruppierungsanalyse (Abb. 12-8) waren die effektiven Pollenwolken unweit voneinander entfernt stehender Bäume teilweise ähnlich zusammengesetzt. So wurden die im Süden des Bestandes wachsenden Bäume 11 und 12 von vergleichsweise ähnlichen Pollenwolken befruchtet; auch auf die Bäume 10 und 14 trifft dies noch zu. Der eng mit ♂ Bäumen benachbarte Baum 4 erhielt indessen Pollen weniger von diesen als von außerhalb, was an seiner stark differenzierten effektiven Pollenwolke sichtbar ist. Die effektiven Pollen und Samen der Bäume 4 und 17, welche sich nach Abb. 12-7 in beinahe gleichem Maße von ihrem Komplement unterschieden, hatten als Ergebnis der Gruppierungsanalyse (Abb. 12-8) stark unterschiedliche genische Struktur.

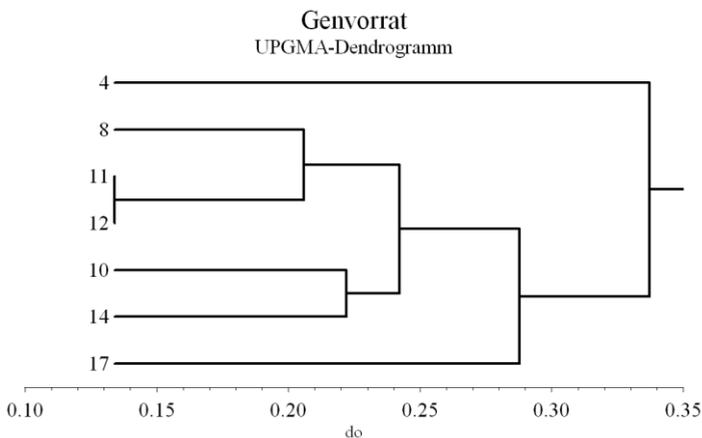


Abb. 12-8. Gruppierungsanalyse der effektiven Pollenwolken von sieben Eiben (vgl. Abb. 12-6); aus Leinemann und Hattemer (2006).

An sieben durch Spaltungsanalysen identifizierten hochvariablen Kernmikrosatelliten stellten Dubreuil *et al.* (2009) in mehreren Populationen Abweichungen von Hardy-Weinberg-Strukturen fest. Geringe Überschüsse an Homozygoten lagen vor; insgesamt war das Paarungssystem offenbar auch hier alles andere als zufallsmäßig.

Klumpff und Dhar (2011) inventierten sieben ostalpine Vorkommen an neun Enzymgenloci. Die Populationen waren mit $F_{ST} = 0,076$ mäßig stark differenziert. In der Gruppierungsanalyse waren Populationen aus geographisch näheren Regionen untereinander nicht ähnlicher. Die Autoren fanden die beobachteten Werte der Heterozygotie in der Regel etwas geringer als die erwarteten, wobei ebenso meistens die genotypischen Strukturen stark von Hardy-Weinberg-Proportionen abwichen. Die Erklärung der festgestellten Inzuchtfolgen dürften historische Belege für starke Holznutzung zur Herstellung von Waffen während des Mittelalters liefern.

Schon Wagenhoff (1986) hatte darauf hingewiesen, dass die Eibe zwar Schatten erträgt – sie wird nach Iszkulo *et al.* (2012) in dieser Eigenschaft allenfalls von der Weißtanne übertroffen – daneben jedoch Licht benötigt, wenn ihr auch plötzliche Freistellung sehr abträglich ist. Dieser Autor beurteilte Bemühungen zur Erhaltung dieser Baumart im Wirtschaftswald jedoch allgemein skeptisch. Thoma und Kleinschmit (1994) berichteten von ihren Erfahrungen mit dem Schutz der Eibe vor allem in Buchenbeständen: Dort ist der Fortbestand der Eiben ohne Hilfen in Form von Durchforstungseingriffen in den Buchenschirm – bei Vermeidung plötzlicher Freistellung – nicht zu sichern. Sie berichteten auch, dass eines der vier von Thoma (1995) untersuchten Eibenvorkommen im Sinne einer unerlässlichen Erhaltungsmaßnahme aus dem Totalschutz herausgenommen werden musste – ein Beispiel für notwendige Abweichungen von rein konservierendem Naturschutz. Plötzliche Freistellung wirkt sich bereits auf das Überleben der Sämlinge sehr negativ aus (Iszkulo *et al.* 2014).

Der Erhaltung von Populationen dienen auch im Urteil anderer Autoren zunächst der Schutz und die Förderung im Rahmen waldbaulicher Behandlung (Haupt 2000, Reimers 2000, Trauboth 2008). Zwar erträgt die Eibe viel Schatten, bedarf zu stärkerem Wachstum und zur Reproduktion aber natürlich eines gewissen Anteils des Sonnenlichts (Haupt 2000, Svenning und Magård 1999, Pietzarka und Roloff 2005, Iszkulo 2011). Sie ist in der ersten Jugendphase sogar lichtbedürftig (Hilfiker *et al.* 2004a). Die Schaffung günstiger Lichtverhältnisse ist damit auch für diese in den heutigen Wirtschaftswäldern in der Konkurrenz unterlegene Baumart von grundlegender Wichtigkeit. Nach langem Verharren unter starkem Lichtenzug ist die Krone allerdings erstaunlich regenerationsfähig (Heinze 2004). Offensichtlich genügt schon eine geringe Lichtmenge für Wachstum, während für die Reproduktion und die Etablierung von Sämlingen mehr Licht erforderlich ist; Iszkulo *et al.* (2014) berichteten andererseits von hoher Überlebensrate von Sämlingen gerade bei sehr geringen Lichtmengen (2 bis 8 %).

Unter den Aspekten von Forstschutz und Waldbau empfahlen Klumpp und Dhar (2011) für Erhaltungsmaßnahmen häufige und mäßige Durchforstung des Schirms, die Beobachtung des Wildverbisses und die Dokumentation der Rolle von Drosseln und Säugetieren.

Dhar *et al.* (2008) entwickelten eine Methode zur Findung aussichtsreicher Erhaltungsstrategien von Eibenpopulationen. Eine große Zahl ökologischer, physiologischer und demographischer Faktoren, die der Population förderlich bzw. abträglich sind, wird unter Gewichtung so zusammengefasst, dass die Chancen für den Fortbestand der Population erhöht werden. Die Anwendung dieser Methode auf eine (später von Klumpp und Dhar 2011 analysierte, s. oben) ostalpine Population zeigt, wie sich Verifikatoren ganz verschiedener Kategorien zu einer begründeten Vorgehensweise verbinden lassen; dabei ist das Spektrum dieser Faktoren gegenüber den hier und da gemachten Vorschlägen ganz wesentlich erhöht. Durch Variieren der Gewichtungen lässt sich Klarheit darüber herstellen, welche Daten der Vervollständigung besonders bedürfen. Das Verfahren ähnelt im Grundsatz dem, das in Beispiel 6-3 in Anwendung auf die Auswahl von Genressourcen der Buche verwendet wurde.

Erfahren auch gegenwärtig alte Eibenbestände und deren gleichsam passiver Schutz viel Aufmerksamkeit, so ist doch auch die Verjüngung dieser Bestände als Gegenstand aktiver Schutzmaßnahmen notwendig. Als zweites Instrument für die Wiederausbreitung der Eibe hatten Thoma und Kleinschmit (1994) neben der Naturverjüngung größerer Populationen die dortige Gewinnung von Vermehrungsgut zur Einbringung anderwärts betrachtet. Sind nur noch einzelne Exemplare vorhanden, müssen sie in Erhaltungssamenplantagen zusammengeführt werden. Eben diesen Vorschlag machten Hertel und Kohlstock (1996); die Bezeichnung Erhaltungssamenplantage benutzten auch diese Autoren im Plural.

Bei der Naturverjüngung sehr kleiner Restpopulationen wie in den beiden oben referierten Studien (a) und (b) entstünde eine Nachkommengeneration mit eingeschränktem Genvorrat und einem erhöhten Grade von Verwandtschaft; eine solche Population könnte den Charakter eines Erhaltungsbestandes also nicht ohne weiteres verdienen. Soll aus der Naturverjüngung eine tragfähige Population (vgl. Kapitel 5.2) entstehen, müssten Restvorkommen durch die Beipflanzung von Wildlingen oder aus Saatgut gezogenen Pflanzen (nicht gerade aus dem engeren Umkreis, doch aus der gleichen Region) gestützt werden. Da alle Vorkommen als autochthon gelten können – selbst für die an Burgen gepflanzten Eiben kam das Pflanzmaterial wohl aus nächster Nähe – dürfte daran nichts Abträgliches sein.

Lewandowski *et al.* (1995) beurteilten die spärliche Verjüngung in der von ihnen untersuchten ostpolnischen Population als zwingenden Grund für Erhaltungsmaßnahmen *ex situ*. Im Gegensatz dazu wäre im Falle der beiden von Rajewski *et al.* (2000) bzw. von Leinemann und Hattemer (2006) untersuchten, viel kleineren, Populationen (a) und (b) natürlich Zurückhaltung angebracht. Letztgenanntes Vorkommen grenzt zwar an eine insgesamt mehrere tausend Eiben

umfassende Population, doch böte erst diese gute Voraussetzungen für die Samenernte.

Für die Frage nach der Mindestgröße von Populationen zur Gewinnung von Saatgut mit dem Ziele der Wiederausbreitung sind zunächst die Ergebnisse von Kapitel 7.3 maßgeblich. Die Frage nach zweckmäßigem Vorgehen bei der Saatguternte ist endgültig nur zu beantworten, wenn etwas über genetische Strukturen und das Reproduktionssystem bekannt ist. Mittels RAPD-Markern stellten Hilfinger *et al.* (2004b) beim Vergleich großer (300...2500 Bäume) und kleiner (21...150 Bäume) Populationen in sieben Vorkommen fest, dass die kleineren Populationen geringere genetische Variation aufweisen, dass dieser Unterschied driftbedingt und auf wiederholte Gründereffekte schon in früheren evolutionären Zeiträumen zurückzuführen sei. Wie Cao *et al.* (2004) fanden, sind in Deutschland die kleinsten rezenten Populationen nicht notwendig auch die am wenigsten variablen; die Gründe sind sicher teilweise in der Langlebigkeit dieser Baumart zu suchen, deren Verbreitungsgebiet teilweise erst in jüngerer Zeit und unterschiedlich stark zerstückt bzw. reduziert wurde.

Paul und Tröber (2006) plädierten dafür, die Grundsätze der Generhaltung an der Größe der Vorkommen auszurichten: Für größere Vorkommen ist die Förderung der Naturverjüngung vorzusehen; kleinere seien weder zur Naturverjüngung noch als Saatgutquelle geeignet und daher nach vegetativer Vermehrung in Klon-sammlungen zur Anlage von Erhaltungssamenplantagen zu überführen. Die Grenze zwischen den beiden Kategorien wird bei etwa 40 Bäumen gesehen; unter weniger Bäumen sei das Geschlechterverhältnis möglicherweise unausgewogen und der Genvorrat zu gering. Es wird empfohlen, die Gewinnung und Verwendung von Vermehrungsgut nach Populationen getrennt vorzunehmen. Bei der Auspflanzung sei besonderer Wert auf die Dokumentation des Ernteorts zu legen – eine Empfehlung, der man bei dem Gedanken an Pollenkontamination seitens Kulturformen nur beipflichten kann. Tröber *et al.* (2004) hatten von genetischen Untersuchungen an 13 ostdeutschen Populationen sowie von hierauf gestützten Erhaltungsprogrammen in Thüringen und Sachsen berichtet.

Hinsichtlich ihrer Eignung für die Saatgutbeschaffung ist die Grenze zwischen ausreichend großen und zu kleinen Populationen nicht ganz einfach zu ziehen; man denke dabei nur an das Geschlechterverhältnis. Man ist wohl gut beraten, im Zweifelsfall Populationen eher als zu klein einzustufen (vgl. Kapitel 7) und die sich daraus ergebenden Maßnahmen einzuleiten. Glücklicherweise geschieht dies heute schon in erfreulich großem Umfang. Bewegen sich die Populationsgrößen an der Untergrenze, empfiehlt sich ggfs. die Mischung des Saatgutes von Beständen der gleichen Region.

Es erhebt sich aber nicht nur die Frage, ob aus einer kleinen örtlichen Restpopulation Saatgut für die Begründung bzw. zur Erweiterung etwas größerer Populationen gewonnen werden kann. Es ist auch darüber zu entscheiden, in welchem Umfang man in solchen Populationen Naturverjüngung anregt sowie durch

Komplettierung begleitet – wenn diese Entscheidung auch vorerst nicht dringlich erscheint. Bis jedoch eine Maßnahme wie Komplettierung genetisch wirksam wird, bedarf es eines langen Zeitraums; daher sollte man sie bald einleiten. Angesichts der besonderen Seltenheit der Eibe in Nordostdeutschland erwähnten Hertel und Kohlstock (1996) die Notwendigkeit, bei Gelegenheit der Naturverjüngung kleinerer Vorkommen Wildlinge oder aus Samen gezogene Pflanzen aus den nächstgelegenen größeren Nachbarvorkommen einzubringen; sie dachten auch an die Pflanzenanzucht aus Stecklingsvermehrung, wenn auch erst in zweiter Linie.

Zu bedenken ist der Einfluss des Geschlechterverhältnisses auf die effektive Populationsgröße. So gebe es in einer diözischen Population $N_{\text{♀}}$ weibliche und $N_{\text{♂}}$ männliche Individuen, zusammen $N_{\text{♀}} + N_{\text{♂}} = N$. Nach Crow und Kimura (1970, *loc. cit.* Kapitel 3.11) ist die (inzucht)effektive Größe einer solchen Population $N_e = 4 \cdot N_{\text{♀}} \cdot N_{\text{♂}} / (N_{\text{♀}} + N_{\text{♂}})$. Ist das Geschlechterverhältnis ausgewogen zu erwarten, ist also $N_{\text{♀}} = N_{\text{♂}}$, so ist $N_e = N$; d. h. die Zensusgröße fällt dann mit der effektiven Größe der Population zusammen und erreicht damit ihren maximalen Wert. Die in Abb. 12-6 gezeigte Population umfasst nun 25 Bäume. Wären die beiden Geschlechter durch 12 bzw. 13 Bäume repräsentiert, ergäbe sich $N_e = 624/25 \approx 25$. Nun ist aber $N_{\text{♀}} = 15$ und $N_{\text{♂}} = 10$; durch diese Abweichung verminderte sich die effektive Größe etwas auf $N_e = 24$. Da ferner nur sieben Bäume Samen trugen, ist selbst unter Annahme der Beteiligung aller ♂ Bäume an der Reproduktion die effektive Größe der kleinen Population – *im Jahr der Untersuchung* – nur noch $N_e = 17$, also um ein weiteres Drittel geringer. Das botanische und das tatsächliche Geschlechterverhältnis kleiner Populationen dürften oft in dieser Größenordnung auseinanderklaffen.

Der Eintrag eines erheblichen Anteils effektiven Externpollens erhöht natürlich die effektive Populationsgröße und in einer Umgebung von mehreren natürlichen Eibenvorkommen wäre selbst ein stark zugunsten des ♀ Geschlechts verschobenes Verhältnis weniger dramatisch. An Pollen dürfte es nicht notwendig mangeln. Nur ist die Qualität dieses Pollens in Siedlungsnähe unbekannt. Selbst bei größeren Vorkommen sollte man bedenken, dass in Siedlungsnähe effektiver Pollen verschiedener Zierformen einfliegen kann. Lewandowski *et al.* (1995) schätzten die effektive Populationsgröße des von ihnen untersuchten Populationsanteils bei einem Anteil von 88 % ♂ als nur geringfügig unter der Zensusgröße ein. Die Autoren wiesen jedoch auf die Unsicherheit ihrer Schätzung hin: Das von ihnen benutzte Verfahren erfordert die genetische Homogenität der individuellen effektiven Pollenwolken – eine hier nicht unbedingt gegebene methodische Voraussetzung. Überdies ist zu bedenken, dass das Reproduktionssystem zeitlichem Wandel unterworfen ist und Aussagen über die zu erwartende Struktur der Folgegeneration erst durch ein mehrjähriges Monitoring der Reproduktion an Sicherheit gewinnen.

In zwei polnischen Populationen sehr unterschiedlicher Dichte (17 bzw. etwa 200 Bäume je ha) untersuchten Chybicki *et al.* (2011) räumliche genetische Strukturen mit verschiedenen genetischen Markern. Die indirekten Schätzungen von Abstammungskoeffizienten waren bei hoher Dichte noch bis zu einer Entfernung von etwa 50 m, bei geringerer Dichte bis zu einer Entfernung von etwa 100 m positiv. Trotz des großen Verbreitungspotentials von sowohl Pollen als auch Samen hatten sich also in beiden Populationen inzuchtförderliche Strukturen eingestellt.

Chybicki *et al.* (2012) untersuchten sechs größere, durch Abstände von durchschnittlich 260 km isolierte, polnische Vorkommen. Inventiert wurden fünf teilweise auch von anderen Autoren benutzte Kernmikrosatelliten von insgesamt etwas mehr als fünftausend Bäumen. Die Stichhaltigkeit von Aussagen auf dieser experimentellen Grundlage mag etwas darunter gelitten haben, dass Nullallele vorhanden gewesen sein mussten, so dass für die Untersuchung der Heterozygotie die Verwendung spezieller Modelle angezeigt war. In Übereinstimmung mit anderen Autoren wurden positive Inzuchtkoeffizienten im Bereich von 0,017 bis 0,116 festgestellt. Dieser Inzuchtgrad war wenigstens teilweise durch mäßige effektive Populationsgrößen bedingt. Diese unterschritten die Zensusgrößen ganz erheblich; Schätzungen des Quotienten N_e/N_c waren je nach Population sehr unterschiedlich, lagen jedoch alle in der Größenordnung von 0,1. Der Grund für diese Diskrepanzen war wohl weniger in unausgewogenen Geschlechterverhältnissen zu suchen, als in unterschiedlichen Beiträgen der Bäume zur Reproduktion (je nach Alter, Kronengröße, Beschattung). Angesichts des Rückgangs der Eibe und ihrer ausbleibenden Verjüngung empfahlen auch diese Autoren Maßnahmen der Generhaltung *ex situ*. Die zur Beschaffung von Vermehrungsgut herangezogenen Populationen sollten jedoch nach ihrer effektiven Größe, nicht ihrer Zensusgröße, ausgewählt werden. In Ergänzung dazu sind Untersuchungen der genetischen Qualität der Samen wie Variation und Heterozygotie sowie die Viabilität der Sämlinge anzuraten.

Die Samen keimen mit starker Verzögerung. Durch Stratifizierung lässt sich die Dormanz zwar stark verkürzen, doch variiert die Keimdauer sehr zwischen Samen aus verschiedenen Beständen, wie dies bereits Melzack und Watts (1982) für Samen aus verschiedenen Teilen Englands beschrieben hatten (Beispiel 9-1). Enorme Unterschiede im Keimungsverlauf der Samen einzelner Bäume fand Lewandowski (1999); die nach zehnmonatiger Stratifizierung noch zwischen 10 % und 76 % variierenden Keimprozent hatten sich erst nach 19 Monaten Stratifizierung etwas angeglichen (zwischen 73 % und 100 %). Zur Vermeidung von Selektion empfiehlt sich also, bei der Pflanzenanzucht stets das Ende des Keimvorgangs abzuwarten.

Gelegentlich sieht man im Wald ♀ Einzelbäume von einem kleinen Zaun umgeben, der das Wild fernhält. Da der leichte Eibenpollen weit verfrachtet wird, stellt sich in diesen Zäunen alsbald reichlich Jungwuchs ein, auch wenn in der

näheren Umgebung keine ♂ Eiben wachsen. Dieser Jungwuchs ist zwar nicht ingezüchtet, doch sind alle Nachkommen untereinander mindestens Halbgeschwister und zu gewissen Anteilen sogar Vollgeschwister. Diese Anteile richten sich nach der Anzahl effektiver Polleneltern und deren gametischen Beiträgen. Es entstehen so Gruppen eng verwandter Bäume und in deren nächster Generation Inzucht. Sie als Wildlinge zu entnehmen und anderwärts als Ballenpflanzen (mit Verbissschutz) auszubringen, empfiehlt sich zwar unter dem Aspekt der Generhaltung in gewissem Umfang – eigentlich aber nur dann, wenn mehrere solche Nachkommenschaften gemischt und nicht gerade in der nächsten Umgebung ihres Samenernters ausgebracht werden. Im Rahmen der Bestandsstützung müsste die Anzucht von Pflanzenmaterial nach Stratifizierung (vgl. Beispiel 9-1) aus Saatgut anderer, möglichst siedlungsferner (sonst Gefahr der Introgression aus Zierformen), Vorkommen sowie dessen Beipflanzung hinzutreten. Der Schutz einzelner Sämlinge, die oft weit entfernt von ♀ anzutreffen sind, durch einen Zaun (Haupt 2000) ist im Verbund mit Komplettierung zwar nur ein kleiner Schritt, aber doch ein Beitrag zur Generhaltung.

Sowohl die Fernhaltung von Herbivoren als auch Samenernte und Pflanzenanzucht sind teuer. Man darf dabei nicht vergessen, dass die Eibe wertvolles Holz – wenn auch nur in einem langen Zeitraum – bildet. Wegen der Verbesserung des Innenklimas vor allem von Buchenbeständen durch unter- und zwischenständige Bäume besitzt die Eibe große ökologische Bedeutung. Bei allem Wissen um Standortpräferenzen und um die Zugehörigkeit der Eibe zu bestimmten natürlichen Waldgesellschaften ist Gegenstand unserer Erfahrung, dass die Eibe auch Extremstandorte besiedelt. Aus diesem Grunde und angesichts ihrer Bedrohung kommt dem Schutz der Eibe ein nicht zu geringer Platz in der Prioritätenliste der Generhaltung zu. ♦

Die in der Vergangenheit weiter verbreitete Baumgattung *Ulmus* ist heute zunehmend seltener anzutreffen. Die Ursache ihres Rückgangs ist eine durch den Pilz *Ophiostoma ulmi* hervorgerufene Epidemie, die sog. Holländische Ulmenkrankheit. Sie wird durch die Ulmensplintkäfer übertragen und befällt die Feld-, die Berg- und die Flatterulme gleichermaßen. An Erhaltungsmaßnahmen kommen neben Erhaltungsbeständen mit teilresistenten Nachkommenschaften alle die in Frage, die auch auf andere vegetativ leicht vermehrbare Baumarten verwendet werden. Dazu treten wegen der auf den Parasiten zurückzuführenden Komplexität Bemühungen um die Baumhygiene. Auch Resistenzzüchtung unter Einbeziehung ostasiatischer Ulmenarten war im Gespräch. Grundlegend ist ein Forschungsbericht der damaligen Hessischen Forstlichen Versuchsanstalt (Kleinschmit und Weisgerber 1993). Neuere Literatur ist wegen der aktuellen Problemlage reichlich erschienen.

12.5 Seltene Produkte

Sehr seltene Ausprägungen gewisser phänotypischer Merkmale von Bäumen können einen besonderen ästhetischen bzw. wirtschaftlichen Wert forstlicher Produkte ausmachen. Bereits im Beispiel 8-3 wurde auf den Riegelahorn hingewiesen, bei dessen Erzeugung man sich von immer seltener werdenden Zufallsfunden nur dadurch unabhängig machen kann, dass die vorhandenen Merkmalsträger in geeigneter Weise regeneriert werden. Der Riegelahorn diene auch als Beispiel für die Notwendigkeit der Erhaltung des Genotyps bestimmter Einzelbäume und des daraus erwachsenden Nutzens. In die gleiche Kategorie gehört eine im Beispiel 12-10 erwähnte Merkmalsausprägung bei der Birke.

Beispiel 12-10. Sandbirke mit besonderer Holztextur. Bei der Birke (*Betula verrucosa* L.) gibt es einige in der Literatur mehrfach beschriebene Formen mit ungewöhnlich gemasertem Holz wie Braunmaser- und Flammbirken. Dieses Holz ist seitens der Furnierindustrie nicht nur in Deutschland hochbegehrt. Über den Vererbungsmodus dieser Holzeigenschaft wurde bis heute nichts veröffentlicht, obwohl nach Naujoks (2001) Kreuzungsnachkommen derartiger Bäume vorhanden sind. Jedenfalls bleibt die Maserung bei der vegetativen Vermehrung weitgehend erhalten. Der Autorin gelang die Etablierung von 16 *in vitro* vermehrten Klonen aus Ruheknospen ausgewählter Spenderbäume im Alter von 18 bis 23 Jahren. Nach zehnjährigem Wachstum auf Versuchsflächen zeigten neun der 16 Klone sehr einheitliche Ausprägung der Wuchs- und Formmerkmale der Spenderbäume. Der Ablauf der Vermehrung dieser Genressource und ihrer Nutzung ist in Abb. 12-9 dargestellt. ♦

Unter gewissen Umständen ist das Ausbleiben von Naturverjüngung der Sandbirke sehr erwünscht. Bereits am Schluss des Kapitels 8.5 wurde das Beispiel triploider Sandbirken erwähnt, deren besondere Eigenschaft ihre hochgradige Sterilität ist. Allerdings wurde die Frage aufgeworfen, ob im Winter die leeren Samen Finkenschwärmen die Nahrungssuche erschweren, wenn solche Bäume auf größerer Fläche wachsen.

Bei der im Beispiel 12-11 erwähnten Robinie handelt es sich um eine neophytische Baumart, von welcher Holz mit einer gewissen Qualität ebenfalls mittels vegetativ vermehrter Bäume erzeugt werden kann. Die Seltenheit dieser Baumart bzw. die Seltenheit hochwertiger Vorkommen hierzulande mag dieses Projekt auch als eines der Erhaltung bzw. Nutzung forstlicher Genressourcen auszeichnen.

Beispiel 12-11. Geradschäftige Robinie. Die Robinie (*Robinia pseudoacacia* L.), ein aus dem östlichen Nordamerika stammender Neophyt, wurde in Deutschland im 17. Jhdt. eingeführt (Böcker 1995, Naujoks *et al.* 2005, s. a. Schroeder 2003). Diese Baumart stellt geringe Ansprüche an den Boden, zeigt rasches Jugendwachstum, kann durch Wurzelbrut reproduzieren, leistet wertvolle Dienste bei der Befestigung von Böschungen und ist als Bienenweide wertvoll. Als Fabacee vermag sie Luftstickstoff zu binden und besitzt als eine wärmeliebende Pionierbaumart großen potentiellen Wert im Hinblick auf die künftigen Klimaänderungen. Die Nachfrage nach dem sehr harten und ohne chemischen Schutz dauerhaften Holz, besonders nach geraden Stämmen, ist im Steigen begriffen. Bestände in Ungarn, wo die Baumart herkömmlich verbreitet ist, und solche in Deutschland befinden sich derzeit in Nachkommenschaftsprüfung.

Eine von Naujoks *et al.* (2005) entwickelte Methode der Vermehrung *in vitro* basiert auf Sprossesegmenten und schließt die Reinigung von wachstumshemmenden Endobakterien ein. Wie bei allen anderen dem Forstvermehrungsgutgesetz (s. Kapitel 14.3) unterliegenden Baumarten ist die Vermarktung vegetativen Vermehrungsgutes nur in der Kategorie Geprüftes Vermehrungsgut zulässig, was bei dieser Baumart mindestens 10jährige Feldversuche unter Vergleich mit Standardsorten voraussetzte. Der Wert geradschäftiger Robinie wird also erst durch Feldversuche ermittelt; gleichzeitig unterliegt ihre Nutzung als Quelle von Vermehrungsgut gesetzlichen Anforderungen. ♦

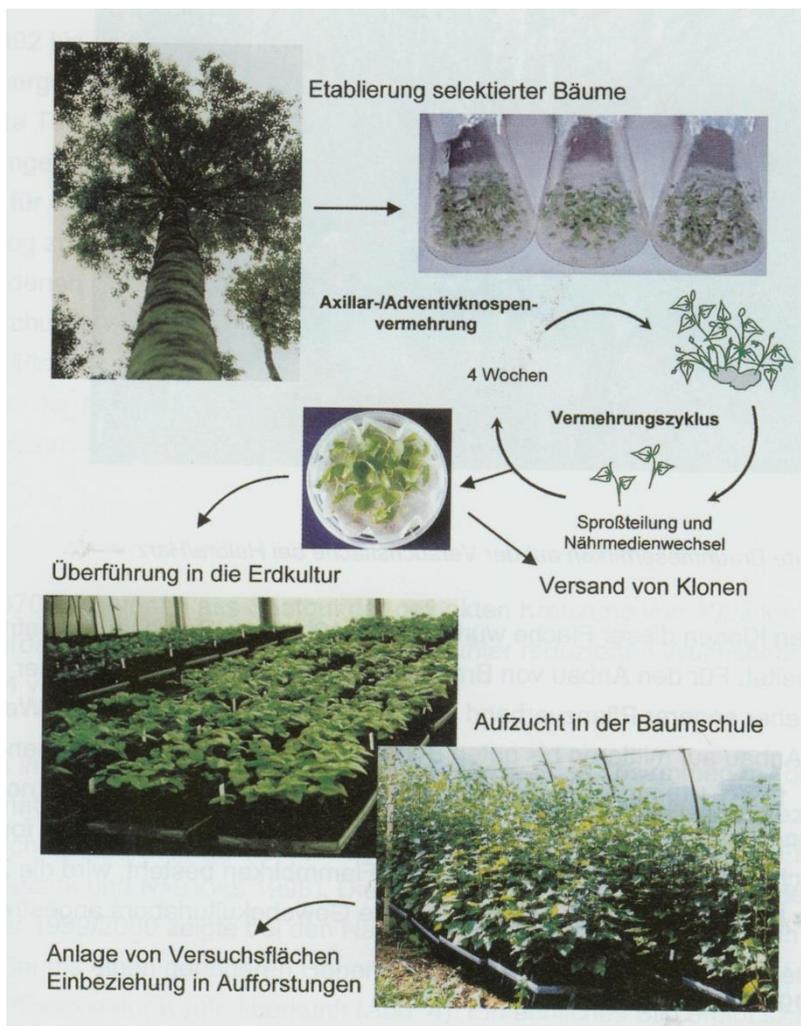


Abb. 12-9. Ablauf der Vermehrung von Klonen ausgewählter Flamm- und Maserbirken (aus Naujoks 2001).

12.6 Waldumbau

Durch die Begründung großflächiger Fichten- und Kiefern-Reinbestände und den damit verbundenen Rückgang von Buche und Eiche, aber auch der Weißtanne, hat der Wald in Mittel- und Ostdeutschland Einbußen erlitten. Im nachfolgenden Beispiel 12-12 wird referiert, aus welchen Gründen dort Schritte zur Sicherung der Weißtanne eingeleitet wurden, und wie zur Wiedereinbringung dieser Baumart in den Wald genetische Ressourcen genutzt werden.

Beispiel 12-12. Weißtanne in Mittel- und Ostdeutschland. Am nordöstlichen Rand ihres natürlichen Verbreitungsgebietes in Mittel- und Ostdeutschland ist die Weißtanne in Thüringen und Sachsen seit Jahrhunderten stark zurückgegangen. Die Ursachen sind in Übernutzungen (besonders in Sachsen durch den Bergbau, vgl. Wickel 1995), den Ausstoß von SO₂ und anderen Schadgasen, in hoher Wilddichte und in einer der Weißtanne abträglichen Waldbehandlung zu suchen. Nach einer Darstellung der für den Rückgang der Weißtanne verantwortlichen widrigen Umstände kamen Leonhardt (1993) sowie Braun und Llamas Gómez (1994) zu dem Ergebnis, dass die hauptsächlichen Gründe in der großflächigen Umwandlung natürlicher Waldgesellschaften in Reinbestände von Fichte und Kiefer sowie in Immissionen bestehen. Dadurch ist eine starke Diskrepanz zwischen dem ursprünglichen Anteil der Weißtanne an der natürlichen Vegetation und ihrer heutigen Verbreitung entstanden. Bereits seit dem Beginn der 90er Jahre des vorigen Jhdts. steht die Weißtanne als eine vom Aussterben bedrohte Art auf der Roten Liste Sachsens. In Thüringen steht die Weißtanne nicht auf der Roten Liste, gilt aber als gefährdet.

Soweit ihre geringen Restvorkommen autochthon sind, gehören die Weißtannen Sachsens und Thüringens nach dem Ergebnis umfangreicher genetischer Inventuren zu der Rasse, die aus ihrem letzteiszeitlichen Refugium auf der Balkanhalbinsel über das Gebiet des heutigen Tschechiens, das der Slowakei und Südpolens zurückgewandert ist (Leonhardt 1993, Konnert und Bergmann 1995; Bergmann 1994, 1996; Konnert und Schirmer 2011). Nach den Befunden an Enzym-genloci teilen dagegen allochthone Vorkommen Mitteldeutschlands vielfach Allele mit der Rasse, welche ebenfalls aus italienischen Refugialgebieten, jedoch über den Westalpenweg, in Südwestdeutschland einwanderte (sog. -Schwarzwaldtanne). Diese Rasse wird in Thüringen als ungünstig beurteilt (vgl. Hosius *et al.* 1996); für Sachsen vgl. Wickel (1995).

In Thüringen wurde 1993 die Situation dieser Baumart, insbesondere die ihrer erhaltungs- bzw. förderungswürdigen Vorkommen, ermittelt. Aus Tab. 12-1 wird das weitgehende Fehlen der mittleren Altersklassen unter den etwa 232.000 Bäumen ersichtlich. Die Anzahl der Bäume im reproduzierenden Alter war sehr gering; die Korrektur dieser Altersstruktur bedarf eines längeren Zeitraums. In der jüngsten Vergangenheit war Kunstverjüngung der Tanne aber erfolgreich.

In Sachsen gab es nach dem Ergebnis einer Erhebung zu Beginn der 90er Jahre des 20. Jhdts. noch höchstens zweitausend >60 Jahre alte Weißtannen geringer Vitalität, obwohl diese Baumart einmal zur natürlichen Waldvegetation der sächsischen Mittelgebirge gehörte (Braun und Llamas Gómez 1994). Waldgesellschaften mit der Weißtanne bildeten 18 % der Waldfläche Sachsens; ihre derzeitige Verbreitung ist jedoch noch immer auf wenige Reliktvorkommen beschränkt. Zum Zeitpunkt der Erhebung gab es noch etwa 1.600 Altannen mit einem Alter von mehr als 80 Jahren, welche vorwiegend einzeln und nur zum geringeren Teil in Gruppen auftreten. Auf etwa 120.000 ha Wald hielten Braun und Llamas Gómez

(1994) Tannenanteile von 10 bis 20 % nach wie vor für möglich. In Abb. 12-10 sind die Ergebnisse zweier Erhebungen verglichen; die Angaben in reduzierter Fläche (nach welchen sich ein etwas anderes Bild als in Tab. 12-1 ergibt) sind genetisch nicht direkt instruktiv, doch werden die enormen Abweichungen von einer nachhaltigen Altersstruktur in gleicher Weise sichtbar.

Tab. 12-1. Altersstruktur der Tannenvorkommen im Freistaat Thüringen, aufgliedert nach Zehnjahresperioden (nach Henkel 1995).

Altersstufen	Baumzahlen	
	Stück	%
1	136.329	59
2	6.040	3
3	17.550	8
4	5.643	2
5	10.706	5
6	2.279	1
7	4.450	2
8	9.342	4
9	12.179	5
10	10.303	4
11	6.925	3
12	4.518	2
13	2.547	1
14	2.188	1
15	1.275	1
≥16	299	<1

Eine Inventur von 584 mehr als 60 Jahre alten Weißtannen in 21 Vorkommen im Erzgebirge und Elbsandsteingebirge an neun Enzymgenloci ergab im Vergleich zu süddeutschen Populationen geringe Diversität. Mittlere Fixierungskoeffizienten variierten nach Braun und Llamas Gómez (1994) zwischen 0,07 und 0,17; sie sind positiv und teilweise größer als solche im Bayerischen Wald (-0,06) und Schwarzwald (-0,08) bzw. in Kalabrien (-0,09). Hohe driftbedingte Variationsverluste und große Heterozygotendefizite sind bedrohlich für das langfristige Überleben solcher Populationen.

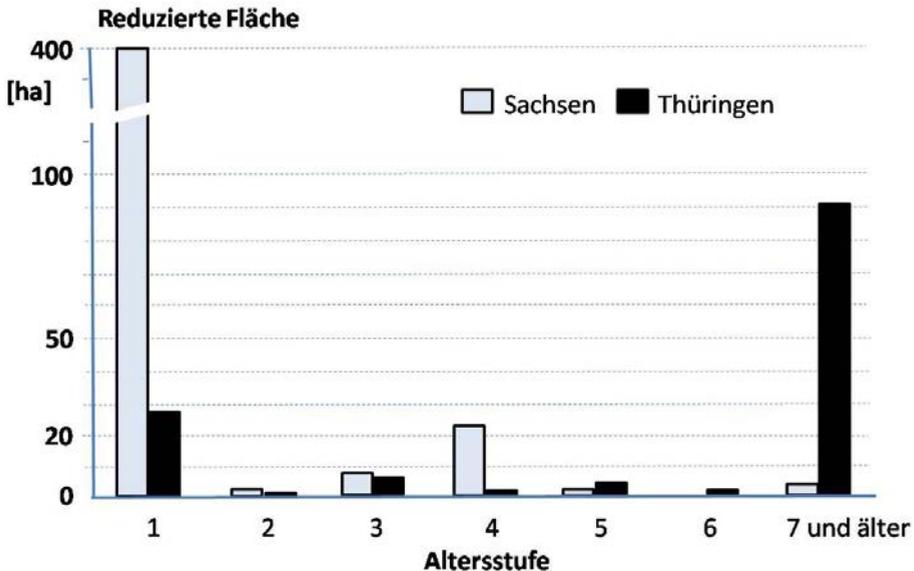


Abb. 12-10. Vergleich der Altersstruktur der Weißtannenvorkommen in Thüringen (nach Henkel 1995) mit der in Sachsen (nach Hering und Eisenbauer 1997); aus Llamas-Gómez (1998). Altersstufe 1 bezieht sich auf das Alter von 1 ... 10 Jahren etc.

Eine Inventur 26 thüringischer Weißtannenbestände im Alter von mehr als 60 Jahren an sechs Enzymgenloci durch Hosius (1996) ergab genetische Diversitäten zwischen 1,17 und 1,25. Im Vergleich dazu wiesen bayerische Bestände Werte zwischen 1,30 und 1,35 auf; in drei Schwarzwaldbeständen betrug die Diversität sogar 1,35 bis 1,44. Hosius (1996) führte die geringe Diversität der Thüringer Weißtannen nicht nur auf die geringen Populationsgrößen, sondern auch auf den im Verhältnis zu anderen Populationen längeren Rückwanderweg zurück.

Da an Enzymgenloci untersuchte genotypische Strukturen auch thüringischer Vorkommen deutliche Heterozygotendefizite aufweisen, vermutet man, dass bereits ein gewisser Anteil der heute vorkommenden Bäume aus Selbstbefruchtung oder anderen Formen der Verwandtenpaarung stammt (Braun und Llamas Gómez 1994). Wurden isolierte Weißtannen im Bestand künstlich mit Eigenpollen bestäubt, wies die Nachkommenschaft ähnliche genetische Strukturen auf wie die aus freier Abblüte. Daher liegt der Schluss auf einen derzeit hohen Anteil von Selbstbefruchtung nahe. Die Sinkgeschwindigkeit des Weißtannenpollens von 39 cm/sec übertrifft die der anderen einheimischen Holzpflanzen bei weitem: Fichte hat einen Wert von 7cm/sec, Kiefer von 4 cm/sec (Rohmeder und Schönbach 1959). Die genetischen Strukturen der Nachkommen änderten sich sehr in Richtung auf größere Variation, wenn mit Pollen eines anderen Baums oder gar mit einem Pollengemisch bestäubt wurde. Daher sind Erhaltungssamenplantagen

vorgesehen, in denen eine große Zahl der erwähnten Alttannen zusammengeführt wird. Wie im Falle der Buche sind Provenienzversuche geplant, welche Informationen über die Anbaueignung von Populationen aus angrenzenden Ländern liefern sollen.

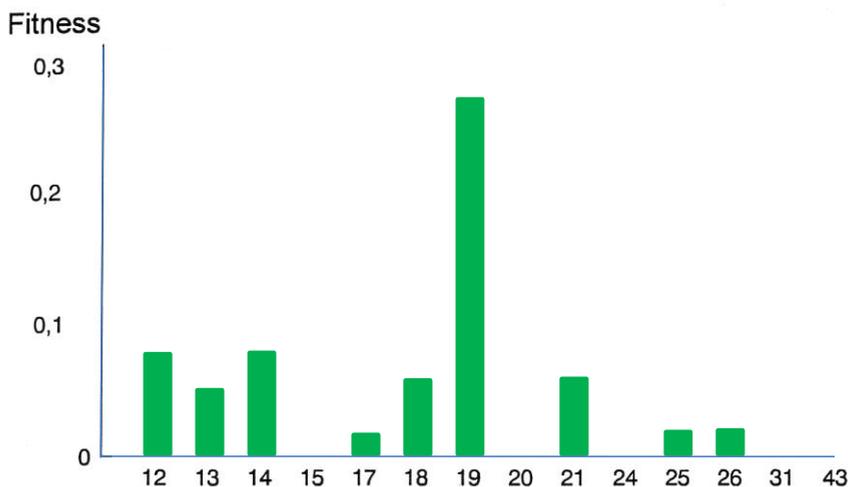


Abb. 12-11. Beiträge von 14 Altbäumen zur Naturverjüngung eines thüringischen Weißtannenbestandes (nach Bergmann 1996). Die allelische Struktur von hundert Jungtannen in der Nachkommenchaft unterschied sich von der des Altbestands nur an einem der sechs inventierten Enzymgenloci.

Bergmann (1996) machte darauf aufmerksam, dass das Gelingen der Naturverjüngung kleiner und heterogener Bestände von mehreren Faktoren abhängig ist: Anzahl und soziologische Stellung potentieller Elternbäume und ihre genetische Struktur, Paarungssystem (Inzucht), Verbreitung der Samen über die Fläche und deren Viabilität, die Viabilität des Nachwuchses (Anpassungsfähigkeit) und dessen Schutz vor Herbivoren. Nach dem Ergebnis einer kleinen Studie wäre bei geeigneter Kronenpflege Naturverjüngung in genetischer Hinsicht zwar nicht von vornherein als ungünstig zu beurteilen, jedoch fiel die sehr unterschiedliche Beteiligung der Altbäume an der Entstehung vorhandener Verjüngung auf. Nicht alle Altbäume hatten überhaupt Gameten zur Naturverjüngung beigesteuert. In einem von drei untersuchten Beständen hatte ein Baum allein eine Beteiligung von 27 %, während auf alle übrigen überhaupt an der Reproduktion beteiligten Bäume jeweils nur ≤ 8 % entfielen. Dementsprechend war die Fitness dieser Bäume sehr unterschiedlich (vgl. Abb. 12-11). Etwas ausgewogener war die Beteiligung der Bäume im zweiten Bestand, wo die überhaupt beteiligten Bäume zwischen 1 und 20 % beisteuerten bzw. im dritten, wo ihre Anteile zwischen 1 und 15 % variierten. Die effektiven Populationsumfänge dürften damit auch hier weit geringer sein

als die Zensusanzahl der Bäume im reproduktionsfähigen Alter.

Bemühungen um die Wiederausbreitung der Weißtanne erscheinen vor allem dort gerechtfertigt, wo ihre Restvorkommen nach dem Ergebnis genetischer Untersuchungen autochthon sind. Verschiedene Konsequenzen wurden genannt (Braun und Llamas Gómez 1994, Henkel 1995): In hinreichend großen autochthonen Vorkommen empfehlen sich die Einleitung und Förderung der Naturverjüngung. In Beständen, die unter Schutz gestellt wurden, besteht die Gefahr, dass die Weißtanne ausgedunkelt wird (vgl. Beispiel 12-9). Das Studium der Naturverjüngung hat bereits Auskunft darüber erbracht, dass kleinere Vorkommen für dieses Verjüngungsverfahren eher nicht in Frage kommen. Der Hohlkornanteil in den Samen der Restvorkommen ist enorm hoch; in Aussaaten traten viele Albinkeimlinge auf (Braun und Llamas Gómez 1994). Nach Untersuchungen von Langner (1953) an Fichte lässt diese Merkmalsausprägung auf die Homozygotie eines Genlocus mit einem Defektallel schließen. Die in besonders kleinen Beständen ankommende Naturverjüngung soll durch Wildlinge aus anderen Beständen mit nichtverwandten Individuen angereichert werden – wenn in der Naturverjüngung die Fixierungskoeffizienten nicht sehr groß sind.

Die Restvorkommen der Weißtanne sind nicht nur in gewissem Umfang mit allochthonen Beständen durchmischt; sie sind überdies von geringer Dichte und stark fragmentiert. Leonhardt (1993) berichtete von Sachsen, dass schon das gruppenweise Auftreten von Weißtannen die Ausnahme darstellt, und dass es sich bei den Weißtannen oft um Einzelbäume in Fichtenreinbeständen handelt. Unter vereinzelt Reliktbäumen hat sich stellenweise Naturverjüngung angesiedelt. Im Gegensatz zu dem auch von der diözischen Eibe (s. Beispiel 12-9) her bekannten Phänomen sind solche Nachkommen der monözischen und in einem gewissen Grade selbstfertilen Weißtanne nicht nur untereinander eng verwandt, sondern sie dürften als Selbstungsvollgeschwister nur Allele ihres Samenelters tragen und stark ingezüchtet sein (Anonymus 1995). Hier und da anzutreffende Naturschutzmaßnahmen in Form von Zäunung schützten also Nachkommen aus Selbstbefruchtung in unmittelbarer Nachbarschaft und wären daher unzweckmäßig bis kontraproduktiv. Bereits Leonhardt (1993) hatte vorgeschlagen, Nachkommenschaften isolierter Einzelbäume und Kleinstvorkommen allenfalls zu mischen. Braun und Llamas Gómez (1994) schlugen darüber hinaus vor, die Verjüngung isolierter Weißtannen nicht am Ort zu belassen, sondern sie zusammen mit Nachkommen anderer Weißtannen andernorts zu pflanzen.

Unterstützt werden kann die Wiedereinbringung der Weißtanne durch Saatgut aus größeren autochthonen einheimischen Beständen oder solchen der ostbayerischen Mittelgebirge, welche auf ihrer Rückwanderung die Alpen ebenfalls in östlicher Richtung umgangen haben; in Thüringen wären dies die angrenzenden ostbayerischen Mittelgebirge (Henkel 1995), in Sachsen solche in Tschechien, der Slowakei und Südpolens. Hierzu gehört die Entwicklung von Verfahren zu etwas längerfristiger Lagerung des unter normalen Umständen kurzlebigen Saatgutes (s.

Tab. 8-1). Gegen die Mischung des Saatgutes aus verschiedenen Beständen spricht nach Hosius (1996) nichts; auch bei geringer Differenzierung der Bestände sind hiervon nur Zuwächse an Heterozygotie zu erwarten.

Vermehrungsgut aus autochthonen Vorkommen in deren Umgebung in Naturschutzgebiete einzubringen, verbietet wohl die Naturschutzgesetzgebung. Die Zulassung wenigstens einmaliger Samenernte in autochthonen Beständen tannenreicher Naturschutzgebiete ist in Erwägung zu ziehen, falls dies mit den geltenden Bestimmungen in Einklang zu bringen ist.

Die Anlage größerer Samenplantagen mit vielen Klonen aus mehreren autochthonen Beständen (Hosius *et al.* 2000) gestattet die Zusammenführung verstreuter kleiner Populationen und Einzelbäume. Aufgrund einer genetischen Inventur an 50 Plusbäumen aus 26 autochthonen Beständen wurden 130 Bäume in eine Klonplantage aufgenommen. Als Referenz diente dabei die Inventur an Enzymloci einer größeren Stichprobe von insgesamt 1.200 Bäumen aus diesen Beständen. Die Auswahl stützte sich auch auf den Heterozygotiegrad. Man darf erwarten, dass die getroffenen Maßnahmen zur Wiederausbreitung einmal zu variablen Beständen führen werden. Pflopflinge der Weißtanne liefern indessen erst nach Jahren nennenswerte Mengen von Saatgut.

Angesichts der Schwierigkeiten der Reproduktion in den Restbeständen dient bei Knappheit von Saatgut neben dem Aufbau von Erhaltungssamenplantagen der Erhöhung des Weißtannenanteils auch ein von Braumüller *et al.* (2001) entwickeltes Verfahren der vegetativen Vermehrung von Samen. Dabei wird in frühen Embryonalstadien die Weiterentwicklung zunächst hormonell blockiert und sodann Zellteilung stimuliert, worauf sich Polyembryonie entwickelt. Diese somatischen Embryonen gleichen genetisch den zygotischen Embryonen, aus denen sie einmal entstanden sind. Das Gelingen der Vermehrung nach dieser biotechnologischen Methode hängt offensichtlich auch vom Genotyp der in Kultur genommenen Embryonen ab, ist bei genügend großer Anzahl so erzeugter Jungpflanzen aber zur Unterstützung des Aufbaus variabler Produktionsbestände geeignet. Voraussetzung hierfür ist die Verwendung vieler dieser Klone mit sehr verschiedener Abstammung sowie die Begrenzung der Anzahl der von jeweils einem Samen hergestellten Regeneratpflanzen.

Empfehlungen von Braun und Llamas Gómez (1994) für die Forschung beinhalten zunächst wiederholtes genetisches Monitoring der Naturverjüngung. Beinahe von selbst versteht sich heute die Erhöhung der Anzahl hierfür verfügbarer genetischer Marker. Die versuchsmäßige Prüfung von Absaaten einzelner Bäume erlaubte die Beurteilung von deren Wachstum in Abhängigkeit von der Größe der Vorkommen. Interesse verdiente auch die Erprobung der sehr aufwendigen künstlichen Bestäubung isolierter Vorkommen.

Wie im Falle der Eibe werden Maßnahmen erst in langen Zeiträumen wirksam – ein Grund, die Generhaltung zu beschleunigen. ♦

12.7 Gehölze in der freien Landschaft

Der Bau von Siedlungen und Verkehrswegen ließ natürliche Gehölzpopulationen in großem Umfang verschwinden. Vom Verlust ihres Habitats sind nicht nur die natürlichen Populationen der Gehölzarten bedroht, die in Flussauen vorkommen. Die Reste sollen der Nachwelt erhalten bleiben, sind aber durch Kunstanbauten in ihrer Integrität bedroht. Es besteht die Besorgnis, dass durch Polleneintrag aus diesen Kunstanbauten so etwas wie Kontamination oder gar Florenverfälschung eintritt.

Am Beispiel der Kornelkirsche (*Cornus mas* L.), eines aus dem Süden Europas stammenden Großstrauchs mit aromatischer Frucht und sehr langer Kulturgeschichte, wiesen Müller und Wissemann (2007) auch in einer begrenzten Region ausgeprägte morphologische und genetische Differenzierung kleiner Populationen nach. Zwei natürliche Vorkommen stellten sich als genetisch variabel heraus; sie waren vermutlich reproduktiv nicht isoliert, wiesen aber deutlich verschiedene und räumlich strukturierte genetische Strukturen auf. Ein städtisches Vorkommen mit einer merklich anderen genetischen Struktur war offensichtlich aus unterschiedlichen, teilweise nahegelegenen, Saatgutquellen entstanden. Die Autoren wiesen darauf hin, dass der Schutz solcher Populationen nicht nur an einzelnen Standorten, sondern in großer Breite notwendig ist. *Mutatis mutandis* gilt dies für viele Straucharten, deren Saatgut derzeit stark nachgefragt wird. Die Beachtung der Grundsätze des Schutzes genetischer Ressourcen wird starke Einschränkungen der genetischen Variation vermeiden lassen.

Die Einteilung des Landes in Herkunftsgebiete (s. Kapitel 14.3.1) hat zwar nicht notwendig eine unmittelbar genetische Bedeutung, bewirkt aber im Zusammenhang mit der Pflicht zur Deklaration des Ernteorts von Vermehrungsgut auch für das von Waldbäumen eine gewisse Regelung des groß gewordenen europäischen Marktes, insbesondere die Eindämmung sehr weiter Verfrachtung von Populationen (vgl. Kapitel 14.3.1).

Verschiedentlich wurde die Ausdehnung von Maßnahmen der Erhaltung forstgenetischer Ressourcen auf alle Holzpflanzen propagiert. Die Motivation für diese Idee erwuchs aus der Praxis der Saatgutbeschaffung für Gehölzpflanzungen, bei welcher – wie noch zu Zeiten der forstlichen Klassiker auch bei Waldbäumen (Hattemer und Müller-Starck 1988a) – billiges Vermehrungsgut eben den Vorzug genoss. Rumpf (2004) führt an, dass künstlich begründete Gehölzpopulationen mittlerweile große Ausdehnung angenommen haben, und dass das verwendete Vermehrungsgut fast ausschließlich aus geographisch weit entfernten Klimaregionen (v.a. aus Süd- und Südosteuropa) stammt. Dabei erhebt sich die Frage, wie dies grundsätzlich und angesichts der Art künftiger Klimaverhältnisse zu bewerten ist. Darüber hinaus wurde befürchtet, dass der von allochthonen Gehölzpflanzungen trotz mangelnder Angepasstheit produzierte Pollen in autochthone Vorkommen eingetragen und dort effektiv wird (Konnert und Haverkamp 2016). Ver-

schiedentlich wurden Samenplantagen angelegt und wiederholt beerntet; ihre große Samenproduktion hat das Vermehrungsgut für ausgedehnte Pflanzungen geliefert.

In den Beispielen 12-13 bis 12-15 referierte Ergebnisse von Studien über drei in der Landschaft auftretende Straucharten bestätigten die Notwendigkeit eingehender Untersuchungen über die Einflüsse des Menschen auf deren Reproduktionssysteme sowie die Praxis der Samengewinnung auf die genetische Qualität von Vermehrungsgut. Die betreffenden Arten gehören ohnehin zu Pflanzenfamilien, welche auch Baumarten umfassen. Hierzulande gilt dies für die Rosaceen und die Betulaceen; die Cornaceen enthalten in den Tropen beheimatete Baumarten.

Hecken stellen Populationen mit sehr langgezogener Umrissform dar. Dies führt wie in den Wegrandpflanzungen mit Feldahorn (vgl. Beispiel 12-16) besonders bei kurzen Transportentfernungen des Pollens zu geringen effektiven Nachbarschaftsgrößen und lässt deutlichere Differenzierung des von einzelnen Individuen geernteten Saatgutes erwarten.

Beispiel 12-13. Landschaftsgehölze: Roter Hartriegel. Experimentelle Untersuchungen von Leinemann *et al.* (2002) mittels Inventuren von Enzymgenloci an Rotem Hartriegel (*Cornus sanguinea* L.) hatten die Variation innerhalb einiger Vorkommen, deren Reproduktionssystem bzw. deren genetische Differenzierung zum Gegenstand. Bei dieser Art ließen sich die Zymogramme zwar genetisch nicht interpretieren, stellen aber trotzdem ein genetisches Merkmal dar. Bei dieser Strauchart mit ausgeprägter Befähigung zu vegetativer Reproduktion ergaben gerade Knospenproben benachbarter Sträucher oft das gleiche Zymogramm; sie sind damit sehr wahrscheinlich vegetativen Ursprungs. Nicht nur dieser Umstand, sondern auch der räumliche Zusammenhang deutet auf eine starke Beteiligung an der Reproduktion durch Wurzelbrut hin. Inzwischen haben Wadl *et al.* (2013) sechzehn hochvariable nukleare Mikrosatelliten identifiziert, mit deren Hilfe diese Strauchart der genetischen Untersuchung zugeführt werden kann. ♦

Beispiel 12-14. Landschaftsgehölze: Schlehe. Die Schlehe (*Prunus spinosa* L.) kommt mit Ausnahme höherer Lagen und der nördlichen Teile des Kontinents in ganz Europa natürlich vor. Dieser in der freien Landschaft durch seine ausgedehnten Hecken wohl auffallendste Strauch spielt im Naturschutz eine wichtige Rolle: Er bietet Bruträume, Schutz und Nahrung für Vögel und ist durch die reichliche Reproduktion durch Wurzelbrut gut für die Befestigung von Rohböden geeignet. Das reproduktive Alter beginnt früh.

Vier von Leinemann *et al.* (2002) an sechs Enzymgenloci untersuchte deutsche Vorkommen (in Unterfranken und Niedersachsen) waren untereinander genetisch deutlich differenziert. Bei diesem Teil der Untersuchungen fiel im Rahmen einer Gruppierungsanalyse auch auf, dass sich die genetische Struktur einer vermutlich gepflanzten unterfränkischen Hecke und die eines Postens Saatgut aus Ungarn

sehr ähnelten; Saatgutimporte erfolgen derzeit besonders aus jenem Land. Eimert *et al.* (2012) verglichen Samen verschiedener deutscher Vorkommen an RAPDs und fanden sie zwar signifikant, aber nur gering differenziert, so dass sie die Frage nach der Begründung für die Ausscheidung von Herkunftsgebieten (s. Kapitel 14.3.1) aufwarfen. Aus Ungarn bezogenes Saatgut ließ sich von deutschem nicht unterscheiden. Untersuchungen dieser Art haben die Schätzung genetischer Strukturen dieser autotetraploiden Art zur Voraussetzung; diese Möglichkeit besteht in der Verwendung von Alloenzymen (Leinemann 2000).

Räumliche genetische Strukturen in Schlehenhecken haben nach Leinemann *et al.* (2010c) mehrere Ursachen. Solche Hecken entstehen zunächst entweder aus natürlicher Ansamung oder sie werden mit wenigen angezogenen Pflanzen begründet. In diesem Stadium ist die Population zunächst von geringem Umfang und räumlich kaum strukturiert. Alsbald setzen sowohl Ansamung sowie – bei anderen holzigen Rosaceen auch – vegetative Reproduktion ein; namentlich letztere führt zu ausgeprägten räumlich-genetischen Strukturen (Leinemann *et al.* 2002), wenn kompakte Ausbreitung der Wurzelbrut nur geringe bis mittlere Abstände zwischen klongleichen Individuen übrig lässt.

In drei Schlehenhecken wurden Sträucher in zwei bis drei Metern Abstand an sieben Enzymgenloci bzw. zwei Mikrosatelliten inventiert. Traten zwei oder gar mehrere Sträucher mit gleichem Multilocus-Genotyp auf, wurden sie dem gleichen Klon zugeordnet. Es ergaben sich hohe Anteile von ≥ 90 % Sträuchern aus vegetativer Reproduktion. Bei Hinzunahme der Mikrosatelliten zu den Daten über Alloenzyme sank in einer der Hecken die Schätzung, betrug aber immer noch 71 %. Unmittelbar benachbarte Sträucher hatten in sehr vielen Fällen den gleichen Genotyp; aber auch genotypisch gleiche Sträucher in größerer Entfernung wurden als klongleich betrachtet. Die durchschnittliche Ausdehnung eines Klons wurde in den drei Vorkommen auf 12 m, 27 m bzw. 30 m geschätzt.

Die Analyse der genotypischen Variation erfolgte durch die Schätzung des von Dorken und Eckert (2001) übernommenen Parameters $R = (G-1)/(N-1)$ für die ‚genotypic richness‘ einer Population (vgl. Kapitel 1.3.2). Besteht die Population aus nur einem Klon, beträgt die Anzahl der Genotypen $G = 1$; folglich nimmt in einer Stichprobe vom Umfang N der Parameter R in diesem Falle den Wert null an. Weisen alle Individuen verschiedene Genotypen auf, wird $G = N$ und $R = 1$. Dies ist ein Hinweis auf ausschließliche generative Reproduktion.

Vergleichsuntersuchungen an drei Saatgutproben ergaben im Durchschnitt mit $R = 0,78$ weit höhere Werte von R als die Hecken. Werte von R geringfügig unter eins beruhen wohl zu einem gewissen Teil auf der begrifflicherweise nicht vollständigen Effizienz der verwendeten Genmarker zur Unterscheidung von Multilocus-Genotypen der Samen.

Die Verwendung des gleichen Satzes von Markergenloci ermöglichte nunmehr die Anstellung von Vergleichen zwischen Populationen. Unter 16 norddeutschen Populationen variierte R zwischen 0,12 und 0,56 und betrug im Durchschnitt 0,31.

Natürliche Vorkommen mit einem Wert in dieser Größenordnung betrachteten die Autoren genetisch als angemessen variabel, so dass sie als Saatgutquelle in Frage kommen. Auch die Ausweisung von Populationen als Genressourcen könnte sich an diesem Rahmen orientieren. An einem Wert von $R = 1$ ließe sich eine Population mit großer Sicherheit als Anpflanzung erkennen; dies spräche für deren geringe Naturnähe.

Durch die massive Beerntung älterer Hecken mit einem gewissen Anteil von Wurzelbrut wird die effektive Populationsgröße und damit die genetische Variation in Saatgut vermutlich vermindert; dagegen wurde in Saatgut einer Samenplantage (also einer künstlichen Population) mit $R = 0,90$ der größte Wert gemessen. Samenplantagen werden – wie erwähnt – zunächst mit wenigen Sämlingen begründet; durch deren Wurzelbrut schließt sich diese Anpflanzung bei entsprechendem Schnitt alsbald zu einer ertragreichen Saatgutquelle. Für die genetische Qualität des Vermehrungsgutes entscheidend sind sowohl die Anzahl und die genetische Struktur der anfänglich gepflanzten Sträucher. Über die Möglichkeit der Selbstbefruchtung und deren Folgen ist nichts bekannt. Unter dem Aspekt der Generhaltung wird Saatgut aus bereits bestehenden Samenplantagen jedoch als weniger gut geeignet angesehen, da der Ursprung der Populationen im Allgemeinen unbekannt ist. ♦

Begleitende genetische Forschung kann dazu beitragen, die in hiesigen Vorkommen enthaltene genetische Variation für die Erhaltung dieser Gehölze in geeigneter Weise nutzbar zu machen. Das Verfahren der Samenernte sollte den in anderem Zusammenhang erläuterten Grundsätzen folgen (vgl. Leinemann *et al.* 2010a, Leinemann 2012).

Am nachfolgenden Beispiel der Hasel wird unter einem anderen genetischen Aspekt die Problematik der Herkunftsgebiete etwas erläutert.

Beispiel 12-15. Landschaftsgehölze: Hasel. Die Gemeine Hasel (*Corylus avellana* L.) ist über weite Teile Europas und Kleinasiens verbreitet und kommt hier auf den verschiedensten Standorten vor. In Deutschland ist sie vor allem in Feldgehölzen und im Nieder- und Mittelwald anzutreffen. In einer ersten genetischen Arbeit über die Differenzierung von Populationen der Hasel untersuchten Palmé und Vendramin (2002) die Differenzierung 26 europäischer Populationen mit zwei cpDNA-Markern. Die Variation war insgesamt gering und ganz überwiegend auf die vermuteten Refugialgebiete in Italien und auf der Balkanhalbinsel konzentriert, während in West- und Mitteleuropa nur wenige Varianten auftraten.

Persson *et al.* (2004) fanden die Schlussfolgerungen der vorgenannten Autoren hinsichtlich der nacheiszeitlichen Wiederausbreitung aus mehreren südeuropäischen Refugien bestätigt. Untersuchung von 13 variablen Enzymgenorten in 40 Populationen entlang eines südlich/nördlichen Transekts ergab eine mit dem Breitengrad (von 45° bis 63° n. Br.) abnehmende Variation innerhalb der (mit $F_{ST} =$

0,08 mäßig differenzierten) Populationen. Offenbar erfolgte die Rückwanderung nicht durch effiziente Fernverbreitung, sondern schrittweise. Im Süden Skandinaviens war eine Tendenz zu höherer Variation in mehr zentralen als in marginalen kleineren und fragmentierten Populationen nachweisbar. Nach den Ergebnissen dieser Autoren reproduzierte die Hasel teilweise (zu etwa 5 %) vegetativ durch Ableger, was zu heterogenen Anordnungsmustern der Genotypen im Gelände führte: Gelegentlich waren deutlich getrennte Gruppen von Sträuchern genetisch einheitlich; andererseits wurden auch genetisch heterogene Gruppen eng benachbarter Sträucher angetroffen. In schwedischen Populationen traten geringere Anzahlen von Klonen mit mehr Heterozygotie auf (vgl. die Beispiele 12-5 und 12-8). Auch bei der Hasel mit ihrem System der Inkompatibilität stellte sich die – allerdings nur gelegentlich und sehr begrenzte – Möglichkeit der Selbstbefruchtung heraus (vgl. Kapitel 1.3.3).

Als einer der weltweit wichtigsten Nusslieferanten wurde die Hasel seit langem (etwa gleichzeitig mit dem Getreideanbau) künstlich angebaut und domestiziert. Boccacci und Botta (2009) stellten bei Untersuchung von cpDNA-Mikrosatelliten an 75 Kultursorten aus Spanien, Italien, der Türkei und Iran fest, dass die Sorten aus dem Osten variabler waren als die aus dem Westen, was aber nicht in Zusammenhang mit der – gut dokumentierten – antiken Praxis der Kultivierung stand. Eine Studie von Martins *et al.* (2013) über die Verteilung nuklearer ISSR- und AFLP-Marker erbrachte die klare Differenzierung portugiesischer Wildsträucher, portugiesischer Landrassen sowie Kultursorten aus ganz Europa und den USA. Letztere Gruppe unterschied sich deutlicher von den beiden vorigen, welche ähnlichen Ursprungs in einem Gebiet geringer Ausdehnung waren; aufgrund ihrer heterogenen Entstehungsgeschichte waren die Kultursorten auch untereinander stärker genetisch differenziert. Ergebnisse dieser Art regen Reflexionen über die gegenwärtig umfangreiche Beschaffung von Saatgut an.

Leinemann *et al.* (2013) untersuchten die genetische Differenzierung 18 (größtenteils nord-)deutscher Populationen sowie Samen einer italienischen und einer ungarischen Population der Hasel zum Vergleich. Über die Beprobung von Populationen in fünf deutschen Regionen entschieden deren Alter und Größe, Wuchsorteigenschaften und die örtliche Pflanzengesellschaft; diese Eigenschaften von Vorkommen wurden als Hinweise auf Autochthonie gewertet, wenn menschlicher Einfluss weitgehend auszuschließen war. Ergebnisse stützten sich auf Marker wie elf polymorphe Enzymgenloci, AFLP (181 Fragmente) sowie neun cpDNA-Mikrosatelliten. Die genetische Variation innerhalb der Populationen war gering. Von den drei entdeckten Haplotypen kamen zwei in der italienischen Population vor, während in allen deutschen und in der ungarischen Population ausnahmslos der dritte vorkam.

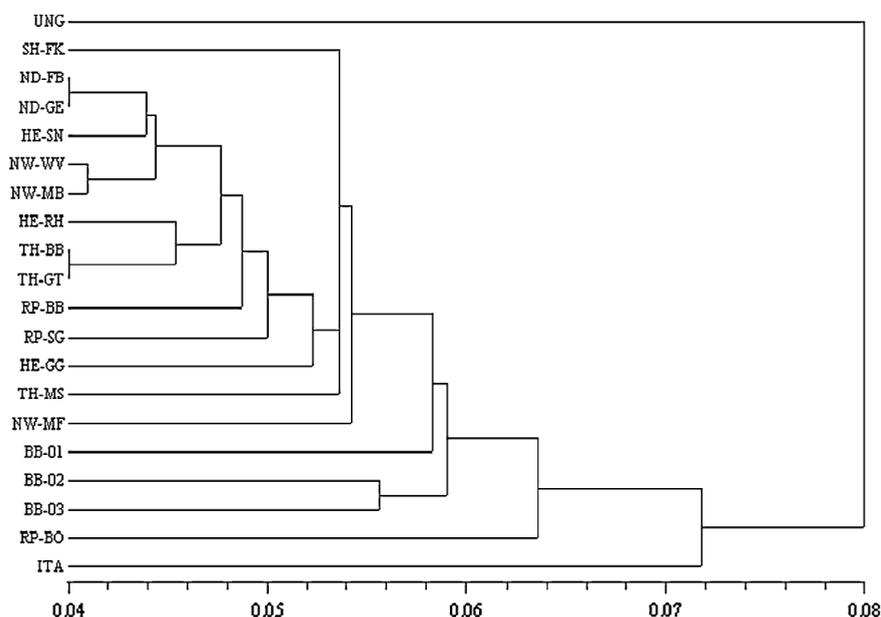


Abb. 12-12. Gruppierungsanalyse der AFLP-Strukturen 18 deutscher Vorkommen sowie einer ungarischen (UNG) und einer italienischen (ITA) Population der Hasel (aus Leinemann et al. 2013).

An den kernkodierte Markern bestanden unter den deutschen Populationen mit der räumlichen Entfernung zunehmende genetische Abstände. Je nach den gewählten Distanzklassen wiesen weniger weit voneinander entfernte Populationen größere Ähnlichkeit auf. In einer Gruppierungsanalyse (s. Abb. 12-12) der kernkodierte AFLP-Marker (diese zeigten hier wie in vergleichbaren Fällen die stärkste Differenzierung der Populationen) unterschieden sich die italienische und die ungarische Population untereinander und von allen anderen besonders deutlich. Man beachte die weitgehende Ähnlichkeit je zweier niedersächsischer bzw. thüringischer Populationen. Aber auch zwischen den deutschen Populationen war signifikante und deutliche Differenzierung zu beobachten, die nur teilweise die größere Ähnlichkeit von Populationen der gleichen Region anzeigte. Man vgl. in Abb. 12-12 zwei sehr ähnliche und eine davon abweichende nordrhein-westfälische (NW) und zwei deutlich verschiedene rheinland-pfälzische (RP) Populationen (von welchen eine dritte wiederum stark abweicht). Auch die drei brandenburgischen (BB) Populationen unterschieden sich auf relativ hohem Niveau. Es ist in Betracht zu ziehen, dass die Populationen in Rheinland-Pfalz und Brandenburg trotz starker Argumente für ihre Autochthonie in Wirklichkeit nicht autochthon waren. Informationen über eine Verfrachtung liegen jedoch nicht vor.

Ansichts des bei der Stichprobennahme auf Autochthonie gelegten Gewichts wurde das Ergebnis der geographisch-genetischen Gruppierungsanalyse der Populationen (Abb. 12-12) mit der von Manni *et al.* (2004) beschriebenen Methode untersucht, welche zulässt, Brüche im geographisch-genetischen Variationsmuster zu erkennen und zu interpretieren. Die unterschiedlich dicken Grenzlinien in Abb. 12-13 zeigen die Sonderstellung der beiden südlichen Populationen, ihre markante genetische Differenzierung untereinander sowie die von den deutschen Populationen. Im Übrigen zeigen sich die deutliche Differenzierung einer (RP-BO) der drei rheinland-pfälzischen Populationen, der einen thüringischen (TH-MS) von den beiden anderen Populationen dieses Bundeslandes sowie den Komplex dreier vom Rest abweichender, untereinander deutlich differenzierter brandenburgischer (BB) Populationen. Weitere Bruchlinien sind schwächer ausgeprägt.

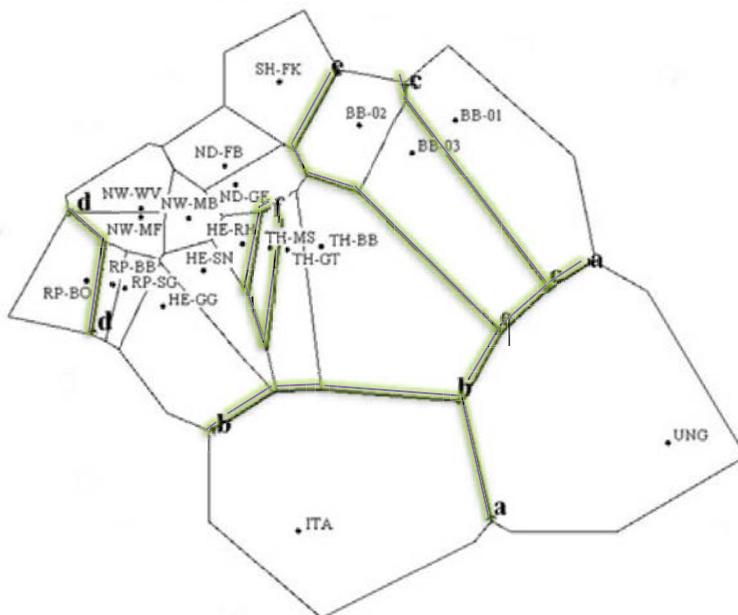


Abb. 12-13. Darstellung des geographisch-genetischen Differenzierungsmusters 20 untersuchter Hasel-Populationen in seinem räumlichen Bezug (nach Leinemann *et al.* 2013).

Aus der Verbreitung sowohl nuklearer wie extranuklearer genetischer Varianten ließen sich Hinweise auf lohnende Ansätze zur Generhaltung der Art insgesamt ableiten. Bei einer Strauchart wie der Hasel ist daran zu denken, ob für Zwecke der Erfassung genetischer Ressourcen nicht vielleicht Vorkommen in historisch alten Wäldern mit Vorrang herangezogen werden können (Wulf 2003; vgl. Leine-

mann *et al.* 2013); je nach der Geschichte der Region könnten solche Vorkommen in besonderer Weise eine Chance für Autochthonie bieten.

Früher wurde einmal die Befürchtung geäußert, dass die Verwendung von Haselnüssen, die in Schokoladefabriken wegen zu geringer Größe verworfen wurden, bei Aussaat einen dysgenischen Effekt auf die daraus entstehenden Anbauten haben könnte. Selbst wenn Vermehrungsgut in nennenswerten Mengen so beschafft worden wäre, so hätte die Auslese auf geringe Größe der Nuss aber sicher kaum einen Effekt auf das Wachstum der Sträucher gehabt. ♦

Das nachfolgende Beispiel 12-16 behandelt die genetische Variation der Samen einer überwiegend außerhalb des Waldes vorkommenden Baumart; und zwar sind die Vorkommen des Feldahorns vom Menschen besonders stark geprägt.

Beispiel 12-16. Samen zweier Alleen von Feldahorn. Der Feldahorn oder Maßholder (*Acer campestre* L.) ist für Laubholzmischwälder Mittel- und Südeuropas charakteristisch. In Deutschland tritt er bestandsbildend allerdings kaum mehr auf; heutige Vorkommen sind vor allem an Waldrändern und in Feldgehölzen zu suchen. Sie sind in der Regel klein; oft stellen sie nur eine Baumgruppe dar. Dabei hat diese Baumart durch ihre Pollen- und Nektarproduktion ökologische Bedeutung als Nahrungsquelle für Insekten im zeitigen Frühjahr. Durch ihre leuchtendgelbe Herbstfärbung trägt sie zur Bereicherung des Landschaftsbildes und zur optischen Auflockerung städtischer Siedlungsräume bei. Bendixen (2001) gab eine Übersicht über verschiedene Verwendungszwecke dieser Baumart, die in Baumschulen aus Samen gezogen und im Garten- und Landschaftsbau eingesetzt wird.

Alleebäume dieser Baumart entlang von Wander- und Radwegen stellen unter Umständen ein wichtiges Reservoir genetischer Varianten dar. Bendixen (2001) inventierte in zwei Alleen in der Umgebung von Göttingen (Forstbotanischer Garten und Gartetal, s. Abb. 12-14 und 12-15) sowohl die Altbäume als auch Samen zweier Erntejahre an zehn polymorphen Enzymgenloci. Die in den beiden Jahren geernteten Samen unterschieden sich in ihrer Gesamtheit nicht; in der Nachkommenschaft einzelner Bäume traten indessen bestimmte Genotypen mit ziemlich unterschiedlicher Häufigkeit auf.

Nicht nur waren die von einzelnen Bäumen geernteten Samen deutlich differenziert, sondern es gab in diesen (gepflanzten) Alleen räumliche Unterschiede in der genetischen Variation ihrer Nachkommenschaft. Die Schätzungen von genetischer Diversität und Differenzierung der Nachkommenschaften sind in den beiden Abbildungen 12-14 und 12-15 in ihrem räumlichen Bezug dargestellt. In einzelnen Bereichen weisen die Nachkommenschaften ähnliche Parameter auf. Andererseits gibt es Beispiele für kontrastierende Eigenschaften der Nachkommenschaften unmittelbarer Nachbarbäume, wie besonders in Abb. 12-15 sichtbar wird. Die in Abb. 12-14 berücksichtigte gametische Diversität bringt die Diversität prononcierter zum Ausdruck als die genische, so dass sehr ausgeprägte Variation zutage tritt.

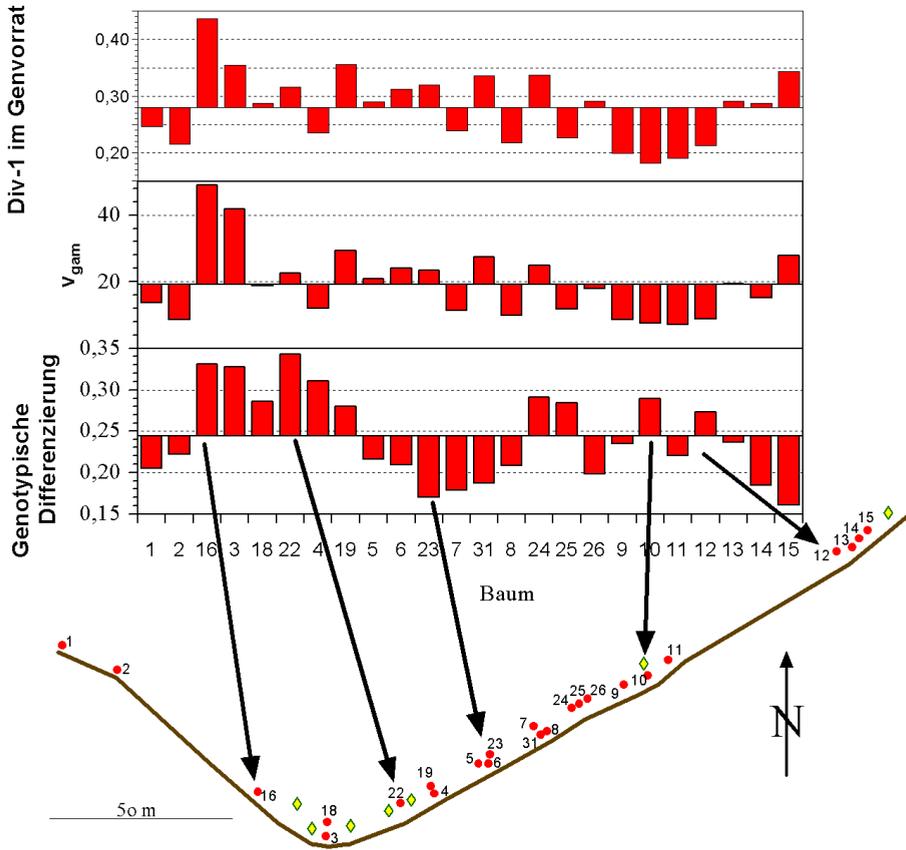


Abb. 12-14. Genetische Unterschiede an zehn Enzymgenloci der Samen, die von Feldobornen (*Acer campestre* L.) entlang eines Weges entlang des Forstbotanischen Gartens der Universität Göttingen geerntet wurden (nach Bendixen 2001 aus Hattemer und Ziehe 2004b). Diagramme: Oben: Genetische Diversität v , der Deutlichkeit halber ausgedrückt als $v-1$. Mitte: Gametische Diversität v_{gam} . Unten: Genotypische Differenzierung, gemittelt über die Genloci. Alle drei Parameter sind graphisch als Abweichung vom Mittelwert aller Nachkommenschaften ($v = 1,28$; $v_{gam} = 20$ bzw. $\delta = 0,25$) dargestellt.

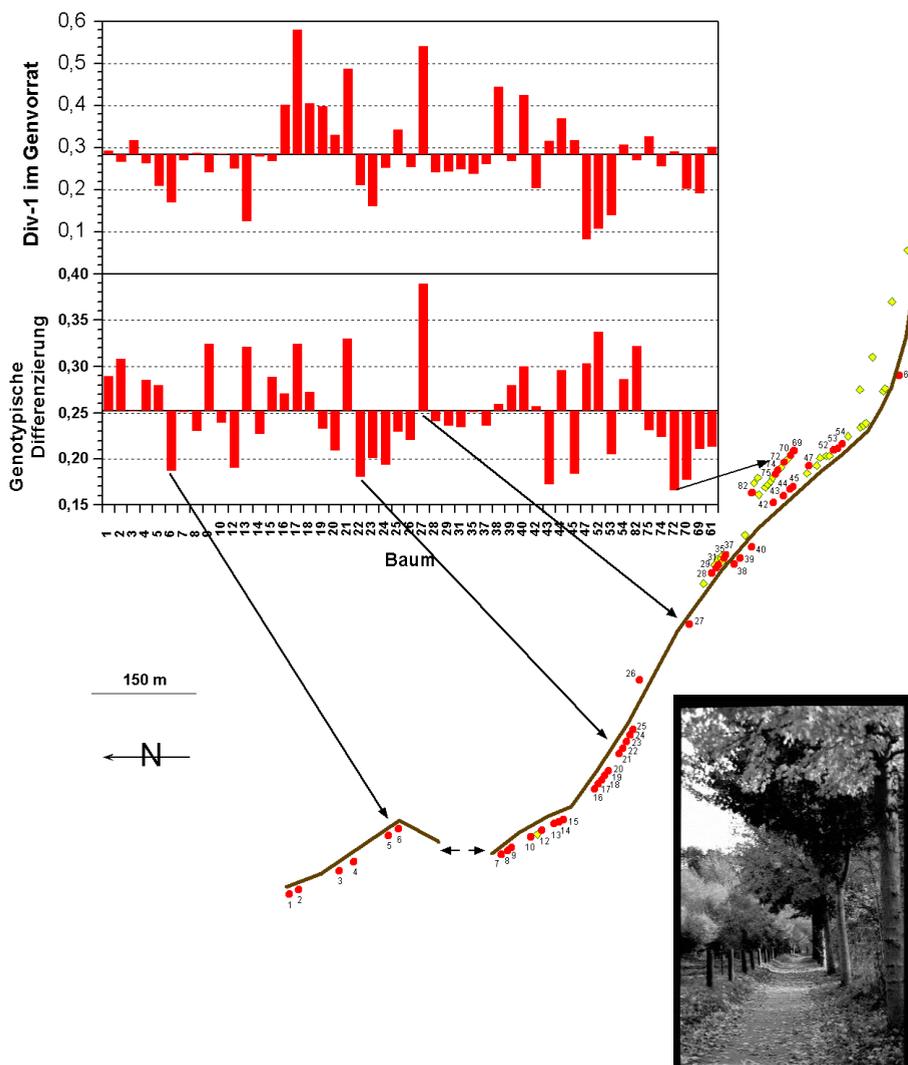


Abb. 12-15. Genetische Unterschiede an zehn Enzymgenloci der Samen, die von Feldahornen (*Acer campestre* L.) entlang des Weges durch das Gartetal zwischen Diemarden und Göttingen stammen. Der Abstand zwischen den Bäumen 6 und 7 beträgt etwa 240 m. Oben: Genetische Diversität v , der Deutlichkeit halber wieder ausgedrückt als $v-1$. Unten: Genotypische Differenzierung, gemittelt über die Genloci (nach Bendixen 2001 aus Hattmer und Ziehe 2004b). Beide Parameter sind graphisch als Abweichung vom Mittelwert aller Nachkommenschaften ($v = 1,29$ bzw. $\delta = 0,25$) dargestellt.

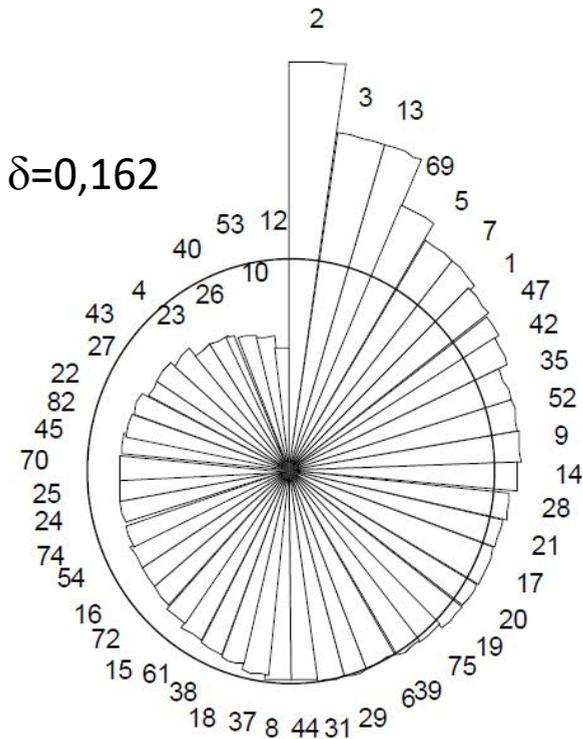


Abb. 12-16. Genetische Differenzierung der effektiven Pollenwolken der 49 Bäume (vgl. Abb. 12-15) der Population Gartetal (aus Bendixen 2001).

In der Allee entlang des Forstbotanischen Gartens (Abb. 12-14) haben die Nachkommen der beiden etwas isoliert stehenden Bäume 1 und 2 besonders geringe Diversität und sind auch schwächer von ihrem Komplement differenziert als die Nachkommen der nach Osten benachbarten Bäume. In der Allee Gartetal (Abb. 12-15) sind die Nachkommen des relativ frei stehenden Baums 27 sowohl besonders deutlich differenziert als auch mit viel Variation ausgestattet; dessen ebenfalls relativ frei stehender Nachbarbaum 28 hatte dagegen Nachkommen mit besonders geringer Diversität als auch Differenzierung. Vermutlich haben Träger seltener Allele genetisch besonders differenzierte Nachkommen mit höherem Heterozygotiegrad, so dass zur weiteren Erklärung der Abbildungen 12-14 und 12-15 die Genotypen der Sameltern herangezogen werden müssten. In unserem Zusammenhang genügt jedoch der Nachweis ausgeprägter Unterschiede zwischen Teilbereichen beider Alleen.

Die mittlere Entfernung zu den übernächsten usw. Nachbarbäumen ist in linearen Populationen wie diesen bereits relativ groß; daher wachsen auch in einem längeren Streckenabschnitt nur wenige Bäume und die Anzahl effektiver Nachbarn ist wohl relativ gering. Auf diese Besonderheit linearer Populationen machten bereits Rohmeder und Schönbach (1959, *loc. cit.* p.160) aufmerksam. Nach weitergehenden umfangreichen Ergebnissen Bendixens (2001) in den beiden hier untersuchten Alleen liegen in Anbetracht der teilweise erheblichen Abstände zwischen den Bäumen insofern besondere Verhältnisse vor, als die meisten effektiven Pollen nur 10 bis 20 m weit übertragen wurden und Paarung zwischen den übernächsten Nachbarbäumen bereits recht selten war. Dies führt zu geringen Anzahlen effektiver Polleneltern der Nachkommenschaften, was zur deutlichen Differenzierung der effektiven Pollenwolken und damit auch der Samen beitragen kann. Nach Abb. 12-16 wurden in der Population Gartetal die etwas isoliert stehenden Bäume 2 und 3 von stark differenzierten Pollenwolken befruchtet, doch wirkte sich das in diesem Einzelfall auf die Differenzierung ihrer Samen nicht aus; eine Erklärung müsste sich wieder auf die Allele dieser Bäume und ihrer Nachbarn stützen.

Nach den Untersuchungen von Bendixen (2001) dürfte zu der geringen Anzahl effektiver Polleneltern der Nachkommenschaften auch die komplexe Blühphänologie dieser Baumart beigetragen haben. Während der Blüte des Feldahorns durchläuft der einzelne Baum weibliche und männliche Phasen; nur solche Bäume aber können paaren, die sich in komplementären Phasen befinden. Der Feldahorn ist offensichtlich weitgehend selbstfertil, wie die nach verschiedenen Verfahren geschätzten Anteile von Selbstbefruchtung zwischen 0 und 79 % zeigten.

Der Pollen des Feldahorns wird vor allem durch Insekten (Hymenopteren und Dipteren), in geringem Umfang wohl auch durch den Wind, übertragen. In der Allee im Gartetal (Abb. 12-15) wurde mit einer gewissen Häufung im südöstlichen Teil entlang der ganzen Strecke Externpollen effektiv; unter 775 Samen betrug dessen Mindestanteil 11 %. ♦

In der Forstwirtschaft hierzulande stehen Alleen als Saatgutquelle nicht gerade hoch im Kurs – auch, wenn es sich wie im Falle des Feldahorns nicht um Waldbäume i.e.S. handelt. Diese ablehnende Einstellung ist berechtigt, wenn bei Begründung der Alleen nicht adäquate Methoden der Saatguternte und der Pflanzung zum Einsatz gekommen sind. In unserem Nachbarland Holland sind zu einem nicht unerheblichen Anteil Eichenalleen zur Saatgutgewinnung zugelassen (de Vries und Kranenborg 2002); diese Alleen sind jedoch meist mehrreihig.

Seltene Baumarten wie der Feldahorn kommen oft in kleinen *Beständen* vor; solche Vorkommen besäßen für die Samenernte nicht einfach deshalb Vorteile, weil sie Wald sind. Demgegenüber bieten genetisch genügend *variable Allelen* Vorteile, wenn nur genügend Bäume beerntet werden. Wie das Beispiel 12-16 des

Feldahorns gezeigt hat, ist mehr örtliche genetische Differenzierung der Samen zu beobachten, da die Samenernter je nur wenige effektive Nachbarn haben. Daher ist hier besonders anzuraten, von vielen Bäumen jeweils weniger Samen zu ernten, als den gesamten Bedarf durch die intensive Beerntung weniger Bäume zu decken. Geringere Kosten ziehen auch hier genetische Nachteile nach sich.

Auch wenn die Anzahl effektiver Pollenernter der von einem Baum geernteten Samen in linearen Populationen vermutlich geringer ist als in Populationen mit flächiger Ausdehnung, ist grundsätzlich denkbar, dass in Ermangelung größerer Vorkommen auch Alleen als Saatgutquellen dienen, sofern andere Indikatoren wie etwa die genetische Variation und Heterozygotie günstig zu beurteilen sind und viele Bäume beerntet wurden. Auf lange Sicht empfiehlt sich, mit der Nachkommenschaft vieler Bäume mehrerer Kleinvorkommen flächige Erhaltungsbestände (Kapitel 8.3) zu begründen. Es wäre wünschenswert, dass bei der Samenernte auch dieser Baumart mit ihrer genetischen Variation schonend umgegangen wird.

13. Forstgenetische Ressourcen in den niederen Breiten

13.1 Folgen starker menschlicher Einflussnahme

In Wäldern der niederen Breiten mit größerer Vielfalt der Baumflora sind die Populationen vieler, namentlich wirtschaftlich bedeutsamer, Baumarten durch den starken Bevölkerungsdruck nicht nur zerstückelt, sondern auch in ihrer Dichte reduziert oder bis an den Rand des Verschwindens zurückgedrängt.

Ihre genetischen Systeme umfassen die gleichen Elemente wie die Bäume der gemäßigten Breiten, doch sind sie teilweise sehr anders ausgeprägt (Finkeldey und Hattemer 2007). Viele dieser Baumarten mit ihren komplexen Reproduktionssystemen sind an artenreiche Waldgesellschaften angepasst. Die Degradierung ihrer Populationen durch die Holznutzung (Ratnam und Boyle 2000) sowie das Vordringen der Weidenutzung und anderer Formen der Landnutzung bringen starke Veränderungen in der Fauna der Pollinatoren und Samenverbreiter und daher unter Umständen besonders starke Eingriffe in ihre Reproduktionssysteme mit sich.

Für einige Arten wurde nachgewiesen, dass sich die in geringer Anzahl in einer Landschaft verbliebenen Bäume bei Fernhaltung des Weideviehs zwar reichlich verjüngen, dass der Kreis der Elternbäume dieser Verjüngung im Verhältnis dazu

aber sehr gering ist. Aldrich *et al.* (1998) sowie Aldrich und Hamrick (1998) fanden Belege hierfür am Beispiel der durch Vögel (Territorialverhalten!) bestäubten Clusiacee *Symphonia globulifera*, deren Samen durch Fledermäuse verbreitet werden. Diese Baumart hat ein großes Verbreitungsgebiet im tropischen Amerika und Westafrika. Degen *et al.* (2004) unternahmen an dieser Baumart eine Studie in einem Gebiet in Französisch-Guyana, in welchem Jahre vorher Nutzung stattgefunden hatte; in der immer noch sehr dichten Population war die Anzahl effektiver Nachbarn indessen gering, die Transportweite effektiven Pollens war überraschend gering.

Demgegenüber fanden White und Boshier (2000) bei der durch kleine, wenig spezialisierte Insekten bestäubten Meliacee *Swietenia humilis*, deren Samen durch den Wind verfrachtet werden, insofern andere Verhältnisse vor, als die effektiven Populationsgrößen durch die starke Zerstückelung des Habitats offenbar nicht so drastisch reduziert wurden. Eine Studie von André *et al.* (2008) ergab, dass eine brasilianische Population von *Swietenia macrophylla*, der am stärksten exploitierten neotropischen Baumart, nach einer Nutzung durch die drastische Reduktion der Größe auf 15 % und der Dichte der Population erheblich an genetischer Variation und Heterozygotie verloren hatte. Sich einstellende Verjüngung stammte von den örtlich verbliebenen Bäumen ab. Der durch die Nutzung verursachte Variationsverlust wurde aus anderen, ebenfalls intensiv genutzten Vorkommen in der Region nicht kompensiert. Dringend wurden genetisches Monitoring in den zur Nutzung anstehenden Wäldern und intensive Hiebsplanung empfohlen.

In artenreichen Wäldern sind schon die natürlichen Abstände zwischen den Individuen der gleichen Baumart im reproduktiven Alter verständlicherweise groß. Bei Reduzierung der Populationsdichte jener überwiegend zoophilen Baumarten durch die Holznutzung beginnen die Abstände zwischen Bäumen im reproduktiven Alter irgendwann die Reichweite der Futterflüge der Pollinatoren zu erreichen oder gar zu überschreiten. Dies induziert die Tendenz zu einem Überhang von Selbstbestäubung und – bei Selbstfertilität – auch von Inzucht in Form von Selbstbefruchtung. Schon unter ungestörten Verhältnissen besteht eine deutliche Abhängigkeit der Reproduktion von Pollinatoren, indem in Jahren geringerer Dichte der blühenden Bäume der Anteil der Selbstbefruchtung stark ansteigt. Murawski und Hamrick (1992) präsentierten hierfür an einer Bombacacee im mittelamerikanischen Feuchtwald ein besonders deutliches Beispiel. Sind die Bäume nicht selbstfertil, verringert sich das Ausmaß ihrer Samenproduktion. Fragmentierung ist daher als eine Station auf dem Wege zum Verschwinden des Waldes oder doch vieler Baumarten anzusehen (Finkeldey und Hattmer 2007, *loc. cit.* Kapitel 9).

Die Holznutzung in artenreichen tropischen Naturwäldern ist heute überwiegend selektiv und der auch in Mitteleuropa praktizierten Zielstärkennutzung vergleichbar, was mit dem Schlagwort ‚selective logging‘ belegt ist. Bei dieser Nutzungsform werden von den Baumarten hohen wirtschaftlichen Werts die Bäume

entnommen, deren Schäfte einen bestimmten Durchmesser übersteigen. Das bedeutet für die betreffenden Baumarten die Entnahme der meisten starken Bäume sowie Schäden am nicht nutzbaren Teil der Bestockung. Die Folgen *einmaliger* Zielstärkennutzung fanden Wickneswari *et al.* (2000) am Beispiel mehrerer Baumarten indessen vernachlässigbar gering. Falls die Dimensionen und Qualitätseigenschaften der Schäfte teilweise genetischer Kontrolle unterliegen, ist eine dysgenetische Auslese zu befürchten (Finkeldey und Hattemer 2007, *loc. cit.* Kapitel 10.2). Auch bei der großflächigen Nutzung sehr artenarmer borealer Wälder ist zu erwarten, dass die von wenigen als unbrauchbar stehengelassenen Bäumen ausgehende natürliche Verjüngung einen dysgenetischen Effekt zeitigt (Ledig 1992).

Die größte Gefahr für die Erhaltung der genetischen Ressourcen tropischer Wälder sehen Jennings *et al.* (2001) in der Beseitigung von Wald und weniger in der heute verbreiteten Form des ‚selective logging‘; bereits Bawa und Ashton (1991) hatten sich dieses Themas angenommen. Jennings *et al.* (2001) betrachteten mögliche Auswirkungen in Form genetischer Drift, dysgenetischer Auslese und Beeinträchtigung der Paarungssysteme von Baumpopulationen, kamen aber zu dem Schluss, dass die Holznutzung Schäden für die betreffenden Baumarten nicht nach sich ziehen muss, wenn die Hiebe gut geplant sind und wenn dabei nicht zu viele Bäume entnommen werden. Diese Autoren maßen überlegter waldbaulicher Planung mehr Bedeutung bei als Entwürfen von Zustandskriterien und Mindestgrößen von Populationen. Zwar ist damit dem durch die Beseitigung von Wald implizierten Verlust genetischer Variation nicht unbedingt beizukommen, doch hat diese Veröffentlichung einen Anstoß zu Untersuchungen über die Folgen der Nutzung artenreicher Tropenwälder gegeben. Gardner *et al.* (2009) wiesen auf die große Vielfalt menschlicher Einflussnahmen und ihrer Auswirkungen auf die Biodiversität hin und betonten den Bedarf an intensiver Planung künftiger tropischer Waldlandschaften.

13.2 Methodische Ansätze für Maßnahmen

Unter dem herrschenden starken Bevölkerungsdruck ist im Rahmen einer bewahrenden Nutzung die Inkulturnahme, d.i. die Domestikation, von Baumarten ein erfolversprechender Weg, um sie vor dem endgültigen Verschwinden zu bewahren (Hattemer und Melchior 1993, Schulzke 2001). Bei vielen Baumarten ist man zur Entwicklung von Methoden der vegetativen Vermehrung der verbliebenen Bäume und den Einsatz ihrer Klone übergegangen – schon deshalb, weil geringe Lagerungsfähigkeit des Saatgutes und komplexe Keimungsphysiologie die generative Vermehrung erschweren. Bei vielen Arten ist ein gewisser Grad von Regenerationsneigung aus Steckholz vorhanden, wie etwa Arbeiten an der westafrikanischen Malvacee *Triplochiton scleroxylon* zeigen (Jones 1976, Bowen *et al.* 1977, Last *et al.* 1984). Angesichts der unter den stark veränderten Umweltbedingungen

schwierigen generativen Reproduktion dieser Baumart erscheint vegetative Vermehrung als ein Weg, die entstandenen Probleme zu umgehen. Akinagbe (2008) berichtete dagegen von reichlicher Reproduktion dieser Pionierbaumart. Vorerst waren nur geringe Auswirkungen menschlicher Einflussnahme zu erkennen. Dieser Autor berichtete auch von der Abwesenheit räumlicher genetischer Strukturen sowohl in Restbeständen als auch in Anbauten von unterschiedlichem Status der Domestikation bei unterschiedlichen physischen Bestandsstrukturen. Aufgrund von Untersuchungen an der Sterculiacee *Mansonia altissima* fanden Akinagbe *et al.* (2010) im nigerianischen Naturwald jedoch deutlich ausgeprägte räumliche genetische Strukturen und hohe Variationsverluste unter dem Einfluss menschlicher Behandlung; Generhaltung halten diese Autoren nur in ungestörtem Urwald für möglich.

Bei anderen Baumarten wie solchen der ostasiatischen Gattung *Paulownia* sp. stellen sich nach der Fällung und der Rodung der Stubben reichlich Triebe aus den Wurzeln ein; der Übergang auf ausschließliche vegetative Vermehrung hat indessen die zu erwartenden Schäden zur Folge (Finkeldey 1992a; vgl. auch Kapitel 10.4.5).

Im Zuge der Domestikation trifft man fließende Übergänge zwischen der Erhaltung eigens ausgewählter Genressourcen und der Erzeugung vegetativen Vermehrungsgutes mäßig vieler Ausgangsbäume zur Begründung von Produktionsbeständen an. Bei akuter Gefahr des endgültigen Verlusts einer Baumart sehen viele Autoren in vegetativer Massenvermehrung eine wichtige Technik im Dienste der Generhaltung (Leakey und Newton 1994). Es kommt heute entscheidend darauf an, dabei auch weitergehende und längerfristige Belange der Generhaltung zu wahren und die Kenntnis vom Nutzen diesbezüglicher Maßnahmen zu verbreiten.

Melchior (2004) beschrieb Arbeiten zur Züchtung der Bombacacee *Bombacopsis quinata*, einer Baumart des venezolanischen Feuchtwalds. Im Zuge der Züchtung entstanden Versuchsanlagen, welche angesichts des Rückgangs der Baumart als effiziente Genressourcen *ex situ* zu betrachten sind. Ein Vorteil dieser Form von Materialsammlung wäre die Dokumentation von Abstammung und Verwandtschaften. Evans und Turnbull (2004) plädierten für den Kunstanbau einheimischer Baumarten in den Tropen und beschrieben wichtige Entscheidungsgrundlagen für deren Auswahl. So sehr die gegenüber natürlichen Wäldern sehr artenarmen Kunstwälder auch erhöhtem Infektionsdruck ausgesetzt sind – sie dürfen als genetische Ressourcen gelten, wenn die etwa im Rahmen dieser Schrift behandelten Vorkehrungen getroffen wurden. Das Prinzip der bewahrenden Nutzung besitzt nicht zu verkennende pragmatische Vorteile. Die Konzentration auf wenige Baumarten von derzeit hohem wirtschaftlichen Wert und vielseitiger Verwendbarkeit erfordert aber die Beachtung der eigentlichen Ziele und Methoden der Erhaltung forstgenetischer Ressourcen.

Ayele *et al.* (2011) schlugen eine in Beispiel 13-1 skizzierte Art von Bemühungen um die Generhaltung einer ostafrikanischen Baumart vor.

Beispiel 13-1. Generhaltung von *Hagenia abyssinica*. Die Rosacee *Hagenia abyssinica* vereinigt einige Besonderheiten auf sich. Sie ist in Abweichung vom Rest ihrer Familie diözisch, weist dabei einen ausgeprägten Farbdimorphismus der Blüten auf und ist infolgedessen anemophil, wengleich Bienen von den weiblichen Bäumen Nektar und von den männlichen Bäumen Pollen sammeln. Ihre Samenverbreitung ist anders als bei den übrigen Rosaceen anemochor. Infolge starker Nutzung ist sie in Äthiopien mit einem Rest von etwa 7.000 Individuen (einschließlich weit verstreuter Einzelbäume) teilweise sehr ungleichen Alters heute selten und infolge spärlicher Reproduktion akut bedroht.

Nach dem Ergebnis einer Inventur von DNA-Haplotypen sind weit voneinander entfernte Restpopulationen genetisch sehr deutlich differenziert. Aus der Art dieser Variation ließ sich schließen, dass *H. abyssinica* nach der Eiszeit relativ spät von Süden her in ihr heutiges Habitat eingewandert ist und gemäß unterschiedlicher Abstammung in weiblicher Linie in zwei Rassen auftritt (Ayele *et al.* 2009).

Die Bewertung 22 natürlicher Populationen nach verschiedenen genetischen, morphologischen und demographischen Indikatoren wurde für verschiedene Zielsetzungen (Erhaltung *in situ*, Erhaltung *ex situ* bzw. Domestizierung und Züchtung) getrennt vorgenommen; sie stellt eine Grundlage für rationale Entscheidungen je nach Zielsetzung dar (Ayele *et al.* 2011). Indem die zahlreichen Indikatoren zu Kriterien zusammengeführt wurden und dabei eine Gewichtung erfuhren, ließ sich eine Rangfolge des Werts der Restpopulationen herstellen (vgl. Kapitel 6-2 und Beispiel 6-3; vgl. Klumpp und Dhar 2011). Damit besteht eine gewisse Gewähr für die Wirksamkeit der dringlichen Erhaltungsmaßnahmen.

Für Populationen hoher genetischer Variation, aber nur geringer natürlicher Verjüngung, wird die Anzucht von Sämlingen und deren Einbringung zur Kompletierung empfohlen.♦

Ekué (2009) entwarf die Planung eines Erhaltungsprogramms für eine westafrikanische Art, die Sapindacee *Blichia sapida*. Angesichts der sehr vielseitigen Verwendbarkeit nicht nur des Holzes, sondern auch der Früchte dieser Baumart stützt sich die Planung – neben genetischen Befunden (vgl. Ekué *et al.* 2011) – auf das Ergebnis einer Befragung verschiedener Ethnien der Landbevölkerung in Benin nach dem Wert dieser Produkte (Ekué *et al.* 2010).

Ist für die Erhaltung einer Zielbaumart die auch ihres Begleitartenspektrums erforderlich, gebührt der Erhaltung des betreffenden Ökosystems verstärkte Aufmerksamkeit. Dies bedeutet indessen erheblich größere Komplexität, zunächst einschneidende Nutzungsverzichte und nicht zuletzt höhere Kosten der Erhaltungsmaßnahme. Auf diesem Gebiet liegen große Aufgaben für den Biodiversitätsschutz, insbesondere die Erhaltung forstgenetischer Ressourcen, vor uns.

14. Forstgenetische Ressourcen in Rechtstexten

14.1 Gesetz zum Übereinkommen über die biologische Vielfalt

“... in Bekräftigung dessen, daß die Staaten für die Erhaltung ihrer biologischen Vielfalt verantwortlich sind und in Sorge darüber, daß die biologische Vielfalt durch bestimmte menschliche Tätigkeiten erheblich verringert wird, ... “

(ANONYMUS 1993a)

Das am 5. Juni 1992 auf dem Umweltgipfel in Rio de Janeiro (United Nations Conference on Environment and Development, abgekürzt UNCED) abgeschlossene Übereinkommen über die Biologische Vielfalt (engl. Convention on Biological Diversity, abgekürzt CBD, Anonymus 1993a) bezieht sich auf den umfassenden Schutz von Biodiversität ganz allgemein, die nachhaltige Nutzung ihrer Bestandteile und die gerechte Verteilung der Vorteile, die sich aus der Nutzung genetischer Ressourcen ergeben. Gleichzeitig entstand das Klimaabkommen (United Nations Frame Convention on Climate Change, abgek. UNFCCC), das die Bemühungen der ihm beigetretenen Staaten gegenüber dem Klimawechsel bündelt. Ziel des Abkommens ist die Stabilisierung der Konzentration von Treibhaus-

gasen innerhalb bestimmter Fristen. Diese sollen Ökosystemen die natürliche Anpassung ermöglichen, Gefahren von der Welternährung abwenden und nachhaltige Wirtschaft erlauben. Eine dritte Konvention gilt Maßnahmen der Verhütung von Trockenheit und Ausdehnung der Wüsten.

Mit CBD verfolgt man teilweise allgemein biologische Ziele; das Übereinkommen enthält aber auch Artikel, die speziell für die Erhaltung genetischer Ressourcen relevant sind. In einem Geleitwort heißt es „... *the Convention recognizes that biological diversity is about more than plants, animals and micro-organisms – it is about people* ...“. Das Übereinkommen wurde alsbald von sehr vielen Vertragsstaaten (einschließlich der Europäischen Union mittlerweile 193) ratifiziert. Es wurde ein Jahr später durch das Gesetz zu dem Übereinkommen vom 5. Juni 1992 (Anonymus 1993b) in verbindliches deutsches Recht übertragen.

Man kann die Konferenz in Rio de Janeiro, die unter dem Einfluss der zunehmenden Tropenwaldzerstörung (etwa ein Jahrzehnt nach dem ersten Auftreten des Tannensterbens in Mitteleuropa) zustande kam, als Beginn einer weltweiten Biodiversitätspolitik ansehen (Geburek 2001, DRZE 2008). Generhaltung wurde natürlich bereits früher konzipiert oder praktiziert.

Wir betrachten nur einige Teile des 42 Artikel umfassenden deutschen Gesetzes mit der gebotenen Kürze, aber auch einige Informationen zum Stande der Implementierung. Den Wortlaut der Artikel entnehme man dem Gesetz selbst. Inhalt und Anordnung der Artikel entsprechen denen der CBD.

Präambel

Als Begründung für den Abschluss des Übereinkommens wird der „Eigenwert der biologischen Vielfalt sowie des Wertes der biologischen Vielfalt und ihrer Bestandteile in ökologischer, genetischer, sozialer, wirtschaftlicher, wissenschaftlicher, erzieherischer, kultureller und ästhetischer Hinsicht sowie im Hinblick auf ihre Erholungsfunktion“ gegeben. Ein ethisches Motiv bleibt unerwähnt.

Unter den Begründungen wird auf die dringende Notwendigkeit hingewiesen, wissenschaftliche, technische und institutionelle Voraussetzungen für die Bereitstellung des Grundwissens zu schaffen, das für die Planung und Durchführung geeigneter Maßnahmen erforderlich ist. Das Fehlen einer völligen wissenschaftlichen Gewissheit über die Ursachen der erheblichen Verluste biologischer Vielfalt sollte nicht als Grund für das Aufschieben von Maßnahmen zur Vermeidung oder Verringerung herrschender Bedrohung dienen.

Art. 1 Ziele

Die besonderen Anliegen des Übereinkommens sind die Erhaltung der biologischen Vielfalt, die nachhaltige Nutzung ihrer Bestandteile und die ausgewogene und gerechte Aufteilung der daraus erwachsenden Vorteile, insbesondere der angemessene Zugang zu einschlägigen Technologien sowie deren angemessene Weitergabe. Hieraus resultiert nicht nur der Auftrag zur Erhaltung, sondern dieser Auftrag erstreckt sich weit darüber hinaus auf die Nutzung genetischer Ressourcen. Diese Nutzung soll nicht nur nachhaltig sein, sondern ihre Vorteile sollen in der Weltbevölkerung gerecht verteilt werden.

Auf der Gründungskonferenz hatte man konkrete Ziele. Vor allem sollte an die Stelle des Raubbaus an Regenwäldern deren nachhaltige Nutzung treten. Global sollte der Artenschwund gebremst werden.

Art. 2 Begriffsbestimmungen

In der Populationsgenetik seit langem übliche Begriffe wie Variation, Diversität, Vielfalt und Variabilität (vgl. Kapitel 2) werden noch heute verbreitet als Synonyme verwendet. Der Text des Übereinkommens macht hiervon keine Ausnahme. So taucht im deutschen Text des Übereinkommens nur der Begriff der Vielfalt auf, im englischen steht dagegen ‚diversity‘. Biologische Vielfalt als der hauptsächlichste Gegenstand des Übereinkommens wird hier mit Variabilität gleichgesetzt und schließt den in der Populationsgenetik verwendeten Begriff Vielfalt ein. Eigens wird aber die genetische Vielfalt innerhalb der Arten erwähnt.

Der Begriff „biologische Ressourcen“ schließt ausdrücklich genetische Ressourcen, Organismen und Populationen als einen Bestandteil von Ökosystemen ein, welche einen tatsächlichen oder potentiellen Nutzen oder Wert für die Menschheit haben. Genetische Ressourcen sind damit knapp als „genetisches Material von tatsächlichem oder potentielltem Wert“ definiert; wesentlicher Teil des Begriffs ist der Nutzen für die Menschheit.

Arten, deren Evolutionsprozess der Mensch beeinflusst hat, um sie seinen Bedürfnissen anzupassen, werden bereits als „domestiziert oder gezüchtet“ zusammengefasst. In der Populationsgenetik betrachtet man unter Domestikation einer Art nicht nur die Prägung durch ihre vom Menschen veränderte Umwelt, vielmehr insbesondere die Prägung ihres Reproduktionssystems durch den Menschen (vgl. Kapitel 10.1).

Das Ursprungsland einer genetischen Ressource ist das Land, in welchem sie von Natur aus vorkommt. Tropische Länder verfügen über die weitaus größte Biodiversität und damit die meisten genetischen Ressourcen. Eine wichtige Rolle spielt der Lebensraum als der Ort oder Gebietstyp, an dem bzw. in dem ein Organismus oder eine Population von sich aus vorkommt. Im Falle domestizierter Arten ist dies die Umgebung, in der sie ihre besonderen Eigenschaften entwickelt haben. Ein Ökosystem ist ein dynamischer Komplex von Gemeinschaften aus Pflanzen, Tieren und Mikroorganismen sowie deren unbelebter Umwelt, die als

funktionelle Einheiten in Wechselwirkung stehen.

Nachhaltige Nutzung ist schließlich die Nutzung von Bestandteilen der biologischen Vielfalt in einer Weise und in einem Ausmaß, die nicht zum langfristigen Rückgang der biologischen Vielfalt führt, so dass sie die Bedürfnisse und Wünsche heutiger und künftiger Generationen erfüllen kann. Die Generationengerechtigkeit ist auch ein wesentlicher Aspekt der Erhaltung genetischer Ressourcen. Dieser anthropozentrische Aspekt lag dem Bericht der Brundtland Commission (World Commission on the Environment and Development 1987) zugrunde (vgl. Kapitel 11.7).

Art. 7 Bestimmung und Überwachung

Dieser Artikel sieht vor, dass die Vertragsparteien der CBD (a) Bestandteile der biologischen Vielfalt bestimmen, welche für deren Erhaltung und nachhaltige Nutzung von Bedeutung sind, (b) die Bestandteile zu überwachen, welche besonders dringender Maßnahmen bedürfen bzw. das größte Potential für eine nachhaltige Nutzung bieten, besonders zu berücksichtigen, sowie (c) Vorgänge und Kategorien von Tätigkeiten zu bestimmen, welche tatsächlich oder wahrscheinlich erhebliche nachteilige Auswirkungen auf die Erhaltung und die nachhaltige Nutzung der biologischen Vielfalt haben, und durch Probennahme deren Auswirkungen zu überwachen.

Aus (a) ist die Ausweisung genetischer Ressourcen, aus (b) die Festsetzung von Prioritäten für Erhaltungsmaßnahmen und aus (c) genetisches Monitoring nicht nur von Genressourcen abzuleiten.

Art. 8 Erhaltung in situ

Erhaltung *in situ* umfasst sowohl die Erhaltung von Ökosystemen, ihres Artenspektrums und ihrer natürlichen Lebensräume, als auch die Bewahrung und Wiederherstellung lebensfähiger Populationen von Arten in ihrem Lebensraum. Besondere Bedeutung hat diese Form der Erhaltung für Waldbäume.

Dieser Artikel enthält wie viele andere eine Verpflichtung in der Formulierung "Jede Vertragspartei wird, soweit möglich und angebracht" Zu diesen Verpflichtungen gehören im Zusammenhang mit Erhaltung genetischer Ressourcen *in situ*:

- ◆ Die Einrichtung eines Systems von Schutzgebieten oder Gebieten, in denen besondere Maßnahmen zur Erhaltung der biologischen Vielfalt notwendig sind,
- ◆ die Entwicklung entsprechender Leitlinien,
- ◆ die Regelung und Verwaltung biologischer Ressourcen, um ihre Erhaltung und nachhaltige Nutzung zu gewährleisten,
- ◆ die Förderung des Schutzes von Ökosystemen sowie die Bewahrung lebensfähiger Populationen von Arten in ihrer natürlichen Umgebung,

- ◆ die Sanierung und Wiederherstellung beeinträchtigter Ökosysteme und die Förderung der Regenerierung gefährdeter Arten,
- ◆ die Einführung von Mitteln zur Regelung, Bewältigung oder Kontrolle der Risiken von Nutzung und Freisetzung genetisch modifizierter Organismen.

Heute stehen fast 12 % der Landfläche der Erde unter Schutz. Einige Länder wie Paraguay mit seiner früher besonders hohen Entwaldungsrate konnten diese ungünstige Entwicklung verlangsamen und 15 % der Landesfläche unter Schutz stellen.

Art. 9 Erhaltung ex situ

Erhaltungsmaßnahmen *ex situ* werden außerhalb der natürlichen Lebensräume und damit auch außerhalb der betreffenden Ökosysteme in Ergänzung zu solchen *in situ* ergriffen, vorzugsweise aber im betreffenden Ursprungsland. Weitere Verpflichtungen sind:

- ◆ Die Schaffung und Unterhaltung von Einrichtungen für die Erhaltung *ex situ* (z.B. Genbanken) vorzugsweise im Ursprungsland der genetischen Ressourcen,
- ◆ Maßnahmen zur Regenerierung und Förderung gefährdeter Arten sowie zu ihrer Wiedereinführung in ihren natürlichen Lebensraum,
- ◆ die Entnahme biologischer Ressourcen aus ihrem natürlichen Lebensraum für Zwecke der Erhaltung *ex situ*.

Die in erster Linie *ex situ* vorgenommene Erhaltung sehr selten gewordener Arten findet ihren Abschluss also erst in deren Wiedereinführung in ihre natürlichen Lebensräume (Uhu, Wanderfalke; seltene Baumarten wie baumförmige Rosaceen).

Art. 10 Nachhaltige Nutzung

Die Vertragsparteien beziehen Gesichtspunkte der Erhaltung und nachhaltigen Nutzung der biologischen Ressourcen in den innerstaatlichen Entscheidungsprozess ein. Dabei sind nachteilige Auswirkungen auf die biologische Vielfalt zu vermeiden oder auf ein Mindestmaß zu beschränken. Die herkömmliche Nutzung biologischer Ressourcen wird im Einklang mit Kulturverfahren, die sich mit den Erfordernissen der Erhaltung oder nachhaltigen Nutzung in Einklang befinden, geschützt und gefördert.

Art. 11 Anreizmaßnahmen

In diesem Artikel werden wirtschaftlich und sozial verträgliche Maßnahmen gefordert, die als Anreiz für die Erhaltung und nachhaltige Nutzung genetischer Ressourcen dienen (vgl. Kapitel 12.1).

Art. 12 Forschung und Ausbildung

Hier wird unter Berücksichtigung der besonderen Bedürfnisse der Entwicklungsländer ein Paket weitreichender Verpflichtungen angeführt wie

- ◆ Einrichtung beziehungsweise Weiterführung einschlägiger Programme der wissenschaftlichen und technischen Bildung und Ausbildung sowie Unterstützung solcher Programme für Bedürfnisse der Entwicklungsländer,
- ◆ Unterstützung und Förderung der Forschung auf dem Gebiet der Erhaltung und nachhaltigen Nutzung insbesondere in den Entwicklungsländern,
- ◆ Nutzung wissenschaftlicher Fortschritte auf dem Gebiet der Erforschung der biologischen Vielfalt zur Erarbeitung einschlägiger Methoden und die Zusammenarbeit auf diesem Gebiet.

Das Verständnis der Biodiversität als Produkt der Evolution bedarf einer Vernetzung von Evolutionsforschung, ökologischer und taxonomischer Forschung, Umweltforschung, aber natürlich auch ökonomischer und soziologischer Forschung. In künftigen Verhandlungen soll die Wissenschaft erreichen, dass alle Ergebnisse der Grundlagenforschung weltweit zugänglich gemacht werden. Ein Mangel ist bisher das Fehlen eines unabhängigen wissenschaftlichen Beirats mit klarem Mandat. Es muss klar werden, dass ein finanzieller Vorteilsausgleich (s. *Art. 15*) nur gerecht sein kann, wenn er auf unabhängigen, objektiven Kriterien beruht.

Art. 13 Aufklärung und Bewusstseinsbildung in der Öffentlichkeit

Über den Inhalt der beiden vorigen Artikel hinaus wird hier die Verbreitung von Forschungsergebnissen und den Erfolgen von Anreizmaßnahmen eigens vorge-schrieben.

Art. 15 Zugang zu genetischen Ressourcen

Die Staaten besitzen das Eigentumsrecht an allen Organismen, welche auf ihrem Territorium existieren, und sind befugt, den Zugang zu genetischen Ressourcen zu bestimmen. Tiere, Pflanzen und Mikroorganismen dürfen nur mit entsprechender Erlaubnis gesammelt und untersucht werden. Zu diesem Zweck müssen Vereinbarungen mit dem Ursprungsland sowohl monetären wie nicht-monetären Ausgleich schaffen. Die Staaten schaffen Voraussetzungen für die Erleichterung des Zugangs zu genetischen Ressourcen sowie deren umweltverträgliche Nutzung.

Dieser Artikel verlangt eine „gerechte Aufteilung“ bei der Nutzung genetischer Ressourcen; denn in völkerrechtlicher Hinsicht sind Pflanzen und Tiere heute nicht mehr das allen offenstehende Erbe der Menschheit, sondern Eigentum der Staaten, in denen sie leben. Erweist sich etwa eine exotische Pflanze als Produzent eines medizinischen Wirkstoffs, kann das Heimatland des Gewächses eine Gewinnbeteiligung auch von ausländischen Pharmakonzernen fordern, die daraus Medikamente herstellen. So soll Raubbau an der biologischen Vielfalt vermieden werden. Unter dem Mandat der CBD sind Arbeitsgruppen zur weiteren Ausgestal-

tung der Vorgehensweise tätig. Auf den gem. *Art. 23* regelmäßig stattfindenden Vertragsstaatenkonferenzen werden hierzu Leitlinien ausgearbeitet. Die im Jahre 2002 auf einer derartigen Konferenz in Den Haag verabschiedeten "Bonner Leitlinien" regeln auf freiwilliger Basis den Zugang zu Ressourcen (Access to Genetic Resources and Benefit Sharing, ABS). Auf Beschluss der 9. Vertragsstaatenkonferenz (COP-9) in Bonn im Jahre 2008 sollte bis zum Jahre 2010 ein Regelsystem erarbeitet werden, das Forschern und Unternehmen den Zugang zu genetischen Ressourcen der Entwicklungsländer gestatten soll. Im Gegenzug werden diese Länder an den Gewinnen aus den entstehenden Gütern und Produkten beteiligt. Das System wurde auf der COP-10 in Nagoya beschlossen und unter der Bezeichnung Nagoya-Protokoll bekannt (www.cbd.int).

Es ist vorgesehen, dass das Ursprungsland stets die Hälfte von Ernten erhält. Dieser Vorteilsausgleich für die Nutzung genetischer Ressourcen wird wegen seiner ökonomischen und patentrechtlichen Bezüge schwierig zu erreichen sein. In die Gesetzgebung der Europäischen Gemeinschaft hat dieses Thema bisher keinen Eingang gefunden.

Bei den Verhandlungen auf der COP-10 in Nagoya im Jahre 2010 stellte sich heraus, dass bisher kein einziges Land erreicht hatte, die Zurückdrängung und das Verschwinden einheimischer Arten sowie die Einwanderung gebietsfremder Organismen zu bremsen. Im Laufe des Jahres 2011 sollten nach Rücksprache mit den jeweiligen Regierungen Hunderte – ehrenamtlich tätiger – Fachleute in den neugeschaffenen Weltbiodiversitätsrat berufen werden. Dieser Rat mit der Bezeichnung ‚Intergovernmental Platform on Biodiversity and Ecosystem Services‘ hat seinen Sitz in Bonn.

Bei der Regelung des Zugangs zu biologischen Ressourcen stand und steht der Gedanke an die wirtschaftliche Nutzung im Vordergrund. Die Beteiligung der Herkunftsländer ökonomisch wertvoller biologischer Ressourcen, insbesondere die Bekämpfung von Biopiraterie, ist nur zu begrüßen. Indessen ist der Bereich der nichtkommerziellen Forschung, die den Charakter von Grundlagenforschung hat, im Übereinkommen nicht berücksichtigt. Die Einschränkung der Genehmigung zur Materialsammlung und das Verbot der Mitnahme ins Ausland kommen vielfach einem Verbot erkenntnisgeleiteter Forschung gleich. Ausgenommen sind in den meisten Ländern glücklicherweise die Materialproben, die von Staatsangehörigen im Ausland, zumeist Doktoranden, benutzt werden. Dem raschen Verschwinden der Urwälder stehen also große Schwierigkeiten bei der Verbringung von Materialproben ins Labor gegenüber. Schließlich liefern die taxonomische und die genetische Forschung Grundlagen für den Artenschutz und das genetische Monitoring.

Dieser Zustand steht keineswegs in Einklang mit dem Geist des Übereinkommens. Genehmigungen werden, wenn überhaupt, nur nach langwierigen Verfahren erteilt; Kenner der Materie berichten auch, dass sich Länder mit besonders großer Biodiversität besonders abweisend verhalten. Voraussetzungen für die

Genehmigung eines Projekts sind die Angabe der Artzugehörigkeit des Forschungsobjekts und Informationen über einen eventuellen pharmakologischen Nutzen. Kündigen Forschungseinrichtungen an, nach Unbekanntem zu suchen, ist ein Vorhaben von vornherein kaum mehr genehmigungsfähig. Es fehlt also ein Regelwerk für Forschungsgenehmigungen.

Art. 20 Finanzielle Mittel

Die Vertragsstaaten stellen im Rahmen ihrer Möglichkeiten Mittel für die Verwirklichung der Ziele der CBD bereit. Entwickelte Länder sollen alle Mehrkosten tragen, welche Entwicklungsländern bei der Durchführung von Maßnahmen zur Erfüllung ihrer Verpflichtungen aus dem Übereinkommen entstehen. In großer Ausführlichkeit werden Verpflichtungen der entwickelten Länder gegenüber den weniger entwickelten genannt, die auf die Weitergabe von Technologie besonders angewiesen sind und die von der biologischen Vielfalt besonders abhängig oder im Umweltbereich am empfindlichsten sind.

Dem Vernehmen nach ist bisher jedoch seitens vieler Vertragsstaaten keinerlei Geld geflossen; vorerst steht diese Verpflichtung überwiegend nur auf dem Papier. Die deutsche Regierung, die übrigens 2008 zum ‚Jahr der Biodiversität‘ erklärt hatte, gab bisher jährlich 210 Mio € für Regenwaldschutz aus. Im gleichen Jahre kündigte die Regierung auf der COP-9 dagegen an, bis 2012 zusätzlich 500 Mio Euro für Investitionen zum Schutz tropischer Regenwälder auszugeben. Ab 2013 sollte diese Summe jährlich bereitgestellt werden, um Entwicklungsländern bei der Erhaltung ihrer artenreichen Ökosysteme zu helfen. Die zusätzlichen Geldmittel sollen durch Versteigerung von CO₂-Zertifikaten aufgebracht werden. Außer Norwegen, das für den Schutz der Regenwälder jährlich 500 Mio \$ aufbringen wollte, hatte bis 2010 kein weiterer Vertragsstaat Zusagen gemacht.

Auf dieser COP-9 haben jedoch mehr als 30 Länder, überwiegend Entwicklungsländer mit großem Artenreichtum, ihre Angebote zur Ausweisung neuer Schutzgebiete vorgelegt; daraus können die Geberländer ihrerseits auswählen, welche Projekte sie für besonders förderungswürdig erachten. Im Kongo sind dies 14 Mio ha Regenwald. Die Mittel kommen aus dem vom Bundesministerium für Umwelt geschaffenen ‚Life Web‘ zur Schaffung eines globalen Netzes von Schutzgebieten (vgl. *Art. 8*).

Art. 23 Konferenz der Vertragsstaaten

Die Konferenz der Vertragspartner hält in regelmäßigen Abständen Tagungen ab. Sie prüft laufend die Durchführung des Übereinkommens. Beobachter sind je nach Geschäftsordnung zuzulassen; vgl. die Hinweise auf COP-9 usw.

Art. 26 Berichte

Jede Vertragspartei legt der Konferenz aller Vertragsparteien in bestimmten Zeitabständen einen Bericht über ergriffene Maßnahmen und deren Wirksamkeit bei

der Verfolgung der Ziele des Übereinkommens vor.

Der im Jahre 2004 geschlossene Internationale Vertrag über pflanzen-genetische Ressourcen wurde inzwischen von mehr als hundert Staaten ratifiziert. Er bezieht sich im Einzelnen leider nicht auf forstgenetische Ressourcen (Ackzell und Turok 2005).

14.2 Richtlinie des Rates der Europäischen Union über den Verkehr mit Forstvermehrungsgut

Das am 25. September 1957, also vor mehr als 50 Jahren, in der Bundesrepublik Deutschland erlassene Gesetz über forstliches Saat- und Pflanzgut (Anonymus 1957) enthielt bereits wesentliche Elemente der späteren Richtlinien-gesetzgebung des Europäischen Rates auf diesem Rechtsgebiet, so der lange Zeit gültigen Richtlinie 66/404 (Anonymus 1966). Die Grundzüge jenes damals erlassenen ersten deutschen Gesetzes fanden damit Eingang in die spätere europäische Richtlinien-gesetzgebung und hatten damit weitreichende Auswirkungen; auch ihr Geltungs-bereich ist mittlerweile stark ausgedehnt. Die heute gültige EU-Richtlinie 1999/105/EG über den Verkehr mit forstlichem Vermehrungsgut (Anonymus 2000, autorisierte deutsche Fassung unter eur-lex.europa.eu) stellt ihrer Bezeichnung gemäß ein reines Verkehrsgesetz dar. Sie regelt die Inverkehrbringung forstlichen Vermehrungsgutes. Dieses sollte nach Begründung (3) genetisch angepasst sein, die Erhaltung und Steigerung der genetischen Vielfalt sei wesentlich für eine nachhaltige Waldbewirtschaftung. Dessen Verwendung durch den Käufer bleibt vom Gesetz unberührt; anders verhält es sich mit der Erhaltung der Beihilfefähigkeit. Die Richtlinie soll dem Verbraucher bestimmte Informationen über das in Verkehr gebrachte Vermehrungsgut geben. Sie baut auf einer Einteilung in Herkunftsgebiete auf und definiert Kriterien für die Handelsfähigkeit von Vermehrungsgut.

Wir betrachten nachfolgend lediglich nur einige wenige der 31 Artikel der Richtlinie; andere Vorschriften werden in Kap. 14.3 in Zusammenhang mit dem deutschen Anpassungsgesetz angesprochen.

Begründung

Von den 36 Begründungen für den Erlass der Richtlinie wird hier nur auf einige wenige eingegangen. Unter Begründung (3) wird festgestellt, dass die Erhaltung und Erhöhung der Biodiversität für nachhaltige Forstwirtschaft wesentlich ist. Unter (5) wird darauf verwiesen, dass es für die Erhöhung des Werts der Wälder hinsichtlich Stabilität, Anpassung, Resistenz, Produktivität und Diversität notwendig ist, solches Vermehrungsgut zu verwenden, das genetisch und phänotypisch (!) für den Standort geeignet ist. Unter (14) werden die Zulassung des Ausgangsmaterials von Vermehrungsgut und die Ausscheidung von Herkunft-

gebieten als grundlegend für die (züchterische) Auslese bezeichnet.

Nach der Ernte ist gem. Begründung (23) ein Stammzertifikat (vgl. AID 2017) auszustellen. Ohne diese hoheitliche Urkunde dürfen noch nicht einmal Teilmengen des Vermehrungsgutes vom Ernteort entfernt werden. Für jedes Ausgangsmaterial von Vermehrungsgut gibt es ein bestimmtes Muster dieses Stammzertifikats (AID 2017). Das Muster für Vermehrungsgut von Saatgutquellen und Erntebeständen enthält mehrere Informationen: Baumart, Art des Vermehrungsguts, Verwendungszweck, Registerzeichen, Autochthonie, Ursprung des Ausgangsmaterials, dessen Herkunftsland und Herkunftsgebiet, Höhenlage, Reifejahr, Menge, evtl. Teilmenge einer Partie, für welche zuvor ein Stammzertifikat ausgestellt wurde, Dauer der Anzucht in einer Baumschule, Art der Vermehrung, Anzahl der beernteten Bäume (falls unter 50), Lieferant. Vom Vermehrungsgut selbst muss die erforderliche phänotypische oder genetische Qualität erwartet werden.

Artikel 2 Begriffsbestimmungen

Nicht alle diese Bestimmungen sind in unserem Zusammenhang relevant. Ausgangsmaterial von Vermehrungsgut kann eine Saatgutquelle sein; sie stellt diejenigen Bäume auf einer bestimmten Fläche dar, von welcher Samen geerntet werden. Ein Bestand ist eine abgegrenzte Population von Bäumen mit hinreichend uniformer Zusammensetzung. Was hierunter zu verstehen ist, ist Gegenstand von Diskussionen gewesen; vermutlich ist an die physische Bestandesstruktur gedacht, welche für das Reproduktionssystem von Baumpopulationen Bedeutung hat.

Eine Samenplantage ist eine Anpflanzung ausgelesener Klone oder Familien, welche so isoliert ist oder behandelt wird, dass die Bestäubung (eigentlich Befruchtung!) von außerhalb vermieden oder verringert wird; die Art der Behandlung gewährleistet häufige und reichliche Produktion von Saatgut, welches leicht zu ernten ist.

Autochthon sind ein Bestand oder eine Saatgutquelle, wenn sie normalerweise (!) ununterbrochen natürlich verjüngt wurden. (Man fragt sich, wie auch nach nur einmaliger Unterbrechung der Naturverjüngung das Attribut ‚autochthon‘ noch zutreffen kann). Ein Bestand oder eine Saatgutquelle können auch künstlich mit Vermehrungsgut eines autochthonen Vorbestandes begründet worden sein. Auch kann ein Bestand selbst dann noch als autochthon bezeichnet werden, wenn er künstlich mit Vermehrungsgut aus dicht benachbarten autochthonen Beständen begründet wurde (ein Nachbarbestand kann allerdings allochthon sein!). Schon dadurch wird aber der Begriff der Autochthonie insofern aufgeweicht, als bei Kunstverjüngung die in Kapitel 11.3 skizzierten Eingriffe unberücksichtigt bleiben, welche in genetischen Strukturänderungen wirksam werden konnten. Indigen ist schließlich ein Bestand oder eine Saatgutquelle, wenn er/sie künstlich mit Vermehrungsgut begründet wurde, dessen Ursprung im selben Herkunftsgebiet liegt.

Dass in der neueren Gesetzgebung über forstliches Vermehrungsgut (Anonymus 2002a) das Autochthonie-Kriterium aufgeweicht wurde, ist als ausgesprochen

unselig zu betrachten. Die künstliche Begründung einer Population mit Vermehrungsgut auch dicht benachbarter autochthoner Populationen entspricht nicht der Verwendung des Begriffs in der Forstwissenschaft. Wurde eine Population auch noch nie verfrachtet, so stellt doch schon ihre einmalige künstliche Verjüngung mit heute vielleicht nicht mehr üblichen waldbaulichen Methoden einen Komplex genetisch relevanter Eingriffe dar. Ein konstruierter Fall soll das verdeutlichen. Eine aus Kunstverjüngung mit Vermehrungsgut der autochthonen Population nach Beseitigung der Altbäume entstandene Population wäre zwar nicht verfrachtet, aber auch nicht mehr naturverjüngt. Sie wäre daher in einem strengen Sinne nicht autochthon, nach dieser Gesetzgebung aber doch. Diese neue Begriffsbestimmung steht nicht in Einklang mit populationsgenetischen Grundsätzen – letzteres ebensowenig wie der im Gesetz verwendete, von der ökologischen Terminologie abweichende Begriff ‚indigen‘ (s. Kapitel 14.2). Der Begriff der Autochthonie stellt einen in erster Linie genealogischen Begriff dar und besitzt als solcher eindeutige biologische Vorteile (vgl. Kapitel 3.2.3).

Der Ursprung ist ein Begriff von hoher genetischer Relevanz. Für einen autochthonen Bestand ist dies der Ort, an dem er wächst. Für einen allochthonen Bestand ist es der Ort, von welchem Saat- oder Pflanzgut ursprünglich verbracht wurde. Der Ursprungsort eines Bestandes – gleichermaßen einer Saatgutquelle – ist nicht immer bekannt. Dieser Zusatz ist zu beachten, weil je nach Mitgliedsland bzw. Baumart ein erheblicher Teil der Bestände bzw. Saatgutquellen nicht nur allochthon ist, sondern auch Informationen über deren Ursprungsorte teilweise fehlen. Dieser Zustand trifft besonders auf Deutschland und hier nicht nur auf neophytische Baumarten zu. Der Begriff der Provenienz (im englischen Text ‚provenance‘) bezieht sich in der Richtlinie auf den Wuchsort eines Bestandes im Sinne eines Ernteorts von Vermehrungsgut.

Gemäß Begründung (14) kommt große Bedeutung dem Begriff des Herkunftsgebiets zu. Ein solches Gebiet umfasst alle die Flächen mit hinreichend gleichen ökologischen Bedingungen, auf welchen Bestände oder Saatgutquellen einer Baumart oder Unterart mit ähnlichen phänotypischen oder (*sic!*) genetischen Eigenschaften wachsen. Dabei wird die Höhenlage berücksichtigt (vertikale Abgrenzung). Begriffe wie ‚hinreichend‘ und ‚ähnlich‘ sind zugegebenermaßen schwer zu definieren. Ob aber diese Bestände autochthon oder allochthon sind, ist für die Abgrenzung gleichgültig. Gleichgültig sind auch die Ursprungsorte der in einem Herkunftsgebiet wachsenden allochthonen Bestände und damit ihr vermutlicher Anpassungszustand, der Grad ihrer genetischen Differenzierung oder die genetische Qualität des in diesen Beständen effektiven Externpollens.

In der Richtlinie wird zwischen verschiedenen Formen von Ausgangsmaterial und Vermehrungsgut unterschieden; und zwar wird forstliches Vermehrungsgut in vier verschiedenen Kategorien in Verkehr gebracht:

Quellengesichertes (im englischen Original: *source identified*) Vermehrungsgut stammt von Ausgangsmaterial eines bestimmten Herkunftsgebietes ab. Einzelhei-

ten in Annex II bestimmen, dass für allochthones Vermehrungsgut – soweit bekannt – der Ursprung anzugeben ist.

Die Bezeichnung *Ausgewähltes* (im englischen Original *selected*) *Vermehrungsgut* bezieht sich mit dem Attribut ‚Ausgewählt‘ nicht etwa auf das Vermehrungsgut selbst, sondern auf dessen Ausgangsmaterial. Annex III enthält zahlreiche einzelne Kriterien für dessen Produktivität, Morphologie, Befallsfreiheit etc. Mit den in Kapitel 6.2 für Genressourcen erläuterten Indikatoren haben die Kriterien für Ausgewähltes Vermehrungsgut nur wenig gemeinsam (vgl. Kapitel 14.3.2).

Qualifiziertes Vermehrungsgut stammt von solchem Ausgangsmaterial ab, welches einer versuchsmäßigen Prüfung unterlegen hat. Annex IV bestimmt Besonderheiten des Status dieses Versuchsmaterials, das Züchtungsprogrammen entnommen wurde.

Gepprüftes Vermehrungsgut muss den Anforderungen von Annex V entsprechen. Es muss in versuchsmäßigen Prüfungen in wichtigen Merkmalen wie Angepasstheit, Wachstum und Resistenz einem Standard überlegen sein. Diese Überlegenheit muss sich in mindestens zwei voneinander unabhängigen Versuchen erwiesen haben.

Artikel 3 Sächlicher Gültigkeitsbereich

Der Richtlinie unterliegen nur bestimmte Baumarten. Deren Liste ist in Annex I enthalten. Da nicht alle 47 Arten, Gattungen bzw. künstlich hergestellten Hybriden in allen Teilen Europas vorkommen, sind für einzelne Mitgliedsländer Ausnahmen vorgesehen (Artikel 20). Beispielsweise kommen *Pinus canariensis* C. Smith nicht in Finnland und *Larix sibirica* Ledeb. nicht in Spanien vor.

Artikel 16 Kontrolle der Einhaltung

Die Einhaltung der Richtlinie ist zu kontrollieren; Näheres s. in Kapitel 14.3.4.

* * *

Ackzell und Turok (2005) führen vier grundsätzliche Argumente für diese Gesetzgebung an:

(1) Verbraucherschutz; nach den Vorschriften erhält der Verbraucher Informationen über das Ausgangsmaterial von Vermehrungsgut. Diese Angaben sind in biologischer Hinsicht teilweise mit Unsicherheiten behaftet, erleichtern aber – soweit sie überprüfbar sind – die Kontrolle der Einhaltung des Gesetzes. Die Dokumentation des Ausgangsmaterials ist von grundlegender Bedeutung.

(2) Der Zwang zur Zulassung von Ausgangsmaterial erlaubt den Ausschluss solchen Ausgangsmaterials von der Inverkehrbringung, das erwiesenermaßen ungeeignet ist.

(3) Mindestanforderungen an die Nachkommenschaftsprüfung. Nach den von Stern (1970) veröffentlichten Grundsatzregeln für die Verfahrensweise stellen die

in Annex V genannten Anforderungen jedoch absolute Mindestanforderungen dar.

(4) Staatliche Kontrolle; die Eintragungen in die Begleitpapiere jedes Postens von Vermehrungsgut schaffen Vertrauen in die Einhaltung der Vorschriften. Die Methodik diesbezüglicher Kontrollen wird in *Art. 16* der Richtlinie allerdings nicht angedeutet.

Diesen vier Argumenten muss man sich unbedingt anschließen, auch wenn die Berücksichtigung bestimmter genetischer Gesichtspunkte in den langwierigen Verhandlungen vor der Verabschiedung der Richtlinie auf der Strecke geblieben ist (Hattemer 1987, Hattemer *et al.* 1993). Bemühungen um die diesbezügliche Revision dieser Vorschriften im Entwurfsstadium schlugen weitgehend fehl. Ackzell und Turok (2005) messen aber schon dem geringen Änderungsvolumen der Richtlinie 1999/105 gegenüber der vorangehenden große Bedeutung bei. Im nachfolgenden Kapitel 14.3 wird im Zusammenhang mit dem deutschen Anpassungsgesetz auf einige Mängel hingewiesen, die bei genetischer Betrachtungsweise sichtbar werden.

Ein vielfach beklagter Zustand ist der ungeregelte Import des Vermehrungsgutes von Arten, welche der Gesetzgebung nicht unterliegen. Solches Vermehrungsgut stammt teilweise aus anderen Klimazonen, die Art der Gewinnung ist in der Regel unbekannt. Ohne Eingriffe in die wirtschaftliche Betätigung im Bereich des Handels ist dem nicht zu begegnen. Ebenso wenig ist dies durch die Ausdehnung des sächlichen Gültigkeitsbereichs der Gesetzgebung möglich. Hier hilft nur Aufklärung, auch wenn sie erst langfristig zur Kenntnis genommen wird – ein Schicksal, das sie mit der Aufdeckung und Beseitigung von Mängeln der Gesetzgebung teilt. Erfolg verspricht auf Dauer nur die genetische Forschung auf diesem Gebiet und die ständige wirksame Verbreitung ihrer Ergebnisse, sowie genetische Zertifizierung (Kapitel 14.3.4). Viel zu lernen ist aus der Geschichte des Anbaus neophytischer Baumarten wie der Douglasie.

14.3 Forstvermehrungsgutgesetz

Im Rahmen der europäischen Richtliniengesetzgebung wurden in den Mitgliedsländern nationale Anpassungsgesetze erlassen. Das derzeit gültige deutsche Anpassungsgesetz ist das Forstvermehrungsgutgesetz (FoVG) vom 22. Mai 2002 (Anonymus 2002a). Zu dem Gesetz wurden – neben einer Durchführungsverordnung (FoVDV, Anonymus 2000c) – die Forstvermehrungsgut-Zulassungsverordnung (FoVZV; Anonymus 2002b) und die Forstvermehrungsgut-Herkunftsgebiets-Verordnung (FoVHgV, Anonymus 2003) hinzuerlassen. Bei der Umsetzung der Richtlinie in nationales Recht der Mitgliedsländer liegen Unterschiede zwischen den Mitgliedsländern und Abweichungen von der Richtlinie selbst vor (Ackzell und Turok 2005).

Der in §1 FoVG angegebene Zweck des Gesetzes ist zweierlei. Der Wald ist „in seiner genetischen Vielfalt zu erhalten und zu verbessern“ sowie „die Forstwirtschaft und ihre Leistungsfähigkeit zu fördern.“ Dies soll durch die Bereitstellung nicht nur identitätsgesicherten, sondern auch hochwertigen Vermehrungsgutes erfolgen. Hoher Wert kann eigentlich nur in einer damit verbundenen Ertragsersparnis (quantitative Wuchsleistung, Qualität) und der Erwartung verringerten Anbaurisikos (Toleranz, Resistenz) bestehen. Eineinhalb Jahrzehnte nach der Verabschiedung des Gesetzes ist bewusst geworden, dass durch die Klimaänderung Anbaurisiken gestiegen sind und dass Generhaltung gefordert ist, um diesem Anstieg gegenzusteuern.

In den nachfolgenden fünf Unterkapiteln werden einige genetische Aspekte einiger Vorschriften diskutiert, welchen eine Relevanz für forstgenetische Ressourcen zukommt bzw. zugeschrieben wird. Die Befassung mit diesen Vorschriften ist angezeigt, um ermessen zu können, von welchen genetischen Auswirkungen deren konsequente und langfristige Anwendung begleitet ist. Die nachfolgende Skizzierung ihrer genetischen Relevanz gilt für die Europäische Richtlinie, knüpft im Interesse der Konkretisierung aber an Vorschriften des deutschen Anpassungsgesetzes an.

14.3.1 Herkunftsgebiete

Nach der Gesetzgebung (§5 FoVG) werden Herkunftsgebiete abgegrenzt. Dadurch werden für den Nachfrager von Vermehrungsgut aus den Begleitpapieren der Ort des Ausgangsmaterials und damit das Herkunftsgebiet ersichtlich. Die Abgrenzung dieser Gebiete in Deutschland basiert auf ökologischen Grundeinheiten; in anderen Mitgliedsländern der Europäischen Union ist dies teilweise anders (Liesebach und Schneck 2016). Die Begründung der Art der in Deutschland vorgenommenen Einteilung geht aus den „Hintergrundinformationen zur Abgrenzung der Herkunftsgebiete für forstliches Vermehrungsgut“ (fgrdeu.genres.de/index.php?tpl=fv_hkgBg) hervor.

Ökologische Grundeinheiten

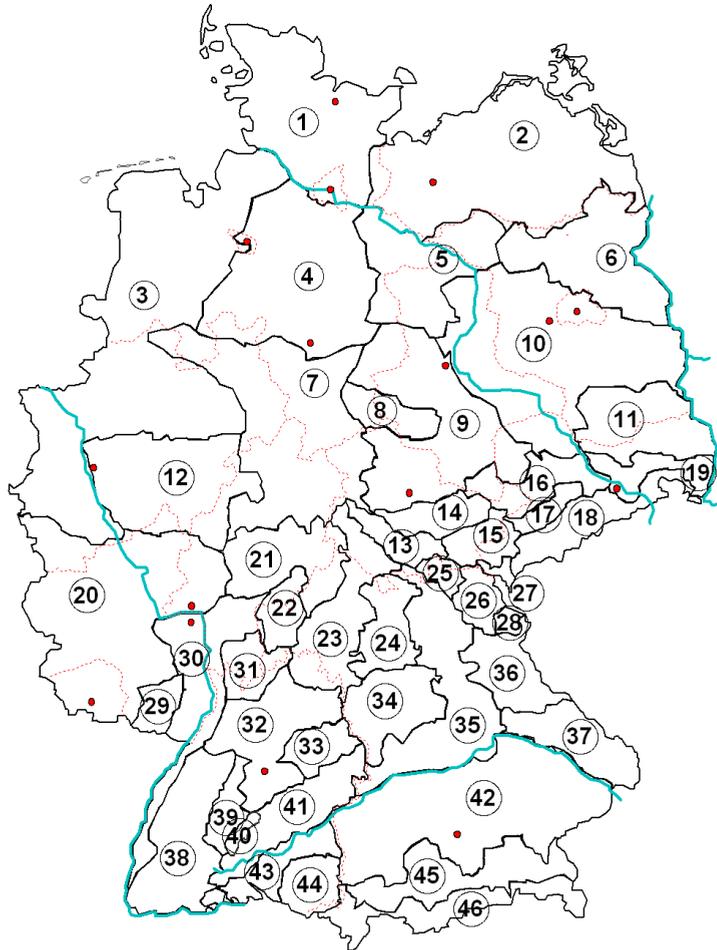


Abb. 14-1. Lage der 46 ökologischen Grundeinheiten, der Basis der Herkunftsgebiete (aus AID 2017). Punkte markieren die Lage der Regierungssitze der Bundesländer (punktiert); die geographische Einordnung wird ferner durch die vier Flüsse Rhein, Donau, Elbe und Oder erleichtert.

Zur Zeit des Erlasses einer diesbezüglichen Verordnung in Form der FoVHGv (Anonymus 1994) zum 1.1.1995 berichteten Rau und Brockhaus (1995) summarisch über die maßgeblichen Kriterien bei der Ausscheidung 46 flächendeckender ökologischer Grundeinheiten (Abb. 14-1) als den kleinsten Bausteinen von Herkunftsgebieten:

–Berücksichtigung der gemäß einer früheren einschlägigen Verordnung aus dem Jahre 1972 festgelegten Herkunftsgebiete sowie von Wuchsgebieten und Wuchsbezirken (s.u.),

–Berücksichtigung standörtlicher und botanischer Kriterien,

–Verbreitungsgeschichte der Baumarten,

–phänotypische Merkmale der Baumarten und ihrer Bestände wie Frost- und Schneebruchanfälligkeit, Stamm- und Kronenform,

–im Falle einiger Baumarten auch Ergebnisse von Isoenzymanalysen.

Die in erster Linie horizontale Abgrenzung beruht auf der Einteilung in Wuchsgebiete (http://fgrdeu.genres.de/index.php?tpl=fv_hkgBg&bg=2), d. s. „Großlandschaften, die sich durch Geomorphologie, Klima, natürliche Waldgesellschaften und Landschaftsgeschichte von anderen unterscheiden“. Dagegen ist der Wuchsbezirk „eine kleinere, regionale Raumeinheit mit möglichst einheitlichem physiographischen Charakter. Bei der Abgrenzung von Wuchsbezirken stehen walddöologische Kriterien im Vordergrund.“ Die Begriffe Wuchsgebiet und Wuchsbezirk wurden in der forstlichen Standortkunde entwickelt.

Die ökologischen Grundeinheiten stellen Zusammenfassungen von Wuchsgebieten und Wuchsbezirken dar. In manchen Herkunftsgebieten sind wiederum mehrere ökologische Grundeinheiten als den kleinsten Bausteinen von Herkunftsgebieten zusammengefasst. Die horizontale Abgrenzung von Herkunftsgebieten wird „in vertikal stark gegliederten Gebieten durch Berücksichtigung der Höhenstufe ergänzt“.

Der wichtige Grundgedanke der Abgrenzung von Herkunftsgebieten basiert auf der Tatsache der natürlichen Selektion, welche grundsätzlich zu Anpassung an die örtlichen ökologischen Gegebenheiten führt. Mehr als dem Boden wird selektive Wirkung dem Klima zugeschrieben. Zwar gibt es experimentelle Belege für die Wirkung natürlicher Selektion und Anpassung unter bestimmten Umwelteinflüssen (vgl. Kapitel 2) oder auch in kürzeren ontogenetischen Stadien (vgl. Beispiel 9-3), doch lässt sich ein enger Zusammenhang zu Herkunftsgebieten nur in dem Maße herstellen, in dem Richtung und Stärke des in einem solchen Gebiet herrschenden Selektionsdrucks einheitlich sind. Anpassung kann immer nur an die unmittelbare Umgebung erfolgen und die genetische Relevanz der Herkunftsgebiete hängt davon ab, wie oft sich eine selektive örtliche Konstellation von Umweltbedingungen innerhalb eines Herkunftsgebiets wiederholt, und ob sie dort regelmäßig vorliegt. Die in Provenienzversuchen festzustellende Differenzierung autochthoner Populationen basiert auf der Wirkung eines über Generationen hinweg mehr oder weniger gleichförmigen Selektionsdrucks unter den gegebenen Verhältnissen von Genfluss und Drift. Diese Differenzierung kann bei großen Unterschieden zwischen den Ursprungsorten durch epigenetische Effekte überlagert werden.

Auf dem erwähnten Internet-Site erfährt man ferner: „Nach der gesetzlichen Definition ist das Herkunftsgebiet auch hinsichtlich ähnlicher phänotypischer *und*

[in Art. 2 der Richtlinie und im FoVG heißt es: *oder*] genetischer Merkmale der Baumarten beschrieben.“ Kenntnisse auf ersterem Gebiet stammen aus Anbau-erfahrungen und ‚Herkunfts‘-Versuchen²⁴, auf letzterem Gebiet in Einzelfällen auch aus genetischen Untersuchungen über autochthone Baumpopulationen (fgrdeu.genres.de); vgl. Rau und Brockhaus (1995).

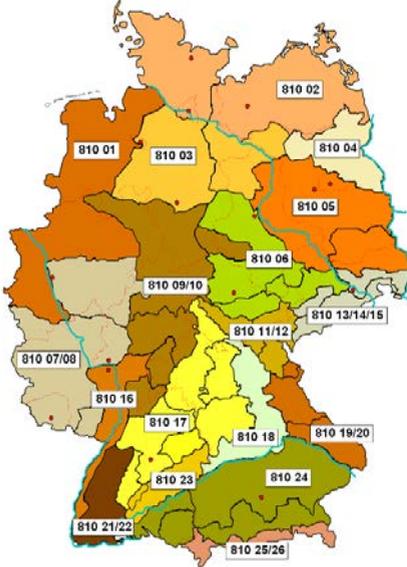
Die mit 26 relativ große Anzahl der Herkunftsgebiete der in weiten Teilen Deutschlands vorkommenden Buche (Abb. 14-2, links oben) ist angesichts der verbreitet praktizierten Naturverjüngung dieser Baumart und ihres demzufolge hohen Anteils autochthoner Populationen zweifellos gerechtfertigt. Mit 30 ist die Anzahl der Herkunftsgebiete der Fichte (Abb. 14-2, rechts oben) etwas größer. Einige dieser Gebiete liegen ganz im natürlichen Verbreitungsgebiet dieser Baumart, andere ganz außerhalb. In einer Reihe von Gebieten kommt die Fichte zwar natürlich vor, doch sind dort in der Vergangenheit viele Bestände durch Pflanzung entstanden und damit möglicherweise allochthon, allenfalls indigen. Dass die Anzahl der Herkunftsgebiete des Bergahorns (Abb. 14-2, links unten) geringer ist als die der Buche, hängt wohl kaum mit weniger ausgeprägter regionaler Anpassung, sondern eher mit dem weit geringeren Handelsaufkommen von Vermehrungsgut dieser Baumart und dem Gebot der Verhältnismäßigkeit von Vorschriften zusammen. So gibt es für die Sandbirke und fünf weitere einheimische Baumarten nur drei Herkunftsgebiete.

Wie im Falle der Fichte gehören auch im Falle der Weißtanne (Abb. 14-2, rechts unten) Vorkommen weit außerhalb des natürlichen Verbreitungsgebiets teilweise in verschiedene Herkunftsgebiete. Im Übrigen folgen deren Grenzen denen der natürlichen Tannenverbreitung und der Rückwanderungsgeschichte dort vorkommender autochthoner Populationen.

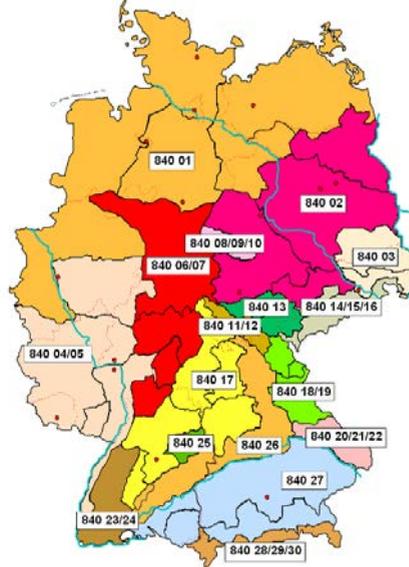
Die Existenz sowohl autochthoner als auch allochthoner Populationen in ein und demselben Herkunftsgebiet besitzt für die künftige Entstehung von Kunstbeständen aus vermarktetem Vermehrungsgut rechtliche Relevanz nur, soweit solche Bestände für die Saatgutgewinnung zugelassen sind; gem. FoVZV besitzen autochthone Bestände allerdings Priorität.

²⁴ Die Apostrophierung soll nicht diese verdienstvolle und wichtige Versuchstätigkeit in Frage stellen, sondern andeuten, dass hieraus Informationen für die genetisch fundierte Abgrenzung von Herkunftsgebieten nur insoweit abzuleiten sind, als die betreffenden Versuchsglieder autochthone Populationen repräsentieren (vgl. Kapitel 10.3.1).

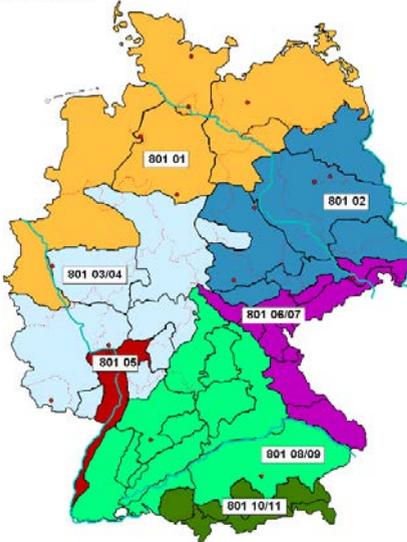
Fagus sylvatica L.
- Rotbuche (810)



Picea abies (L.) Karst.
- Fichte (840)



Acer pseudoplatanus L.
- Bergahorn (801)



Abies alba Mill.
- Weißtanne (827)

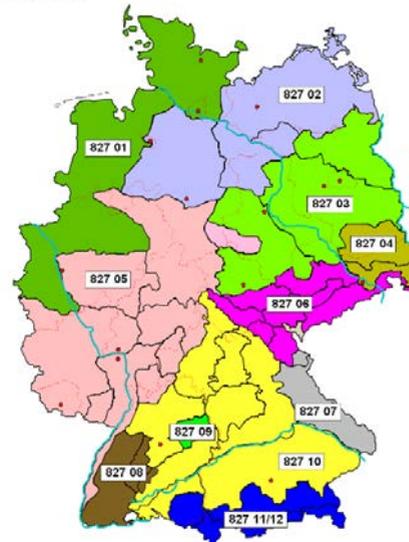


Abb. 14-2: Beispiele für die Abgrenzung der Herkunftsgebiete einzelner Baumarten (nach AID 2017). In den Nummern dieser Gebiete bezeichnen die ersten drei Ziffern die Baumart. Es folgt eine zweistellige (von N nach S ansteigende) Gebietsnummer; besteht eine Gliederung nach Höhenstufen, erscheinen – durch Schrägstriche getrennt – die betreffenden zwei bzw. drei Nummern. Für die Namen der Herkunftsgebiete s. Anonymus (2003) und AID (2017).

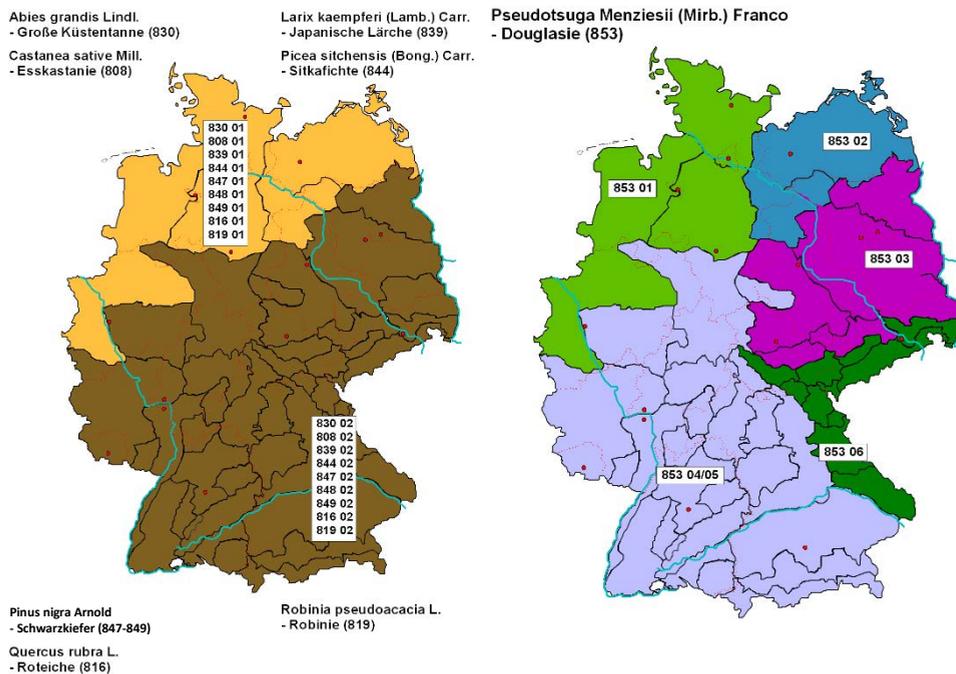


Abb. 14-3. Beispiele für die Abgrenzung der Herkunftsgebiete einzelner Baumarten (nach AID 2017); vgl. die Legende von Abb. 14-2.

In einem gewissen Gegensatz zu den Herkunftsgebieten der vier in Abb. 14-2 gezeigten Baumarten stehen die in Abb. 14-3 (links) gezeigten Herkunftsgebiete von sieben Neophyten mit vermutlich geringem Aufkommen an Vermehrungsgut. Die Berücksichtigung der drei Varietäten der Schwarzkiefer (847 bis 849) erhöht die Anzahl dieser Baumarten auf neun. Bei diesen wird nur zwischen dem Norddeutschen Tiefland und dem gesamten Rest Deutschlands unterschieden. Bei der Douglasie (Abb. 14-3, rechts) wurden sowohl eine Unterteilung des norddeutschen Tieflands (westlich 01 und östlich 02) vorgenommen als auch vier weitere Gebiete ausgeschieden: das Mittel- und Ostdeutsche Tief- und Hügelland (03), das Südostdeutsche Hügel- und Bergland (06) sowie das West- und Süddeutsche Hügel- und Bergland mit den Alpen (kolline Stufe 04, montane Stufe 05). Hierher gehört auch der Schwerpunkt der deutschen Douglasien-Verbreitung in Rheinland-Pfalz; die dort neuerdings zutage getretenen Unterschiede zwischen Beständen verschiedener Rassenzugehörigkeit (vgl. die Beispiele 2-5 und 5-2) sind bei der Einteilung in Herkunftsgebiete nicht berücksichtigt. Die in den Beispielen 2-5 und 5-2 dargestellten Rassenunterschiede bei dieser Baumart dürften aber

größere biologische Bedeutung haben als die Ernte von Saatgut in einem inländischen Herkunftsgebiet. Die Angabe über die Saatguternte dieser neophytischen Baumart in Beständen eines bestimmten Herkunftsgebiets liefert daher kaum erschöpfende Information über die erwartete Anbaueignung von Vermehrungsgut. Erst die nach Maurer *et al.* (2003) vor der Zulassung von Erntebeständen vorgenommene Prüfung der Rassenzugehörigkeit bietet eine wesentliche Grundlage dafür, von der Verwendung des Saatgutes der sog. Küstendouglasie einen späteren Mehrertrag zu erwarten (vgl. Beispiel 12-3); für die Zulassung von Ausgangsmaterial wie auch im Interesse des Schutzes genetischer Ressourcen müsste also Wesentliches hinzukommen (vgl. Kapitel 6.2). Auch Wolf (2012) warnte aufgrund von Untersuchungsergebnissen über Phänologie und Trockenheitstoleranz von Nachkommenschaften deutscher und nordamerikanischer Bestände dieser Baumart davor, Schlussfolgerungen pauschal für Saatguterntebestände von Herkunftsgebieten zu ziehen. Dieser Autor hielt vertiefende Untersuchungen von Anpassbarkeit und Anpassungsfähigkeit deutscher Bestände im Zusammenhang mit ihrem Ursprung für erforderlich.

Die Bedeutung, welche in Rechtstexten der Herkunft als dem Ernteort von Vermehrungsgut sowie dem betreffenden Herkunftsgebiet anstatt des Ursprungs beigemessen wird, mag angesichts der – trivialen – Tatsache gerechtfertigt sein, dass das Ausgangsmaterial in gewissem Maße angepasst sein musste, wenn dort Saatgut geerntet werden konnte. Dieser Grad von Anpassbarkeit träfe natürlich in Mitteleuropa so gut wie immer und überall zu. Von dieser Erwartung auszunehmen sind extrem starke ökologische Gradienten im Zuge der Verfrachtung vom Ernteort an den Anbauort von Vermehrungsgut. Von drastischen Verstößen gegen dieses allgemein bekannte biologische Prinzip wären vorwiegend abträgliche Folgen für den Wald und seine Besitzer zu erwarten. Betrachtet man gar die weite Ausdehnung der Wälder der Europäischen Union, so weisen weit auseinanderliegende Gebiete wohl noch mehr als die Herkunftsgebiete im Gültigkeitsbereich des FoVG verschiedene ökologische Charakteristika auf; die dortigen Populationen dürften daher in höherem Grade an unterschiedliche Bedingungen angepasst sein. Unter diesem Aspekt können Informationen über die ökologischen Bedingungen, denen das Ausgangsmaterial unterlag, dem Waldbesitz Anbauisiken bei Verwendung von Vermehrungsgut verringern helfen (vgl. fgrdeu.genres.de); jedoch gilt dies nur mit Einschränkungen.

Die im Gesetz vorgesehene Zuordnung auch allochthoner Populationen zu Herkunftsgebieten wäre genetisch nur zu begründen, wenn in diesen Populationen bisher während weniger Generationen oder gar nur einer einzigen Generation hinreichend spezifische und intensive evolutionäre Anpassungsprozesse abgelaufen sind. Es ist darauf aufmerksam zu machen, dass in einem strengen Sinne Herkunftsgebiete eine genetische Relevanz wohl nur insoweit besitzen können, als diese Gebiete Vorkommen umfassen, in welchen sich durch evolutionäre Anpassungsvorgänge bereits ein Zusammenhang zwischen der Beschaffenheit der Um-

welt und genetischen Strukturen einstellen konnte; dies ist vor allem in autochthonen Populationen der Fall. Wurde ein solcher Zusammenhang wie in allochthonen Populationen einmal zerstört, ist die genetische Bedeutung von Herkunftsgebieten in erster Linie auf Extremfälle wie den weiter Verfrachtung, etwa zwischen der norddeutschen Tiefebene und den Alpen oder allgemein zwischen sehr unterschiedlichen Höhenlagen, beschränkt, welche von großen Anpassungsdefiziten begleitet sein dürfte (vgl. Kapitel 10.3.1); man beachte allerdings das in Kapitel 3.4.2 erwähnte epigenetische Gedächtnis im Genom von Populationen. Im Beispiel 14-1 sind Ergebnisse zweier genetischer Inventuren in deutschen Buchenvorkommen referiert.

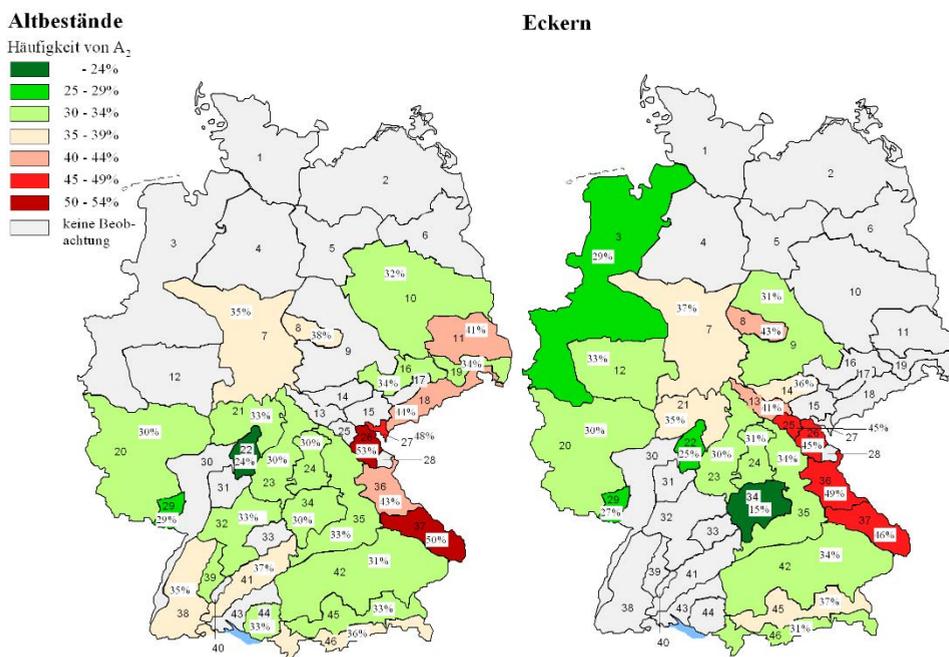


Abb. 14-4. Häufigkeiten des Allels A_2 am Genort PGM-A in Altbeständen der Buche und deren Samen in ökologischen Grundeinheiten; deren Nummern (vgl. Abb. 14-2) sind ebenfalls eingetragen (aus Konnert *et al.* 2000).

Beispiel 14-1. Regionale genetische Strukturen der Buche. Für das deutsche Verbreitungsgebiet der Buche, einer ganz überwiegend natürlich verjüngten Baumart mit grundsätzlich autochthonen Vorkommen, haben Konnert *et al.*

(2000) anhand umfangreicher genetischer Inventuren (mehr als 40.000 Proben) das geographisch-genetische Verbreitungsmuster von Allelen an vier Enzymgenloci, darunter PGM-A, in Altbeständen und dort geernteten Eckern erarbeitet (Abb. 14-4; vgl. die Beispiele 2-8 und 10-1). Altbäume und ihre Nachkommenschaft unterliegen spezifischen natürlichen und menschlichen Einflüssen. Die Diversitäten im Genvorrat der Altbestände sind i. Allg. geringfügig größer als in dem der (nach unterschiedlichen Verfahren geworbenen) Eckern. Die Diversitäten waren übereinstimmend gering; ihr Durchschnitt hatte die gleiche Größenordnung wie der in früheren regional begrenzten Inventuren gefundene Durchschnitt eines Satzes mehrerer Enzymgenloci (Turok *et al.* 1998a). Nur die Buchen einiger ökologischer Grundeinheiten wie die im Bayerischen Wald, dem Thüringer Wald und dem Erzgebirge wichen hinsichtlich ihrer allelischen Struktur und ihrer Diversität deutlich ab. Ein über das gesamte Untersuchungsgebiet hinweg klares geographisches Variationsmuster war nach dem Ergebnis einer Gruppierungsanalyse (Konnert *et al.* 2000) nicht zu erkennen.

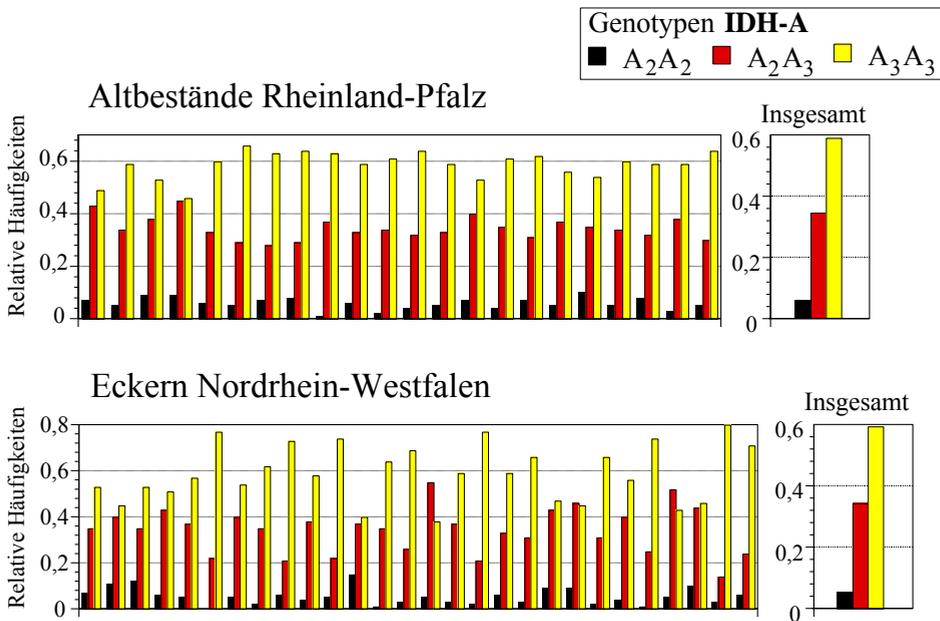


Abb. 14-5. Genotypische Strukturen am Enzymgenlocus IDH-A in autochthonen Altbeständen der Buche in Nordrhein-Westfalen (Herkunftsgebiet 810 01 Niedersächsischer Küstenraum und Rheinisch-Westfälische Bucht) sowie Rheinland-Pfalz (Herkunftsgebiet 810 07 Rheinisches und Saarpfälzer Bergland, kolline Stufe); nach Daten von Turok (1995) bzw. Turok *et al.* (1998a).

Teilweise zeigten sich zwischen den beprobten Populationen einiger ökologischen Grundeinheiten sogar erhebliche genetische Unterschiede. Neben den Besonderheiten der eiszeitlichen Refugien und der nacheiszeitlichen Rückwanderwege waren für die derzeitigen genetischen Strukturen in erster Linie wohl Selektion bzw. regionale Anpassung bestimmend. Hinsichtlich der Angepasstheit an rauhere Klimate (Mittelgebirge) sowie Schadstoffbelastung (vgl. Beispiel 2-8) haben am Genlocus PGM-A höhere Anteile des selteneren Allels A_2 höhere Heterozygotenanteile hervorgerufen.

Wie Inventuren am variablen Enzymgenlocus IDH-A in 22 rheinland-pfälzischen Altbeständen (Turok 1995) und den Samen 28 nordrhein-westfälischer Altbestände der Buche (Turok *et al.* 1998a) ergaben, sind einzelne Populationen durchaus deutlich differenziert (Abb. 14-5; vgl. auch die Beispiele 2-6 und 6-3). Im Vergleich der beiden Herkunftsgebiete anhand der Mittelwerte (im Bild ganz rechts) stellte sich allerdings deren so gut wie vollständige Übereinstimmung der genotypischen Strukturen an diesem Genlocus heraus. In beiden Gebieten handelte es sich fast ausschließlich um zugelassene Bestände. Dass in letzterer Untersuchung die Inventuren in verschiedenen Entwicklungsstadien vorgenommen wurden, mag zu einem etwas unterschiedlichen Ausmaß der Differenzierung der einzelnen Bestände beigetragen haben; auf die Mittelwerte der Allelhäufigkeiten wirkte sich dieser Umstand aber nicht aus.

Die beiden Inventuren, deren Ergebnisse in den Abbildungen 14-4 und 14-5 zusammengestellt sind, waren nicht speziell für den Vergleich der Buchenpopulationen in ökologischen Grundeinheiten bzw. Herkunftsgebieten geplant. Doch ist an Hand des Vergleichs mit Abb. 14-2 (oben links) abzuleiten, dass Buchenpopulationen beider Bundesländer an anpassungsrelevanten Genorten ein Differenzierungsmuster zeigen können, welches dem der Einteilung in (hier benachbarte) Herkunftsgebiete nicht unbedingt folgt. ♦

Von der Inventur ausschließlich allochthoner Bestände der Buche oder anderer Baumarten wären vermutlich andere Verhältnisse zu erwarten. Auch liegt vorerst eine entsprechend geplante Inventur größerer Ausschnitte aus dem Genom außerhalb des Bereichs unserer Möglichkeiten. Damit werden die Aussichten auf eine Herkunftsgebietsgliederung auf naturwissenschaftlicher Grundlage eingeschränkt.

Belletti *et al.* (2004) inventierten die allelische Struktur von Populationen der Esche (*Fraxinus excelsior* L.) in Norditalien und Bosnien-Herzegovina an sechs hochpolymorphen Kern-Mikrosatelliten. Die Differenzierung der Populationen war als gering zu bezeichnen, was auf Genfluss zurückgeführt wurde. Es gelang den Autoren jedoch, ökologisch relativ homogene Gebiete mit genetisch relativ homogenen Populationen in Verbindung zu bringen, um räumlich voneinander getrennte Herkunftsgebiete im Sinne der Europäischen Richtlinie bilden zu können. Die Ergebnisse der Untersuchung ebenfalls selektionsneutraler Polymorphis-

men der cpDNA an den europäischen Eichen – wie auch an anderen Baumarten – spiegeln im Wesentlichen die Abstammung der Bestände von Refugialpopulationen (Petit *et al.* 2003) sowie durch den Kunstanbau mit verfrachtetem Saatgut bedingte Abweichungen wider. Die Herkunftsgebiete neophytischer Baumarten dürften eine Verteilung wie die natürlich evolvierter Populationen noch kaum widerspiegeln; denn diese Vorkommen stellen wie bei den meisten anderen allochthonen Populationen den Zustand nach nur einer oder doch wenigen Generationen seit ihrer Verfrachtung dar.

Die Abgrenzung von Herkunftsgebieten stellt nach Entscheidungsgrund (14) der EU-Richtlinie die „Grundlage der [züchterischen] Auslese“ dar (Anonymus 2000). In Deutschland werden Herkunftsgebiete „abgegrenzt, damit Vermehrungsgut der Kategorien Quellengesichert, Ausgewählt (und teilweise der Kategorie Geprüft) entsprechend seiner natürlichen Differenzierung nach Herkunftsgebieten getrennt und gekennzeichnet angeboten wird“ (<http://fgrdeu.genres.de>). Nicht nur weichen diese Zielsetzungen deutlich voneinander ab; was unter natürlicher Differenzierung der Populationen verschiedener Herkunftsgebiete zu verstehen ist, hat wohl je nach Baumart auch ganz unterschiedliche, im Falle allochthoner Populationen sicher geringere, genetische Relevanz.

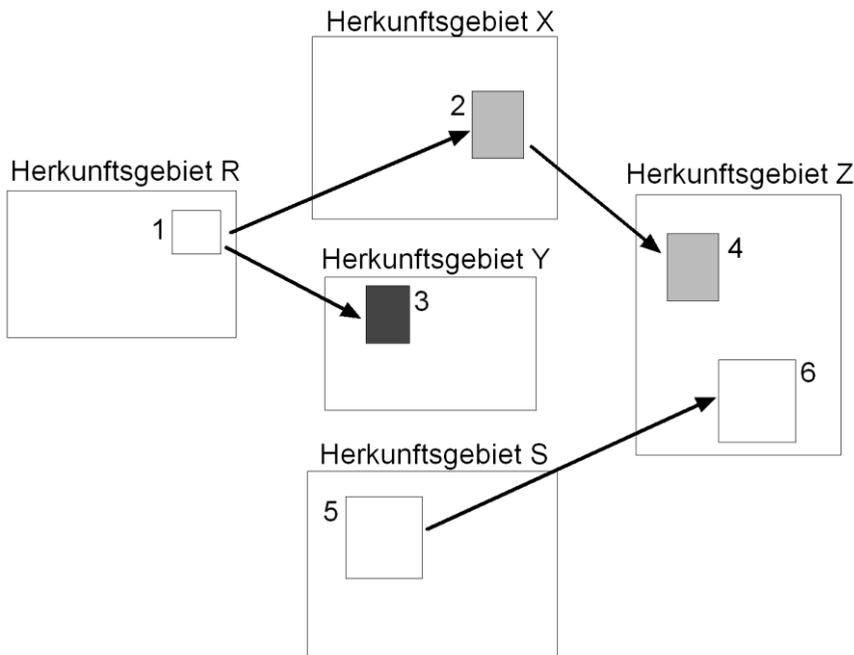


Abb. 14-6. Konsequenzen aus der Definition der Herkunftsgebiete bei freigestellter Verwendung dort geernteten Vermehrungsgutes (aus Hattemer *et al.* 1993, *loc. cit.* Kapitel 18.5).

Eine allochthone Baumpopulation wird ungeachtet ihres Ursprungs dem Herkunftsgebiet zugeordnet, in welchem ihr Anbauort liegt; dadurch wird ihre vorausgegangene Verfrachtung gewissermaßen sanktioniert. Mögliche Weiterungen dieses Sachverhalts sind anhand einiger konstruierter Fälle in Abb. 14-6 erläutert. Mit Vermehrungsgut, das in einer Population 1 im Herkunftsgebiet R geerntet wurde, können, da dessen Verwendung dem Käufer freigestellt ist, Bestände im Bereich der Herkunftsgebiete X und Y begründet werden. Obwohl die daraus entstehenden Populationen 2 und 3 beide von 1 abstammen, muss ihr Vermehrungsgut künftig getrennt in Verkehr gebracht werden; denn alle drei sind nunmehr verschiedenen Herkunftsgebieten R, X und Y zugeordnet. Begründet ein Waldbesitzer mit Vermehrungsgut der Population 2 eine Population 4 an einem Ort, welcher dem Herkunftsgebiet Z zugeordnet ist, so ist künftig Vermehrungsgut der vier Populationen 1, 2, 3, und 4 – wenn deren Alter es erlaubt und wenn sie als Ausgangsmaterial zugelassen sind – getrennt in Verkehr zu bringen. Wird schließlich mit einem in Population 5 im Herkunftsgebiet S geernteten Posten Vermehrungsgut eine Population 6 begründet, welche dem Herkunftsgebiet Z zugeordnet ist, so muss Vermehrungsgut der Populationen 4 und 6 nicht getrennt in Verkehr gebracht werden, Vermehrungsgut der Populationen 1, 2, 3 und 4 aber schon. Vermehrungsgut aus den Populationen 1, 2, 3 und 4 hat – falls Population 1 autochthon war – seinen Ursprung gemeinsam; unterschiedliche genetische Vergangenheit haben die betreffenden Populationen nur insofern, als sie in verschiedenen Herkunftsgebieten aufgewachsen sind. Ob und in welchem Grade sie genetisch untereinander bzw. von autochthonen Populationen, hier der Herkunftsgebiete R, X, Y und Z, genetisch differenziert sind, entzieht sich meist unserer Kenntnis.

Da Autochthonie keineswegs immer absolut sicher festgestellt werden kann und der Ursprungsort allochthonen Ausgangsmaterials von Vermehrungsgut in vielen Fällen unbekannt ist, zieht man sich in Rechtstexten grundsätzlich auf den Ernteort von Vermehrungsgut zurück – auch, wenn dessen Umweltbedingungen in ihrer Bedeutung für die Anpassbarkeit des Vermehrungsgutes an dessen späteren Anbauort im Einzelfall nicht bekannt sind. Allochthone Bestände sind – je nach Baumart – hierzulande häufig. Mit einer einmal stattgefundenen Verfrachtung können zwar genetische Veränderungen, aber entscheidende identitätsstiftende Angleichungen an die genetischen Strukturen der Populationen im nunmehrigen Herkunftsgebiet kaum verbunden sein. Es handelt sich dabei um genetische Prozesse, die erst seit einer oder weniger Generationen vor sich gehen, und deren Auswirkung auf den Grad der genetischen Differenzierung von Baumpopulationen kaum so groß sein kann wie im Falle autochthoner Populationen. Eine Angleichung der allochthonen Populationen im Bereich eines Herkunftsgebiets sowohl untereinander als auch an dortige autochthone Populationen ist daher nur nach unmittelbaren epigenetischen Anpassungsprozessen und/oder erst nach einem je nach der Stärke des Selektionsdrucks längeren Zeitraum zu erwarten.

ten. Ganz allgemein aber geht man bei der Suche nach Kriterien für die Abgrenzung von Herkunftsgebieten davon aus, dass homogene Bedingungen innerhalb eines Herkunftsgebiets zur Ausbildung entsprechend angepasster und einheitlicher Genotypen geführt haben, und stützt die Einteilung auf diese Annahme.

Allochthone Populationen können indessen die autochthone Population hinsichtlich ihrer Angepasstheit und ihres forstlichen Ertrags durchaus übertreffen, worauf in Kapitel 3.2.5 hingewiesen wurde, und wofür es in der Literatur über die Züchtung von Waldbäumen zahlreiche Beispiele gibt. Verhielte sich dies nicht so, wäre die Prüfung von Provenienzen als Züchtungsverfahren (Kapitel 10.3.1) und die Suche nach möglichen Mehrerträgen verfrachteter Populationen absurd; auch wären Anbauversuche mit Provenienzen exotischer Baumarten als Verfahren der Züchtung (Skroppa und Johnsen 2000) fragwürdig.

Da allochthone Populationen ihre früheren Anpassungsprozesse unter anderen Umweltbedingungen durchlaufen haben, ist von der Verwendung des Vermehrungsguts im gleichen Herkunftsgebiet kaum rasche Angleichung zu erwarten. Daher dürfte unter dem Aspekt des Schutzes forstgenetischer Ressourcen die Abgrenzung von Herkunftsgebieten der dem Gesetz unterliegenden Baumarten für den innerdeutschen Handel mit Vermehrungsgut erst in ferner Zukunft genetisch wirksam werden.

Wie anhand von Abb. 14-6 deutlich wird, wirkt bei freigestellter Verwendung von Vermehrungsgut die forstliche Praxis dieser Angleichung möglicherweise entgegen. Zwar wird in vielen Fällen im Rahmen der von den Bundesländern ausgesprochenen – förderrelevanten – Verwendungsempfehlungen Anpassung („Herkunftsempfehlungen“) die Verwendung von Vermehrungsgut aus dem betreffenden Herkunftsgebiet angeraten und teilweise forciert, doch sind diese Empfehlungen nicht für den gesamten Waldbesitz verbindlich.

Es erhebt sich die Frage, ob verfrachtete Populationen in einem bestimmten Gebiet nicht ebenso wie die dort autochthonen Populationen so etwas wie Landrassen oder Landsorten darstellen könnten. Nach der in der pflanzenzüchterischen Literatur üblichen Terminologie versteht man unter einer Landrasse eine Population einer Kulturpflanzenart, die zwar domestiziert, nicht unbedingt aber bewusst oder gar intensiv gezüchtet wurde, und die sich an die Verhältnisse eines Gebiets unter den Bedingungen des künstlichen Anbaus angepasst hat (Kuckuck 1970). In ihrem Tagungsbeitrag über Landrassen von Baumarten betont De Vecchi Pellati (1970), dass der Begriff der Landrasse nicht an verfrachtete Populationen gebunden ist; an Anbauten exotischer Baumarten ist die Bildung solcher Landrassen indessen besonders deutlich zu erkennen (Skroppa und Johnsen 2000). Die Eigenschaften von Landrassen der verschiedensten Arten werden unter den Aspekten von Angepasstheit und Anpassungsfähigkeit allgemein als positiv angegeben. In welchem Grade aus der Nachkommenschaft der zugelassenen Saatguterntebestände einer Baumart in einem bestimmten Herkunftsgebiet eine Landrasse wurde bzw. werden kann, hängt von der genetischen Ausgangssituation, der

Einheitlichkeit der Umweltverhältnisse, der Art und der Dauer menschlicher Einflüsse, von deren Auswirkungen (Selektionsdruck) sowie von der Beschaffenheit des Genflusses ab. Zweifellos kann diese Anpassung durch epigenetische Prozesse unmittelbar beschleunigt werden, doch verbietet sich vorerst eine endpültige Beurteilung.

Die evolutionären Kräfte wie Selektion und Genfluss sowie Zufallsefekte und menschlicher Einfluss wirken sowohl auf auto- als auch allochthone Populationen. Nur sind diese Kräfte in allochthonen Populationen im Zusammenhang mit Kunstverjüngung vermutlich anders und stärker. Es ist kaum zu verkennen, dass unser Wissen über die genetischen Implikationen der Ausscheidung von Herkunftsgebieten auch in dieser Hinsicht begrenzt ist.

An dieser Stelle ist ein Blick auf die Verhältnisse bei Gehölzen in der freien Landschaft angebracht. Auch hier handelt es sich schließlich um Holzpflanzen, welche gewisse Gemeinsamkeiten mit Waldbäumen aufweisen, teilweise den gleichen Pflanzenfamilien angehören, und welche in großem Umfange angepflanzt wurden und werden. Systematisch untersucht wurden Gemeinsamkeiten und Unterschiede unter dem Einfluss des Menschen jedoch noch nicht. Kowarik und Seitz (2003) stellten fest, dass menschlicher Einfluss auf Hecken stärker war als auf Wälder. Da aber Grenzen von Herkunftsgebieten für Vermehrungsgut von Landschaftsgehölzen durch Rechtsvorschriften ab dem 1.3.2020 festgelegt sein werden (§40 BNatSchG), verbleibt für die fachliche Diskussion zunächst keine Zeit. Vielleicht werden im Vollzug dieser Vorschriften gesammelte Erfahrungen diese fachliche Diskussion in Gang setzen.

Im Gegensatz zur Pflanzung von Waldbäumen unterliegt die Pflanzung gebietsfremder Gehölze in der freien Landschaft einem aus §40, Abs. 4 BNatSchG abzuleitenden Genehmigungsvorbehalt. Die Genehmigung darf nicht erteilt werden, wenn durch die Anpflanzung die Gefahr einer Verfälschung wildlebender Pflanzenarten oder von Populationen solcher Arten nicht auszuschließen ist (vgl. Frenz *et al.* 2009). Die Verdrängung bodenständiger Genotypen bereits durch eine geringe Anzahl von Individuen gebietsfremder Abstammung und eine Einengung des Genvorrats werden als Florenverfälschung angesehen (Frenz *et al.* 2009). Solche für die Erzeugung und Verwendung von Vermehrungsgut einschneidenden Vorschriften sind im Hinblick auf die künftige Entwicklung mehr oder weniger einheitlicher Populationen je nach Autochthonie bzw. Allochthonie der Populationen eines Gebiets unter genetischen Gesichtspunkten verschieden zu beurteilen. Die Verpflichtung zur Verwendung gebietseigenen Vermehrungsgutes begründen Frenz *et al.* (2009) mit der Vermeidung anthropogener genetischer Veränderungen der einheimischen Flora. In Fällen mangelnder Verfügbarkeit einer gebietseigenen Gehölzart wird sogar der Rückgriff auf Vermehrungsgut einer anderen Art gefordert; dies sei gegenüber der Verwendung gebietsfremden Vermehrungsgutes das „kleinere Übel“ (Frenz *et al.* 2009). Für Waldbäume wären solche Vorschriften undenkbar. Die Wahl von Vermehrungsgut für die künstliche Begründung von

Waldbeständen ist nicht genehmigungspflichtig; hier muss eben Aufklärung an die Stelle von Vorschriften treten.

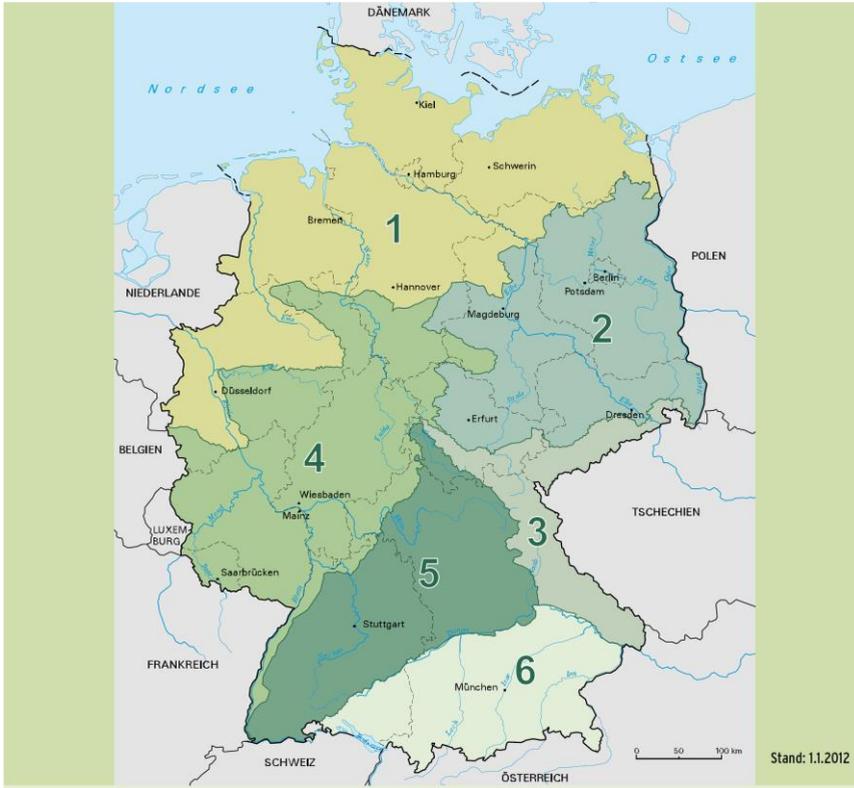


Abb. 14-7. Karte künftiger Herkunftsgebiete (Vorkommensgebiete) von Landschaftsgehölzen (aus Anonymus 2004).

Dass die Autochthonie des Ausgangsmaterials in der Definition von Herkunftsgebieten grundsätzlich keine Rolle spielt, ist auch nach Frenz *et al.* (2009) unbefriedigend. Diese Autoren diskutierten eingehend verschiedene in Deutschland praktizierte Vorgehensweisen bei der Ausweisung von Herkunftsgebieten für Gehölze und verglichen sie mit denen für Waldbäume. Sie schlugen vor, die 46 in der forstlichen Standortkunde üblichen ökologischen Grundeinheiten aus Praktikabilitätsgründen nach dem Muster der FoVHGv zu Herkunftsgebieten wie in der Abb. 14-7 zusammenzufassen. Geringfügig verschiedene Vorschläge verschiedener Autoren zu Herkunftsgebieten wurden inzwischen auf den neuesten Stand gebracht. Die Autoren betrachteten diese (damals neun, heute) sechs Gebiete als eine auch aus naturschutzfachlicher Sicht vertretbare (und von der Bund-Länder-Arbeitsgruppe ‚Forstliche Genressourcen und Forstsaatgutrecht‘ favorisierte)

Grundlage, verweisen aber auf die notwendige wissenschaftliche Vertretbarkeit der Festlegung von Grenzen. Nach einer Übergangszeit wird gem. BNatSchG am 1. März 2020 das Ausbringen gebietsfremder Arten in der freien Landschaft genehmigungspflichtig und diese Einteilung empfohlen; im Übrigen siegt das Gesetz die ausschließliche Verwendung gebietseigenen Vermehrungsguts vor. Leinemann und Steiner (2013) plädierten für die dringliche Ausweisung von Erntebeständen bereits vor jenem Stichtag.

Natzke (2003) beschrieb einen Weg, um über die Gestaltung von Ausschreibungen für Vermehrungsgut von Straucharten wenigstens extremen Verfrachtungen gegenzusteuern. Rumpf (2003) leitete aus seinen Erfahrungen mit der Einrichtung forstlicher Genressourcen Empfehlungen für die Verwendung des Vermehrungsgutes von Sträuchern ab.

Aufschlussreiche Beispiele geographisch-genetischer Variationsmuster gibt es auch für Straucharten. Leinemann *et al.* (2013) legten dazu Ergebnisse von der Hasel vor; durch die konsequente Anwendung des von den Autoren benutzten Instrumentariums lässt sich bei dieser Strauchart eine gewisse Einteilung begründen (Beispiel 12-15). Die beste Grundlage für sinnstiftende Gebietseinteilung ist die Autochthonie des Untersuchungsmaterials; starke Abweichungen von der in Abb. 12-13 gezeigten regionalen Gruppierung bei der Hasel können durchaus auf Allochthonie der betreffenden beprobten Populationen beruhen. Zweite Grundvoraussetzung ist die anhand eines feinmaschigen Gitternetzes vorgenommene Stichprobennahme (Manni *et al.* 2004). Bereits Leinemann *et al.* (2012) bemerkten, dass sich die untersuchten Populationen der Hasel zwar unterschieden, dass aber weder die Anzahl von Gebieten noch deren Grenzen zwingend festgelegt werden können. Nichtsdestoweniger stellen ökologisch-genetische Befunde eine mindestens ungefähre Grundlage für eine Gebietseinteilung dar. Eine auf diese Weise getroffene Einteilung wäre dann nicht nur an ökologischen, sondern ökologisch-genetischen Erkenntnissen orientiert.

Bei der Inventur sechs nuklearer Mikrosatelliten stellten Höltnen *et al.* (2014) eine deutliche genetische Differenzierung zwischen mehr als siebenhundert Wildäpfeln und 66 Sorten von Kulturäpfeln fest. Durch die Auswertung ihrer Inventurergebnisse gelang ihnen, auch Hybriden mit erheblicher Nähe zu Kulturäpfeln auszuscheiden und sie fanden an deutschen Vorkommen des Wildapfels eine deutliche geographische Strukturierung. Man darf annehmen, dass Wildapfelbäume kaum einmal gepflanzt und erst recht nicht über große Strecken verfrachtet worden sind, so dass die Vorkommen autochthon waren. Wenn auch das inventierte genetische Kompartiment kaum anpassungsrelevant ist, erkannten die Autoren die Bedeutung dieser regionalen Strukturierung für die künftig verbindlichen Herkunftsgebiete.

Für Hasel und Schlehe entwarfen Leinemann *et al.* (2010a) ein Verfahren zur Untersuchung genetischer Variation und Differenzierung von Populationen anhand von Klonarchiven, an welchen auch physiologische Untersuchungen vor-

genommen werden können. Damit ließen sich Anpassungszustand und Anpassungsvermögen, vor allem aber die Wirkung von Genfluss, physischer Populationsstruktur und Hybridisierung berücksichtigen. Aufgrund der Berücksichtigung genetischer Variationsmuster könnten die vorgenommenen Maßnahmen dem Anspruch gerecht werden, der Erhaltung genetischer Ressourcen zu dienen. Provenienzversuche, die das Instrument des reziproken Anbaus (s. Kapitel 10.3) benutzen, sind im Hinblick auf die Erzeugung von Vermehrungsgut besonders instruktiv.

Kleinschmit *et al.* (2004) unterschieden zwischen drei Methoden der Abgrenzung forstlicher Herkunftsgebiete. Weitaus am häufigsten bzw. in erster Näherung wurden solche Gebiete anhand (1) ökologischer Gegebenheiten abgegrenzt. Hierbei bleibt genetische Differenzierung der betreffenden Populationen außer Betracht. In diesem Falle werden mit Blick auf den Klimawandel Änderungen der derzeitigen Einteilung erforderlich, worauf Liesebach und Schneck (2016) hinweisen. Sie machten auch darauf aufmerksam, dass dies Weiterungen für die derzeitigen Verwendungsempfehlungen hat. Die Abgrenzung allein aufgrund des genetischen Differenzierungsmusters (2) an selektionsneutralen Markergenenloci trägt wichtigen Eigenschaften wie Anpassbarkeit und Wuchsverhalten kaum Rechnung. Wie die beiden vorigen erfordert die Basierung auf (statistische) Zusammenhänge zwischen (genetisch kontrolliertem) Wachstum und Umweltvariablen (3) intensive experimentelle Forschung bei gut geplanter Probennahme (autochthoner Populationen); auch sie führt nicht zu genau festlegbaren Grenzen, erlaubt aber für die praktische Anwendung die Herleitung gleitender Verschiebungsregeln, welche die Grundlage für Empfehlungen bzw. Vorschriften liefern können. Den geringsten Aufwand erfordert die Basierung auf ökologische Gesichtspunkte, den höchsten die von Leinemann *et al.* (2010a) vorgeschlagene systematische Untersuchung der Zusammenhänge zwischen Umwelt und (genetisch kontrolliertem) Wachstum. Vander Mijnsbrugge *et al.* (2005) sehen in der Inventur autochthoner Restvorkommen ein wichtiges Instrument zur Festlegung von Herkunftsgebieten. Es ist also zu entscheiden, welche Ansprüche man an die Qualität der Ergebnisse stellt und welchen Aufwand man leisten kann.

Die Auswirkungen der Samenernte auch in allochthonen Populationen bzw. die Verwendung von Vermehrungsgut autochthoner oder allochthoner Populationen in anderen Gebieten als dem Erntegebiet werden auch in Zukunft eine Frage empirischer Forschung bleiben. In einer Meta-Analyse zahlreicher Untersuchungen der Anbaueignung des Vermehrungsgutes von Populationen von Landschaftsgehölzen kommen Liesebach *et al.* (2007) zu dem Schluss, dass Herkunftsgebiete ausgeschieden werden sollten, und dass zur Vorsorge die Verwendung des Vermehrungsgutes bestimmter Gebiete empfohlen werden sollte. Damit die Ausweisung solcher Gebiete sinnvoll wird, gehörte dazu die Berücksichtigung verschiedener Aspekte wie die Differenzierung der standörtlichen Gegebenheiten, die Verbreitungsgebiete und Verbreitungsdichte der Arten, genetische und phänotypi-

sche Differenzierungen und der Umfang des künstlichen Anbaus in der Vergangenheit. Das mehrfach zitierte Ergebnis der Arbeit von Leinemann *et al.* (2013) legt nahe, zur wenigstens exemplarischen Untersuchung des genetischen Variationsmusters von Straucharten solche Populationen heranzuziehen, für deren Autochthonie es starke Argumente gibt. Die Prüfung der Nachkommenschaft anderer Populationen dient gleichwohl der Erkundung der Anbaueignung ihres Vermehrungsgutes. Es versteht sich von selbst, dass die Gebietseinteilung ebenso wie die darauf basierenden Empfehlungen praktikabel sein müssen. Man darf erwarten, dass neben der Festlegung von Herkunftsgebieten auch Grundsätze für die Ausweisung von Erntebeständen und deren Beerntung ausgesprochen werden.

Kowarik und Seitz (2003) argumentierten für die Verwendung gebietseigener Gehölze. Sie warnten vor weiterer Verfrachtung und betonten die Notwendigkeit der Kontrolle der Erzeugung von Vermehrungsgut und des Handels. Jones *et al.* (2001) berichteten von eklatanten Mängeln allochthonen Vermehrungsgutes des Weißdorns (*Crataegus monogyna*) verschiedener britischer Populationen und solcher vom europäischen Festland beim Anbau in Wales im Vergleich zu Vermehrungsgut örtlichen Ursprungs. Am Beispiel einiger intensiv untersuchter Populationen von Straucharten wie *Prunus spinosa* und *Cornus sanguinea* gelangt Fronia (2009) zu der Erkenntnis, dass die gefundenen Unterschiede zu gering sind, als dass sie die Ausscheidung von Herkunftsgebieten in Mitteleuropa rechtfertigten.

Aus der forstlichen Provenienzforschung, besonders aber aus Anbauversuchen mit der Nachkommenschaft allochthoner Populationen, gibt es ganz überraschende Beispiele sowohl von Fehlschlägen als auch ganz überragender Wuchsleistung von Beständen, welche mit weit verfrachtetem Vermehrungsgut begründet wurden.

Rau und Brockhaus (1995) erwähnten zwar die ‚Kritik mancher Forstgenetiker‘ an der damals vorgenommenen und bis heute gültigen Einteilung, doch wurde dieser Kritik nicht mit Argumenten begegnet. Es wäre wünschenswert, außer der Anführung pragmatischer Gründe für eine Art der Einteilung – für die gewiss vieles spricht – auch ungelöste Grundprobleme anzusprechen. Bei aller Notwendigkeit, zur Herstellung von Markttransparenz eine ökologisch-geographische Gliederung vorzunehmen, darf nicht verkannt werden, dass angesichts des verbreiteten Nebeneinanders autochthoner und allochthoner Populationen – die aber im konkreten Fall nicht als solche erkennbar sind – fundierte biologische Argumente für bestimmte Vorgehensweisen bei der Einteilung offenbar nur schwer zu formulieren sind. Der Hinweis auf bestehende Wissenslücken ist für die Öffentlichkeit dabei sehr wichtig. Da verständlicherweise nicht *alle* biologischen Grundlagen von Vorschriften je restlos aufgeklärt werden *können*, ist diese Feststellung auch kaum geeignet, die Akzeptanz dieser Vorschriften zu untergraben; das Gegenteil dürfte der Fall sein. Im Zusammenhang mit der Anpflanzung von Gehölzen in der freien Landschaft betonten Frenz *et al.* (2009) die Notwendigkeit plausibler Abgrenzung von Herkunftsgebieten und erinnern – wenn auch in einem

sehr speziellen Zusammenhang – an eine stets bestehende Transparenzpflicht.

In welchem Umfang Gehölze außerhalb des Waldes allochthon sind, und wo ihre Ursprungsgebiete liegen, ist wie im Falle von Waldbäumen wohl nur in wenigen Einzelfällen bekannt (vgl. Leinemann *et al.* 2010b), und daran wird sich kaum jemals viel ändern. Befunde über eiszeitliche Refugien und die Differenzierung der von dort aus zurückgewanderten Populationen liefern im Zusammenhang mit geschichtlichen Informationen vielleicht Argumente für die eine oder andere Einteilung.

In der Öffentlichkeit des mit der Erzeugung und Inverkehrbringung von Vermehrungsgut befassten Wirtschaftszweigs wird das Verständnis für die künftigen Regelungen eher herzustellen sein, wenn sie nicht mit detaillierten ‚genetischen Notwendigkeiten‘ begründet werden (hierüber herrscht keine vollständige Klarheit), sondern lediglich dem Zweck dienen, die Verfrachtung von Populationen über markante ökologische Grenzen hinweg zu beenden. Damit wird einer vielfach gestützten Erfahrung nicht nur mit Holzpflanzen entsprochen. Angesichts des weiten europäischen Marktes sind Angaben über das Herkunftsgebiet für den Käufer von Vermehrungsgut eben nicht unerheblich. Auf einem weiteren Blatt müssen das Ausgangsmaterial von Vermehrungsgut und die Verfahren der Saatgutgewinnung stehen.

Eine Übersicht derzeitiger Vorschriften und Empfehlungen zur Praxis der Ausschreibung, Beschaffung und Verwendung des Vermehrungsgutes von Gehölzen gab das Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit heraus (Barsch *et al.* 2012).

14.3.2 Ausgewähltes Vermehrungsgut

„Wenn auch die Saatgut-Anerkennung der Bestände zunächst in der Regel nur nach dem Phänotyp ausgesprochen werden kann, so könnten wir uns über den Erbwert doch im Laufe einiger Jahrzehnte vielfach Klarheit verschaffen, wenn durch eine sorgfältig geführte Bestandschronik die Saatgutberkunft festgehalten wird. Damit auf diese Weise aber überdurchschnittliche genetische Veranlagung bewiesen werden kann, dürften die Anerkennungseinheiten räumlich nicht zu ausgedehnt abgegrenzt werden.“

(ROHMEDER und SCHÖNBACH 1959, *loc. cit.* Kap. 312.21)

„... but little attention is typically paid to the importance of selecting appropriate genetic sources to produce planting material.“

(FAO 2013)

Gem. §4 FoVG müssen Erntebestände zur Erzeugung marktfähigen Vermehrungsgutes gewisse Voraussetzungen erfüllen; sie werden in Anlage 1 der FoVZV (Anonymus 2002b) spezifiziert. Zur Inverkehrbringung der Nachkommenschaft eines Bestandes als Geprüftes Vermehrungsgut berechtigt erst die Überlegenheit

dieser Nachkommenschaft in wichtigen Auslesemmerkmalen gegenüber einem Sortiment von Standards in einer Versuchsserie (vgl. Anlage 1, Kapitel III der FoVZV). Ist diese Art der Auslese zwar grundsätzlich geeignet, den forstlichen Ertrag zu heben, so ist die Nachkommenschaftsprüfung solcher Bestände im Verhältnis zur gewonnenen Information doch kostspielig und zeitaufwendig (vgl. Kapitel 10.4.2). Im erforderlichen Umfang wird diese Kategorie von Vermehrungsgut auch erst mittelfristig zur Verfügung stehen. Nach dem Stande von 2013 umfassten die zur Erzeugung Qualifizierten Vermehrungsgutes zugelassenen Samenplantagen eine Fläche von 553 ha und die zur Erzeugung Geprüften Vermehrungsgutes zugelassenen Bestände und Samenplantagen 1.115 ha. Infolge der vorerst geringen Verfügbarkeit Geprüften Vermehrungsgutes wird derzeit fast ausschließlich Ausgewähltes Vermehrungsgut in Verkehr gebracht, das aber nicht selbst einer Prüfung unterzogen, sondern dessen Ausgangsmaterial ohne versuchsmäßige Nachkommenprüfung, d.h. anhand des im Gelände ausgeprägten Phänotyps, ausgewählt bzw. zugelassen wurde.

Der Erntebestand muss zu einem einzigen Herkunftsgebiet gehören. Bei Baumarten, die in dem betreffenden Herkunftsgebiet natürlich vorkommen, werden bevorzugt autochthone Erntebestände zugelassen. Bei anderen Baumarten kommt solchen Beständen der Vorzug zu, welche sich auf dem gegebenen Standort phänotypisch bewährt haben und deren Ursprung bekannt ist. Bei Eichen und Birken ist eine gewisse Beimischung anderer Arten der jeweils gleichen Gattung im Erntebestand bzw. im Erntegut zulässig; bei Vogelkirsche ist insbesondere auf ausreichende Entfernung von Kulturkirschen zu achten. Andere Baumarten, bei welchen Introgression durch Kulturformen in Frage kommt, unterliegen eben nicht dem FoVG.

Erntebestände der bestandsbildenden Baumarten müssen eine baumartenspezifische Mindestfläche und eine gewisse Anteilsfläche der zugelassenen Baumart aufweisen. Sie bestehen aus fruktifikationsfähigen (!) Bäumen in guter Verteilung, so dass gegenseitige Befruchtung gewährleistet ist. Zur Vermeidung von Verlusten an genetischer Vielfalt dürfen ferner sowohl die Anzahlen der Bäume insgesamt als auch die der beernteten Bäume gewisse Untergrenzen nicht unterschreiten. Diese Vorgaben sind tabellarisch zusammengestellt. So müssen Buchenbestände >70jährig sein und eine Mindestfläche von 2,5 ha aufweisen. In Seehöhen zwischen 500 m und 800 m reduziert sich diese Größe auf 1,0 ha, in Seehöhen über 800 m auf 0,25 ha. In Tieflagen müssen die Bestände eine Mindestbaumzahl von 40 haben; mindestens 20 hiervon müssen beerntet werden. In Seehöhen über 500 m reduzieren sich die Baumzahl auf 20 und die Zahl der Erntebäume auf 10. Ein gewisses Mindestalter und der Entwicklungsstand müssen die Ansprache der nachfolgend skizzierten Auslesekriterien ermöglichen. Allen voran steht eine Anforderung an die phänotypische Struktur: „Die Erntebestände müssen in den zu beurteilenden phänotypischen Merkmalen unter Berücksichtigung der normalen individuellen Variabilität ausreichend einheitlich sein, um eine Bewertung für den

gesamten Erntebestand zu ermöglichen“. Sie müssen – offensichtlich an die im Herkunftsgebiet herrschenden ökologischen Bedingungen – angepasst und gesund sowie von hoher Widerstandsfähigkeit gegenüber Schadorganismen und abiotischen Schadeinflüssen sein. Der Holzvolumenzuwachs muss über dem Mittelwert vergleichbar bewirtschafteter Bestände unter ähnlichen ökologischen Bedingungen liegen. Als wesentliches Kriterium kann die Holzqualität herangezogen werden, wenn sie sich stark auf den Wert des Holzes auswirkt. Bäume in Saatguterntebeständen müssen besonders gute phänotypische Merkmale aufweisen, insbesondere Geradschaftigkeit, Wipfelschäftigkeit und Schafrundheit, gute Verzweigung und Feinastigkeit. Der Anteil von Bäumen mit Zwieseln oder Drehwuchs darf nur gering sein. Je nach Baumart sollen auch Vollholzigkeit, Kronenform, Rindenstruktur, Astwinkel, gute natürliche Astreinigung sowie Überwallung von Astnarben und Wunden Berücksichtigung finden.

Schließlich ist der Bestand auf seinen vom Antragsteller der Zulassung bestimmten Zweck zu beurteilen. Zu dem in Kapitel 6.2 umrissenen Katalog von Verifikatoren im Zusammenhang mit der Ausweisung von Genressourcen bestehen große Unterschiede.

Die Erfolgswirksamkeit, d.h. ein Züchtungsfortschritt einer nach den vorgenannten Kriterien vorgenommenen Auslese auf erhöhten forstlichen Ertrag ohne Nachkommenschaftsprüfung, ist wohl nur als gering zu vermuten. Zu den Gründen zählen die Heterogenität der Umwelt und die der waldbaulichen Vorbehandlung, die geringe Intensität der Auslese und der weitreichende Genfluss. Daher wird derzeit auch in Deutschland die Nachkommenschaft zahlreicher Bestände unter dem Aspekt ihrer eventuellen späteren Zulassung zur Gewinnung Geprüften Vermehrungsgutes in Feldersuchen jahrzehntelanger Dauer geprüft. Würden zum Zeitpunkt der Gewinnung des Versuchsmaterials Beobachtungen über die phänotypische Struktur der Erntebestände angestellt, könnten solche Aufzeichnungen eines Tages exemplarisch etwas Licht in die Frage der züchterischen Wirksamkeit der Auslese von Saatguterntebeständen ohne Nachkommenprüfung bringen (s. die Vorbemerkung zu diesem Unterkapitel). Genetische Vergleiche zwischen Altbestand und dort geerntetem Saatgut zeigen wechselnde Ergebnisse (vgl. die Kapitel 2.4, 11 und 12).

Selbst bei Einhaltung der in Kapitel 11.3.1 beschriebenen Vorkehrungen für eine repräsentative Samenernte gibt es kaum genetisches Gleichgewicht, d.h. genau übereinstimmende genetische Strukturen von Eltern- und Nachkommengeneration. Daher dürfte die genetische Struktur bereits des Saatgutes von der des Erntebestandes in so gut wie allen Fällen mindestens etwas abweichen (Hattermer *et al.* 2000). Die Dynamik genetischer Strukturen ist längst Lehrbuchwissen (Rohmeder und Schönbach 1959). Ist schon weder erwiesen noch vorstellbar, dass unter den Bedingungen der Naturverjüngung (vgl. Kapitel 11.2) genetisches Gleichgewicht besteht, so trifft dies erst recht auf die künstliche Bestandsverjüngung zu, bei welcher Bestände beerntet und mit diesem Vermehrungsgut nach

Anzucht von Pflanzmaterial anderwärts Bestände gepflanzt werden. Fälle sowohl mehr als auch weniger ausgeprägter Dynamik genetischer Strukturen wurden in den Beispielen des Kapitels 11.3 anhand von Inventurdaten genetischer Marker skizziert.

Die Annahme, dass die vielen für die forstliche Ertragsbildung mitverantwortlichen Gene von Bäumen insofern einen Sonderfall in der Biologie darstellten, indem es auf sie nicht ankäme, ist kaum zu begründen. Es wäre unangemessen, die Beteiligung polymorpher Gene an der Ausprägung der für die Auswahl von Ausgangsmaterial grundsätzlich in Abrede zu stellen. Bereits seit langem hat dieses Thema die Forstwirtschaft beschäftigt. In einer gewissen Vereinfachung von Anweisungen der schwedischen Forstverwaltung aus dem Jahre 1943 schlug Lindquist (1946, *loc. cit.* Kapitel 3) vor, Bestände hinsichtlich ihrer Eignung als Saatgutertebestände nach ihrem Phänotyp in drei Klassen einzuteilen und zu kartieren. Im Beispiel der Kiefer waren dies Plusbestände, Normal- und Minusbestände. Plusbestände sollten durch die umgehende Entnahme einzelner breitkroniger und unterdrückter Bäume gewissermaßen saniert werden.

Die Besonderheiten des Standortes und die der waldbaulichen Behandlung tragen bekanntermaßen zum phänotypischen Erscheinungsbild der Saatgutertebestände bei. Ob die Pflege solcher Bestände zur Erleichterung der Zulassung wie etwa durch den Aushieb von Bäumen mit ungünstigen Formeigenschaften zur Verbesserung des forstlichen Ertrags der Folgebestände führt, hängt vom örtlichen Grade der genetischen Kontrolliertheit dieser Eigenschaften und vom Reproduktionssystem ab (Hattemer 1987).

Darüber, dass phänotypisch überlegene Bestände ohne Nachkommenschaftsprüfung auch nicht ohne weiteres einfach als Genressourcen gelten können, herrschte eigentlich nie Unklarheit. Die Auswahlkriterien für Genressourcen und die Zulassungskriterien von Saatgutbeständen sind im Übrigen sehr verschieden. Werden Genressourcen auch bevorzugt in dieser Kategorie von Beständen ausgewählt, müssen sie doch auch einer Untersuchung nach Art von Kapitel 6.2 unterzogen werden.

Soweit es sich bei zugelassenem Ausgangsmaterial um Bestände handelt, sind diese kaum vollständig isoliert; vgl. die Kapitel 7.4.1 und 11.3.1. Die Forstvermehrungsgut-Zulassungsverordnung (FoVZV, Anonymus 2002b) verlangt nur „ausreichende Entfernung“ zu „phänotypisch schlechten“ Beständen der gleichen Baumart. Dies gilt ungeachtet der genetischen Kontrolliertheit der für die Einstufung als phänotypisch ‚gut‘ oder ‚schlecht‘ maßgeblichen Merkmale. „Ausreichende Entfernung“ muss auch zu solchen Beständen bestehen, „die bei den betreffenden Arten einkreuzen (!) können. Dies gilt insbesondere bei autochthonen Erntebeständen, die von nicht autochthonen Beständen oder Beständen unbekanntem Ursprungs umgeben sind.“ Die Verordnung bestimmt ferner: „Bei der Vogelkirsche ist insbesondere auf ausreichende Entfernung von der Kulturkirsche zu achten.“ Der Anteil effektiven Externpollens ist von sehr vielen Fakto-

ren abhängig. Dementsprechend gehen Schätzungen dieses Anteils weit auseinander. Gleiches gilt für die gemessenen Entfernungen. Schließlich ist die Auswirkung dieses Pollens auf die phänotypische Struktur der Nachkommenschaft der Empfängerpopulationen kaum jemals mehr als nur annähernd bekannt. Angesichts dieser Ungewissheiten kann ‚ausreichende Entfernung‘ nur im Einzelfall und nur ganz ungefähr zutreffen.

Die genetische Differenzierung von Erntebestand und Nachkommenschaft dürfte sich schließlich irgendwie phänotypisch auswirken, auch wenn dies erst später messbar wird, – nicht notwendig erst dann, wenn die Nachkommen das Alter der Erntebestände zum Zeitpunkt der Zulassung erreicht haben (Abb. 1-3). Nichtsdestoweniger hält man in forstlichen Zirkeln Deutschlands und anderer Länder an der Vorstellung fest, dass genetische Strukturen im gesamten Genom beim Generationenübergang erhalten bleiben; dennoch erwartet man von der mit unbekannter, vermutlich geringer, Effizienz vorgenommenen Auslese von Saatguterntebeständen ohne Nachkommenschaftsprüfung verbreitet einen positiven phänotypischen Effekt auf des Vermehrungsgut. Eine Diskussion des genetischen Gehalts dieser Vorschriften ist nicht einfach zu führen. Bereits dem Hinweis auf die – wie seit langem bekannt – fehlende wissenschaftliche Grundlage für die Erwartung erhöhten Ertrags von der Verwendung Ausgewählten Vermehrungsgutes begegnet die Feststellung, man sei gegen das Gesetz oder agiere gar gegen dasselbe. Überreaktionen dieser Art sind zu verstehen aus dem Bestreben, etwas Gutes für den Wald zu tun und Kritik fernzuhalten. Nichtsdestoweniger ist das hundertfach Behauptete bzw. Praktizierte²⁵ nicht gleichgültig hinzunehmen, sondern gelegentlich neu zu durchdenken. Die Auswahl von Saatguterntebeständen ohne Prüfung der Nachkommenschaft mutet heute etwas archaisch an. Zwar hat das empirische Vorgehen des vorgeschichtlichen Züchters von Kulturpflanzen schon lange vor dem Einsatz moderner Methoden große Erfolge gezeitigt, jedoch erst nach vielen Generationen; diese machten im Falle von Waldbäumen bei dieser wenig intensiven Art künstlicher Auslese vermutlich einen Zeitraum aus, welcher den seit dem Ende der letzten Eiszeit erheblich überstiege.

Ob die mit der Auswahl des Ausgangsmaterials Ausgewählten Vermehrungsgutes verknüpfte *Erwartung* einer Verbesserung des forstlichen Ertrags (vgl. die Entscheidungsgründe der Richtlinie 1999/105 bzw. §1 FoVG) *zutrifft*, bleibt nach wie vor *wenigstens exemplarisch zu belegen*.

Die Methode bestünde darin, die Nachkommenschaften einer repräsentativen Stichprobe von Beständen in Feldversuchen nach dem in Kapitel III der Anl. 1 zur FoVZV (Anonymus 2002b) für Geprüftes Vermehrungsgut vorgesehenen Modalitäten zu prüfen. Hiermit ließen sich zunächst Informationen über den Erfolg der Auslese der gerade geprüften Bestände gewinnen. Um auch ein für alle Mal Klarheit über die Erfolgsaussicht der Bestandesauslese herzustellen, ist die

²⁵ Vor Zweifeln an der Ratsamkeit dieser Art der Auswahl von Saatguterntebeständen wurde gewarnt, denn sie seien geeignet, in der forstlichen Öffentlichkeit Verunsicherung hervorzurufen.

Korrelation zwischen den Ertragsdaten von Erntebeständen und ihren Nachkommenbeständen zu schätzen (Hattemer 1987); statistisch adäquate Schätzungen dieser Art fehlen bisher. Diese Nachkommenschaftsprüfungen erfordern zwar kostspielige, nichtsdestoweniger elementare Arbeitsgänge, die jedem Züchter geläufig sind. Damit wäre denn auch der Frage nachzugehen, ob ein eventueller Züchtungsfortschritt die mit der praktizierten Art der Auslese verbundenen Nachteile überwiegt. Schmidt-Vogt (1977) stellte aufgrund von Versuchsergebnissen zum Jugendwachstum von Fichte fest, dass die phänotypische Auslese von Saatguterntebeständen durch Nachkommenschaftsprüfungen fachlich fundiert werden sollte; das genetische Wuchspotential von Fichtenpopulationen sei durch die phänotypische Ansprache im Wald nicht zu erkennen. Grotehusmann (2009) bezeichnete die Nachkommenschaftsprüfung von Saatguterntebeständen schlicht als unverzichtbar. Steiner (2012) wies darauf hin, dass das in §1 FoVG erscheinende Attribut ‚hochwertig‘ von Vermehrungsgut gewisse Voraussetzungen hat, welche durch die gesetzlichen Vorschriften über Ausgewähltes Vermehrungsgut derzeit kaum erfüllt werden. Am Beispiel von Sonderherkünften – solche Bestände heben sich phänotypisch aus den in Herkunftsgebieten anerkannten [heute: zugelassenen] Waldteilen heraus – stellte bereits Fröhlich (1966) fest, dass „Nachkommenschaftsprüfungen [...] als Grundlage für Anbauempfehlungen dringend erforderlich“ sind. Diese Notwendigkeit dürfte erst recht dann vorliegen, wenn nicht nur Empfehlungen ausgesprochen, sondern die Ernte marktfähigen Saatgutes auf hierfür zugelassenes Ausgangsmaterial beschränkt werden soll.

Für die Anwendung unter speziellen Bedingungen, wie sie teilweise in Österreich – aber sicher nicht nur dort – vorliegen, schlug Geburek (1994) die Unterscheidung einer weiteren Kategorie „genetisch hochwertig“ vor. Sie sollte auf populationsgenetisch relevante Kriterien wie den Auswahlmodus der Erntebestände, die Anzahl der zu beerntenden Bäume, Umstände bei der Pflanzenanzucht u.a. gestützt sein. Dabei handelt es sich um etwas weniger rigide, gegenüber dem Verfahren bei Genressourcen einfacher zu beurteilende, Verifikatoren. Es mag Gründe gegen erhöhte Komplexität der Gesetzgebung geben; die Einbeziehung genetischer Aspekte in künftige Bestimmungen über Ausgewähltes Vermehrungsgut ist indessen mehr als nur erwägenswert.

Die Richtlinie 1999/105 erlaubt den Ausschluss erwiesenermaßen ungeeigneten Ausgangsmaterials von der Ernte verkehrstauglichen Vermehrungsgutes (Ackzell und Turok 1995). Die hierzulande geübte Praxis der Auswahl von Erntebeständen geht über jene Vorschriften indessen weit hinaus und die gesetzlich vorgeschriebene Auswahl von Saatguterntebeständen impliziert eine Verringerung der insgesamt zur Gewinnung marktfähigen Vermehrungsgutes verfügbaren Waldfläche. Nach Zahlenangaben der Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung aus dem Jahre 2013 (www.ble.de) waren in der damaligen Bundesrepublik Deutschland im Durchschnitt aller Baumarten nur etwas weniger als zwei Prozent der Waldfläche (lt- Bundeswaldinventur) zur Saatguternte zugelassen. Für die

Buche gaben Kleinschmit *et al.* (2008) einen Anteil von etwa fünf Prozent der von dieser Baumart eingenommenen Waldfläche an-

Hinweisen, dass der Flächenanteil zugelassener Bestände doch sehr gering sei, begegnete man früher mit dem Hinweis, die Fertilität der Waldbäume, zumal der am weitesten verbreiteten Koniferen wie Fichte und Kiefer, sei so enorm, dass dieser Anteil noch viel zu groß sei und mehr einfach nicht benötigt werde. (Dabei drängt sich der Gedanke an weniger häufige und weniger intensive Beerntung ein und desselben Bestandes auf; vgl. Kapitel 14.3.3). Wohl ist die Elterngeneration des vermarkteten Saatgutes groß, aber trotz geringer genetischer Differenzierung nicht homogen gemischt; für die Anpassung an künftige Umweltbedingungen relevante genetische Varianten sind nicht unbedingt mit ähnlicher Häufigkeit im gesamten Verbreitungsareal der Baumarten verteilt. Von der faktischen, indirekt gesetzlich verfügbaren Konzentration der Saatguternte auf einen geringen Teil der Waldfläche sind jedenfalls Einbußen an genetischer Variation zu erwarten. Diese sind sicher nicht drastisch, doch ist zu bedenken, dass dieses Verfahren seit Jahrzehnten praktiziert und diese Praxis sicher noch lange beibehalten werden muss. Die geringe Neigung, angesichts bestehender Ungewissheit etwas an den geltenden Vorschriften zu ändern, wurde schon mit dem Hinweis begründet, über die Erfolgswirksamkeit dieser Art der Bestandesauslese herrsche noch ein Wissenschaftsstreit. Dies kann aber kaum zutreffen – es hat auf diesem Gebiet keine Forschung gegeben, über deren Methodik und deren Ergebnisse hätte gestritten werden können. Nach wie vor ist unbekannt, ob sich die Beschränkung der Saatguternte auf einen so geringen Flächenanteil genetisch rechtfertigen lässt. Infolgedessen ist es an der Zeit, die fachliche Fundierung der Ausweisung von Saatgut-erntebeständen in Angriff zu nehmen.

Zum Zeitpunkt des Erlasses des ersten Gesetzes über forstliches Saat- und Pflanzgut (Anonymus 1957), also 14 Jahre vor Beginn der mit Hilfe genetischer Marker betriebenen empirischen populationsgenetischen Forschung an Waldbäumen überhaupt, waren wesentliche Elemente des Reproduktionssystems von Waldbaumpopulationen experimentell noch weniger untersucht. Zum Zeitpunkt des Erlasses der Richtlinie 1999/105 im Jahre 1999 (Anonymus 2000) und des Forstvermehrungsgut-Gesetzes (Anonymus 2002a) waren sie es jedoch; nur wurde der in der ersten Vorbemerkung zu diesem Unterkapitel zitierte, vor mehr als fünf Jahrzehnten geschriebene, Satz bisher kaum beherzigt. In jenem Satz wäre lediglich der Begriff ‚Anerkennung‘ durch den zwischenzeitlich eingeführten Rechtsbegriff der Zulassung zu ersetzen. Die Größe der Beerntungseinheiten könnte sich ganz nach der Vorgehensweise der erforderlichen Versuche richten. Im Übrigen wurde schon damals die fehlende wissenschaftliche Grundlage des späteren Gesetzestexts mit großer Klarheit festgestellt und der zitierte Satz ist so aktuell wie damals.

14.3.3 Saatguternte

„Im Sinne einer Sicherung der genetischen Vielfalt muß ferner darauf geachtet werden, daß die zugelassenen Bestände auch tatsächlich alle und nicht nur besonders einfach und billig beerntbare Bestände beerntet werden. Die Informationen über die tatsächlich beernteten Bestände und die Erntemengen liegen bei den zuständigen Landesstellen nach Forstvermehrungsgutgesetz vor und müssen nur diesbezüglich ausgewertet werden.“
(KLEINSCHMIT *et al.* 2008)

Nicht nur der Ort der Ernte marktfähigen Saatgutes, sondern auch gewisse Modalitäten der Ernte selbst werden in Vorschriften geregelt, worauf in Kapitel 14.3.2 schon hingewiesen wurde. Die Anzahl der Bäume eines zur Ernte marktfähigen Saatgutes zugelassenen Bestandes muss gem. FoVZV (Anonymus 2002b) je nach Baumart mindestens entweder 20 oder 40 betragen; die Mindestanzahl der Bäume, die vor der Ernte geblüht haben müssen, beträgt jeweils die Hälfte, also entweder 20 oder gar nur 10 (!). Die Verordnung bestimmt aber nur diese Mindestanzahlen beernteter Samaneltern, nicht etwa ihre *effektiven* Mindestanzahlen. Strenggenommen genügte es den Vorschriften der FoVZV, wenn zunächst alle Samen von einem einzigen Baum und dazu von weiteren 19 bzw. 9 Bäumen je ein einziger Same geerntet wird. Bei einer Menge von $1 \times 20 + 9 \times 1 = 29$ Samen, die von 10 Bäumen stammen, stünde der Anzahl von 10 Erntebäumen deren effektive Anzahl von 2,10 gegenüber. Bei der etwas größeren Anzahl von $1 \times 1000 + 9 \times 1 = 1009$ Samen hätte man es mit einer effektiven Anzahl von gerade 1,02 Samaneltern zu tun. Dieses Beispiel ist fraglos extrem und man wird bei Gewinnung größerer Saatgutmengen und bei Berücksichtigung auch der Polleneltern mit einem größeren effektiven Populationsumfang rechnen dürfen, als es der Größe der Saatguterntebestände entspricht. Die dem Verordnungstext zugrundeliegende Sorglosigkeit im Umgang mit genetischer Variation gibt trotzdem zu denken.

Es gab gelegentlich Hinweise darauf, dass die zugelassenen Ausgangsmaterialien vermutlich unausgewogen beerntet werden (Kleinschmit 1985). Aus den Unterlagen einer Kontrollstelle berichteten Foffova *et al.* (2006) detailliert über Saatguternten in der Slowakei im Zusammenhang mit der in der Europäischen Union fehlenden Mengenbegrenzung. Damals belief sich dort der Anteil zugelassener Bestände im Durchschnitt aller Hauptbaumarten auf 5 bis 10 % der von ihnen bestockten Fläche. Bei Buche und Fichte stellte sich heraus, dass mehr als die Hälfte (69 % bzw. 53 %) der Bestände noch nicht zur Saatguternte herangezogen worden war, andere Bestände aber bereits in dem 17-jährigen Berichtszeitraum wiederholt beerntet wurden (s. Tab. 14-1).

Tab. 14-1. Verteilung der Saatguternte in zugelassenen Saatguterntebeständen von Buche und Fichte in der Slowakei auf erstmals bzw. wiederholt beerntete Ernteinheiten (in %); nach Foffova *et al.* (2006).

Anzahl der Beerntungen	Buche	Fichte
1	69	53
2	20	28
3	7	11
4	2	6
5	2	2

Von der Durchführung eines künftigen (Anpassungs-)Gesetzes über forstliches Vermehrungsgut erwartete man eine bessere Verteilung der Ernten auf vorher weniger beerntete Bestände und Höhenstufen. Im Hinblick auf die für Fichtenbestände vorgeschriebene Mindestanzahl 20 beernteter Bäume wurde darauf verwiesen, dass für den Pflücker das anstrengende Besteigen eines Samenelters erst ab einer Menge von etwa 10 kg geernteter Zapfen lohnt. Es ist durchaus vorstellbar, dass man einem eventuellen wirtschaftlichen bzw. sozialen Konflikt durch die Preisgestaltung des Vermehrungsgutes Rechnung trägt, wenn die genetische Qualität des Vermehrungsgutes keine Einbußen erleiden soll.

Hosius *et al.* (2013) ermittelten an umfangreichem Datenmaterial aus der Praxis der Zertifizierung in Deutschland, dass während eines Zeitraums von acht Jahren mehr als die Hälfte zugelassener Bestände (für die Buche waren es nach Angaben von Kleinschmit *et al.* (2008) etwa fünftausend) mehrfach beerntet wurde. Als Abhilfe schlugen Hosius *et al.* (2013) vor, Saatgutbestände nur ein einziges Mal zur Beerntung zuzulassen – dies würde dem Zustand bei der Naturverjüngung entsprechen. Genauere Informationen ließen sich amtlichen Unterlagen entnehmen. Sie könnten zur Einführung sachdienlicher Grundsätze bei Erteilung von Erntelizenzen führen.

Höchstmengen des in einem Bestand oder in einer Samenplantage jemals zu erntenden Saatgutes werden weder im Gesetz noch in der Zulassungsverordnung angegeben. Beschränkung der Saatguternte auf die im Durchschnitt aller Baumarten zur Beerntung zugelassenen Bestände mit ihrem Anteil in der Größenordnung von zwei Prozent führt bei Kunstanbau bis zu etwa 50facher Vergrößerung der Nachkommenschaft zuungunsten der etwa 98 % von der Beerntung ausgeschlossenen Bestände. Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, dass sich sowohl die Europäische Richtlinie als auch das FoVG nur auf die Inverkehrbringung von Vermehrungsgut beziehen; die Eigenversorgung des Waldbesitzes und die Naturverjüngung mit ihrem zunehmenden Anteil an der Begründung von Beständen (derzeit etwa 85 bis 90 %; vgl. Anonymus etwa 2008) sind davon nicht betroffen. Zudem bewirkt Genfluss eine Vergrößerung des effektiven Umfangs des Aus-

gangsmaterials von Vermehrungsgut (vgl. Kapitel 11.3). Die effektiven Populationsgrößen von Saatguterntebeständen dürften also variieren und die Zensusgrößen der Bestände teilweise übersteigen. Die populationsgenetische Tragweite des geringen Flächenanteils zugelassener Bestände ist also von vielen Faktoren abhängig und schwer einzuschätzen (Anonymus etwa 2008); sehr massiv dürfte sie aber kaum sein. Der ganze Komplex von der Auswahl der Erntebestände, ihrer Größe und der Intensität ihrer Beerntung bedarf einer systematischen Untersuchung und Diskussion im Hinblick auf die Erhaltung genetischer Variation.

14.3.4 Kontrolle der Einhaltung; Zertifizierung

Der Wirkungsgrad auch dieses Gesetzes steht und fällt mit der Kontrolle seiner Einhaltung. Daher sind in §18 FoVG hierfür amtliche Kontrollen durch Landesstellen vorgesehen; Paulus (2008) hat deren Verfahren am Beispiel des Bundeslandes Bayern beschrieben (vgl. auch Konnert und Haverkamp 2016). Wohl wurden in Deutschland auf diese Weise schwerwiegende Verstöße aufgedeckt, doch ist nach wie vor eine Dunkelziffer zu vermuten. Während mit den heutigen amtlichen Kontrollen möglicherweise nicht alle Verstöße aufgedeckt werden können, wurden daneben experimentelle Methoden entwickelt, welche in erster Linie der Prüfung der Herkunft, d.h. des Erntebestands und/oder des Ernteorts von Vermehrungsgut gelten.

Im Falle vegetativen Vermehrungsgutes ist die Frage nach der Unterscheidbarkeit von Klonen bzw. deren Zuordnung zu einem Ausgangsindividuum oder die Frage nach der effektiven Anzahl der Komponenten in Klongemischen vergleichsweise leicht zu beantworten.

Bei staatlich beaufsichtigter Ernte generativen Vermehrungsguts wird das Ausgangsmaterial, etwa ein Bestand, genau definiert und dokumentiert. Ein Tagungsbericht (Gebhardt 2008a, www.nw-fva.de/Herkunftskontrolle) enthält die Darstellung von Methoden und Ergebnissen für einschlägige Untersuchungen generativen Vermehrungsgutes. Zusätzlich zur Aufdeckung von Gesetzesverstößen betonen Steiner und Hosius (2008), dass zur erfolgreichen Umsetzung der (in Kapitel 14.3.1 erwähnten) Herkunftsempfehlungen der Bundesländer (soweit sie sich auf *Erntebestände* beziehen) die Herkunftssicherheit zu gewährleisten ist.

(1) Als die nächstliegende Situation stelle man sich vor, die Abstammung eines Postens generativen Vermehrungsgutes von dem in den Begleitpapieren angegebenen Ausgangsmaterial mit genetischen Methoden zu überprüfen. Die hierzu gehörige genetische Inventur von sowohl Vermehrungsgut als auch Ausgangsmaterial müsste umfangreich sein (vgl. Kapitel 2.3.2) und wäre daher mit erheblichem Aufwand verbunden. Angesichts der Dynamik genetischer Strukturen wären überdies eindeutige Aussagen schwierig zu treffen, so dass sich angesichts der rechtlichen Implikation solcher Kontrollen die Abstammungsrekonstruktion als alleinige methodische Grundlage im Allgemeinen verbietet.

(2) Diese Schwierigkeiten lassen sich vermeiden, indem man vom Phänomen der Weitergabe genetischer Information von Eltern an die Nachkommen absieht und die Stoffe untersucht, welche bei Entstehung des Vermehrungsgutes aus der unbelebten Umwelt aufgenommen werden; hierfür kommen stabile Isotope in Frage.

(3) Auch angesichts der unter (1) beschriebenen Probleme der Abstammungsrekonstruktion könnte man schließlich von der genetischen Inventur des Ausgangsmaterials absehen und sich auf die staatliche Aufsicht der Ernte des Vermehrungsgutes verlassen. Bei Gelegenheit dieser Ernte wäre jedoch eine Rückstellprobe zu entnehmen und die Angaben zur Herkunft fraglicher Posten Vermehrungsgutes durch deren genetischen Vergleich mit der authentischen Rückstellprobe zu prüfen.

ad (1) Abstammung äußert sich nicht einfach in Übereinstimmung der genetischen Struktur von Eltern und Nachkommen, sondern das Reproduktionssystem bringt eine genetische Dynamik mit sich und führt zu genetischer Differenzierung von Eltern- und Nachkommengeneration (vgl. Kapitel 11.3.1). So schlägt sich generative Reproduktion und damit verbundene Selektion zumeist in veränderter genetischer und genotypischer Struktur der Nachkommen nieder. Ein solcher Befund kann aber auch durch Genfluss zustande kommen, selbst wenn der effektive Externpollen nicht gerade ein im Ausgangsmaterial fehlendes Allel zugeführt hat – denn hieran wäre Polleneintrag besonders bei den Samen der Koniferen leicht zu erkennen. Das Fehlen eines im Ausgangsmaterial häufigen Allels im Vermehrungsgut könnte andererseits durch genetische Drift oder durch Selektion kaum erklärt werden. Ferner führt etwa Inzucht zu veränderter genotypischer, nicht aber unbedingt genetischer, Struktur. Dabei würde das Paarungssystem einen Homozygotenüberhang herbeiführen; trotz der dadurch bewirkten genetischen Differenzierung vom Ausgangsmaterial könnte Vermehrungsgut aber doch von ihm abstammen. Einige Hilfen für die Interpretation solcher Befunde sind bei Hattemer *et al.* (1993, *loc. cit.* Kapitel 15) zusammengestellt. Bei weitem also nicht immer liefert die genetische Differenzierung eines Postens Vermehrungsgut vom angegebenen Ausgangsmaterial ein Indiz für Verwechslung bzw. Fälschung.

ad (2) Hörstel (2008) stellte ein grundsätzlich anderes Verfahren dar, das nicht auf der Untersuchung von Abstammung, sondern auf dem Vergleich der aus der abiotischen Umwelt am Ernteort aufgenommenen stabilen Isotope mehrerer Elemente mit denen im Vermehrungsgut beruht. Das Spektrum der Isotope ist für den aktuellen Zustand des Ernteorts charakteristisch; daher erstreckt sich die Prüfung auf den Abgleich mit den am Ernteort verbliebenen Erntebäumen. Wie die genetische Methode (1) weist das Verfahren Schwächen auf, böte aber Vorteile in der Kombination mit dieser. Die vom Autor präsentierten Anwendungsbeispiele geben Anlass zu der Erwartung, dass die Methode zu einer wertvollen Ergänzung genetischer Methoden werden kann. Steiner und Hosius (2008) wiesen allerdings Mängel des Einsatzes stabiler Isotope zur Herkunftskontrolle nach. So stellte sich

Variation zwischen den Nachkommenschaften einzelner Bäume des gleichen Erntebestands heraus. Wegen aufgetretener Unterschiede zwischen Vermehrungsgut gleicher Herkunft aus verschiedenen Erntejahren wären die Befunde über Isotope jeweils mit hohem Kostenaufwand zu aktualisieren. Trotzdem wäre der Versuch denkbar, in problematischen Einzelfällen Herkunftsangaben zusätzlich zu genetischen Befunden zu falsifizieren oder für möglich zu halten. Dieses Verfahren wäre wie das folgende (3) nur außerhalb amtlicher Kontrollen anwendbar.

ad (3) Zertifizierung besteht in der ‚Zusicherung‘, dass keine Abweichungen von den in den Begleitpapieren von Vermehrungsgut gemachten Angaben zu dessen Herkunft bestehen. Diese Zertifizierung beruht auf dem chemischen bzw. genetischen Eigenschaften des Vermehrungsgutes; sie ist nicht mit dem in Kapitel 14.2 genannten Stammzertifikat zu verwechseln. Diese Zusicherung muss in einem ganz strengen Sinne verstanden werden: Sind die zugesicherten Eigenschaften nicht manipulierbar und erweisen sich ihre Messungen als experimentell wiederholbar, sind sie geeignet, durch die Entdeckung von Verstößen die Sicherheit im Verkehr mit Vermehrungsgut zu erhöhen und Vertrauen zwischen Abnehmern forstlichen Vermehrungsgutes und dessen Erzeugern aufzubauen. Konnert und Hussendörfer (2002) berichteten von einem mittlerweile in großem Umfang funktionierenden und auch akzeptierten System genetischer Zertifizierung auf privatrechtlicher Ebene durch den Zertifizierungsring für überprüfbare forstliche Herkunft Süddeutschland e.V. (abgek. ZüF); Hauptdienstleister ist das Bayerische Amt für forstliche Saat- und Pflanzenzucht im niederbayerischen Teisendorf (www.zuef-forstpflanzen.de).

Das von Konnert und Hussendörfer (2002) vorgestellte, von Konnert *et al.* (2008) durch Erfahrungsberichte näher erläuterte, System basiert auf der Prüfung der Übereinstimmung der genetischen Struktur eines in Verkehr gebrachten Postens Vermehrungsgut mit Referenzproben. Als solche können dienen

- eine dem Erntegut unmittelbar nach der Beerntung des Ausgangsmaterials entnommene Rückstellprobe R1,
- bei der Ernte sichergestellte Proben R2 der Nachkommenschaften einzelner Sameltern jeweils zusammen mit einem Zweig,
- eine dem aufbereiteten Saatgut entnommene Probe R3 oder
- eine Probe P einer ausgelieferten Pflanzenpartie.

Zu Beginn des Verfahrens wird der genetische Abstand zwischen R1 und R3 gemessen und durch einen Signifikanztest geprüft. Wird die Nullhypothese über einen nicht signifikanten Abstand beibehalten, darf die Abstammung von dem in den Begleitpapieren angegebenen Bestand indirekt als bestätigt betrachtet werden. In diesem Falle wird das Zertifikat erteilt.

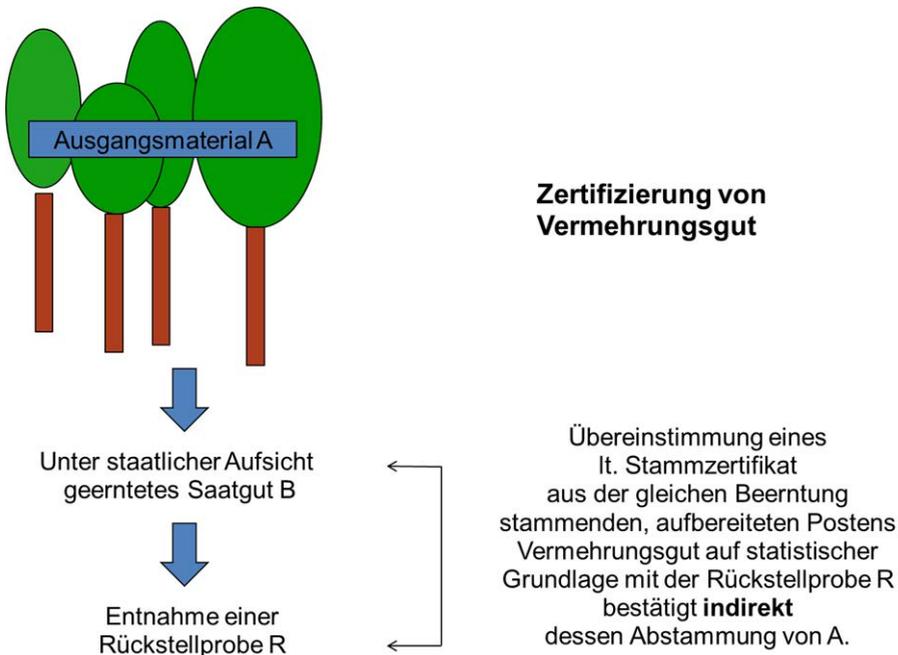


Abb. 14-8. Genetische Zertifizierung. Das Verfahren beruht wesentlich auf der unter Aufsicht entnommenen Rückstellprobe R. Von B und fraglichen weiteren Proben, die angeblich aus der gleichen Beerntung von A stammen, erwartet man den genetischen Abstand \approx zu R mit null.

Im Zuge der Anwendung wurden Erfahrungen über die Eignung der genetischen Marker gesammelt, indem die Differenzierung von Proben R3 verschiedener Herkunft analysiert wird. Sind diese genetischen Abstände oder die zwischen den Nachkommenschaften einzelner Bäume R2 signifikant größer als die zwischen R1 und R3 bei gleicher Herkunft, können die betreffenden Marker als geeignet gelten.

Die Proben R2 lassen sich zur Prüfung der nach FoVG bzw. FoVZV (vgl. Kapitel 14.3.3) vorgeschriebenen Mindestanzahl der Erntebäume heranziehen.

Erfahrungen mit der Anwendung des Verfahrens auf Material verschiedener Baumarten zeigen, dass an molekulargenetischen Markern wegen ihrer größeren Variation häufiger signifikante Abstände gemessen werden als an Enzymgenmarkern. Nichtsignifikante Abstände zwischen R1 und R3 belegen, dass hinreichend umfangreiche Stichproben auch repräsentativ sind, wenn sie nach dem Verfahren von Schneck und Uhlmann (2007; vgl. Kapitel 2.3.1) gezogen wurden. Bis zum Zeitpunkt des Berichts hatte nur *ein* signifikanter Abstand zwischen R1 und P die Verweigerung des Zertifikats veranlasst. Es handelte sich dabei um Pflanzen, bei deren Anzucht die Ausbeute sehr gering war; die Suche nach biologischen Ursachen für diese Abweichung ist im Verfahren natürlich nicht vorgesehen.

Ein weiteres Verfahren zur Herkunftssicherung von Vermehrungsgut durch genetische Kontrollen ohne Beschränkung auf den Artenkatalog des FoVG wird vom Verein Forum für forstliches Vermehrungsgut e. V. (abgek. FfV) angeboten (<ffv-zertifikat.com>). Dienstleister ist das Labor ISOGEN in Göttingen (<isogen.de>); unabhängiger Zertifizierer ist O. GAILING. Als Ergebnis dieses Verfahrens können Zertifikate für Vermehrungsgut eines bestimmten Ausgangsmaterials im Stadium des Saatgutes, aber auch des Pflanzgutes erteilt werden (<www.isogen.de>). Anhand weiterer, bei jedem späteren Handelsschritt ausgestellt, Zertifikate kann der Weg des Vermehrungsgutes vom Ausgangsbestand bis zur Pflanzung im Bestand lückenlos dokumentiert und genetisch überprüfbar gemacht werden (Haase *et al.* 2007). Auf die Ernte in einem bestimmten Herkunftsgebiet bezieht sich die genetische Zertifizierung grundsätzlich nicht (vgl. Kapitel 14.3.1).

Beide unter (3) beschriebene Verfahren werden vom PEFC (Programme for the Endorsement of Forest Certification Schemes) unterstützt. Wie ZüF berichtet auch FfV von zunehmender Inanspruchnahme des Zertifizierungsdienstes, welcher zunächst den betroffenen Marktteilnehmer über das Prüfungsergebnis informiert. Die Möglichkeit der Anwendung der Verfahren auf Straucharten liegt nahe.

Weder in die EU-Richtlinie noch in das FoVG wurde der Einsatz genetischer Methoden zur Kontrolle der Einhaltung der Vorschriften aufgenommen, obwohl dessen Potential im Jahre 1999 zwar noch eingeschränkt, aber bereits hinlänglich bekannt war. Ferner ist auf das inzwischen größere Potential molekulargenetischer Analysen hinzuweisen (Finkeldey *et al.* 2007). Wezel (2011) hat die Bedeutung der im Zuge des Zertifizierungsverfahrens ermittelten biologischen Informationen über das Vermehrungsgut herausgestellt, welche die Vorschriften über dessen äußere Beschaffenheit in §18 FoVG ganz wesentlich um Kenntnisse der ‚inneren Qualität‘ erweitern.

Die skizzierte Zertifizierung kann die fehlenden Verfahrensvorschriften zu §18 FoVG nicht ersetzen; wohl aber kann sie die derzeitige Praxis in hervorragender Weise ergänzen, deren Effizienz erhöhen und so Vertrauen zwischen Verkäufer und Abnehmer wachsen lassen.

Wurde früher einmal vorgeschlagen, Zertifizierung von Vermehrungsgut auf dessen züchterischen Status und damit eine erhöhte Ertragerwartung auszuweiten (Jones und Burley 1973), so hieße dies wegen der damit verbundenen Unsicherheiten und angesichts der Langwierigkeit des entsprechenden Zertifizierungsprozesses, den Begriff erheblich zu überfrachten. Die inzwischen erfolgte Gesetzgebung macht es überdies überflüssig, derartige Angaben über die rechtlich definierte Kategorie des Vermehrungsgutes hinaus zu machen.

Genetische Zertifizierung kann in ganz anderer Hinsicht Bedeutung erlangen. Die sichere Kenntnis der Abstammung von Vermehrungsgut zugelassenen Ausgangsmaterials ließe sich für Zwecke der Generhaltung nutzen. Zusammen mit

der verlässlichen Dokumentation des Verwendungsorts von Vermehrungsgut ließen sich nicht nur Erfahrungen über den forstlichen Ertrag der damit begründeten Bestände sammeln (vgl. Kapitel 14.3.2), sondern auch Daten über die genetische Struktur der Erntebestände und mit deren Vermehrungsgut künstlich begründeter Produktionsbestände gewinnen. Hierzu gehören am Vermehrungsgut selbst, nicht etwa am Ausgangsmaterial, erhobene Daten wie Diversität, Heterozygotie und andere bei der Auswahl von Genressourcen verwendete Verifikatoren u.v.a. Anhand solcher Daten ließe sich auch viel über den genetischen Status der Herkunftsgebiete in Erfahrung bringen. Schließlich ließen sich Erfahrungen über die Frequenz der Beerntung zugelassenen Ausgangsmaterials gewinnen (vgl. Kapitel 14.3.3). Zu realisieren ist dies alles selbstverständlich nur, wenn die Teilnehmer am Zertifizierungsverfahren dieser Verwendung der (anonymisierten) Daten zustimmen und die Erfordernisse des Datenschutzes beachtet werden.

Die Zahl der Anwendungsfälle genetischer Prüfmethode ist mittlerweile groß. Hattmer und Ziehe (2004a) behandelten einige elementare Grundlagen nicht manipulierbarer Methoden der Abstammungsrekonstruktion. Hosius *et al.* (1996) berichteten von einem Sonderfall erfolgreichen Einsatzes genetischer Marker auch bei der Zuordnung von Vermehrungsgut zu einem Teil des Verbreitungsgebiets einer Baumart im Rahmen der Kontrolle der Einhaltung des Gesetzes²⁶; West- und Osttannen sind an mehreren Enzymgenloci deutlich differenziert. Wie Janßen *et al.* (2008) erwähnten, lassen sich mit Netzen geerntete Bucheckern ihren Elternbäumen anhand der Multilocus-Genotypen im sporophytischen Gewebe der Fruchtschalen leichter zuordnen als anhand der Embryonen der Bucheckern allein; Ähnliches gilt für andere Baumarten. Finkeldey *et al.* (2007) gaben einen Überblick über derzeit verfügbare forensische Methoden auf molekulargenetischer Grundlage.

14.3.5 Bezug zur Erhaltung forstgenetischer Ressourcen

„Die Erhaltung forstlicher Genressourcen kann durch die o. a. nationalen gesetzlichen Regelungen nur indirekt gewährleistet werden. Die Gesetze nennen die Erhaltung der biologischen Vielfalt, z. T. auch die Erhaltung der genetischen Vielfalt, als allgemeines Ziel. Ein umfassendes Konzept zur Erhaltung der genetischen Vielfalt von Baumarten ist nicht Gegenstand der bestehenden gesetzlichen Regelungen, wenngleich wichtige Teilaspekte in das FoVG eingeflossen sind. Soll aber eine Art in ihrer Vielfalt nachhaltig und wirkungsvoll erhalten werden, so ist ein Konzept erforderlich, das ökologische, populationsgenetische und forstpflanzenzüchteri-

²⁶ Es handelte sich in diesem Falle um die Zuordnung von Vermehrungsgut der Weißtanne zu ost- bzw. westdeutschen autochthonen Vorkommen. Von der durchaus berechtigten, von Wickel (1995) aufgeworfenen Frage „Muß es in Sachsen immer die ‚Osttanne‘ sein?“ und damit der biologischen Zweckmäßigkeit und Wichtigkeit der Verwendung nur dieser Refugialrasse in Ostdeutschland ist die Frage der Richtigkeit gemachter Angaben unabhängig.

sche Erkenntnisse in die Programme zur Erhaltung aufnimmt. Dabei können Arten- und Naturschutz in die Konzeption zur Erhaltung forstlicher Genressourcen einbezogen werden. Umgekehrt sollten Maßnahmen zur Erhaltung forstgenetischer Ressourcen auch in naturschutzfachliche Planungen eingebracht werden.“

(PAUL *et al.* 2010, *loc. cit.* p. 55)

Der Schutz genetischer Variation ließ sich in der EU-Richtlinie und dem FoVG explizit nicht unterbringen, obwohl dies wegen ihrer Bedeutung für die künstliche Bestandesbegründung der im Artenkatalog genannten Baumarten sehr angebracht gewesen wäre – gemäß der Begründung der EU-Richtlinie soll schließlich der Wert der Wälder hinsichtlich ihrer Anpassung erhöht werden. Gleichwohl waren die Auswirkungen dieser Gesetzgebung auf den Schutz forstgenetischer Ressourcen einer kurzen Betrachtung zu unterziehen.

Unter den Begründungen für die Richtlinie (Anonymus 2000) wird die Notwendigkeit der Erhaltung der Biodiversität erwähnt. Vorschriften über die Wahrung gewisser Standards für den Schutz forstgenetischer Ressourcen fehlen; es überwiegen andere Zielsetzungen. In der Präambel, welche die 36 Entscheidungsgründe des Rates der Europäischen Gemeinschaften enthält, ist viel von genetischer Vielfalt und häufig von genetischen Merkmalen des Vermehrungsgutes die Rede. In die eigentlichen Vorschriften der Richtlinie und folglich des deutschen Anpassungsgesetzes hat davon aber nur wenig Eingang gefunden.

Im Hinblick auf den Schutz forstgenetischer Ressourcen weist die Gesetzgebung vier grundsätzliche Mängel auf:

(1) In Deutschland – und sicher nicht nur hier – führt die Gewinnung marktfähigen Ausgewählten Vermehrungsgutes nur von hierfür zugelassenem Ausgangsmaterial zu starker Vergrößerung von dessen effektiver Nachkommenschaft auf Kosten der übrigen Baumpopulationen. Der Anteil zugelassener Bestände ist gering. Eine Mengengrenzung des von einer zugelassenen Ernteeinheit jemals zu gewinnenden Vermehrungsgutes ist jedoch in der Europäischen Richtlinie und demzufolge im FoVG nicht vorgesehen. Diese beiden Umstände bedingen eine erhebliche Einschränkung der effektiven Populationsgröße.

Nach Ackzell und Turok (2005) entspräche es durchaus dem Text der Richtlinie, für die Erzeugung Ausgewählten Vermehrungsgutes ganz einfach die zur Bepflanzung ungeeigneten Bestände auszuschließen. In der Praxis werden dagegen diejenigen Bestände zugelassen, die den Anforderungen von Annex III der Richtlinie in besonderer Weise entsprechen. Hält man die Auslese von Saatgutertebeständen ohne Nachkommenschaftsprüfung auch kaum für wirksam, so ist doch die Frage zu beantworten, ob denn mit der heutigen Praxis ein Nachteil verbunden ist. Dieser besteht im Risiko von Allelverlust. Dessen Umfang hängt von der tatsächlichen Zulassungs- und Erntepraxis ab.

(2) Die Saatguternte in den zugelassenen Ausgangsmaterialien erfolgt weniger nach genetischen, sondern eher nach wirtschaftlichen Gesichtspunkten. Ob ein

Bestand beerntet wird oder nicht, richtet sich vornehmlich danach, ob die zu erwartende Erntemenge den Aufwand lohnt, ob der Erntebestand leicht erreichbar ist, etc. Diese Gesichtspunkte besitzen gewöhnlich Priorität, haben mit der Berücksichtigung genetischer Belange aber schwerlich etwas zu tun (vgl. Kleinschmit 1985).

(3) Die Mindestanzahlen der Bäume, die in Saatguterntebeständen vor der Beerntung reproduziert haben bzw. beerntet werden müssen, bleiben in der Richtlinie offen. In der FoVZV werden zwar Mindestanzahlen vorgegeben, doch sind sie sehr gering und nur ungenau definiert.

(4) Bei aller Notwendigkeit, den Verkehr mit forstlichem Vermehrungsgut zu regeln, darf nicht verkannt werden, dass wesentliche Bestandteile der heutigen Regelungen und ihre Begründung auf Annahmen beruhen, deren exemplarische experimentelle Prüfung aussteht. Dies gilt insbesondere für die Ertragsersparung der mit Ausgewähltem Vermehrungsgut begründeten Bestände²⁷.

Als wesentliche Eigenschaften des FoVG nennt AID (2017) dessen Natur als rechtliche Grundlage für die Berücksichtigung der Herkunftssicherheit und der genetischen Vielfalt bei Gewinnung und Inverkehrbringung forstlichen Vermehrungsgutes. Hinsichtlich der genetischen Vielfalt dürfte die förderliche Wirkung schwierig zu belegen sein. Es ist davon abzuraten, dem heutigen Gesetz Wirkungen zuzuschreiben, die es nun einmal nicht hat. Der in §1 FoVG aber an erster Stelle genannte Zweck des Gesetzes ist, „den Wald ... in seiner genetischen Vielfalt zu erhalten und zu verbessern...“. Der gem. §1 FoVG mit dem Gesetz verfolgte Zweck, „die Forstwirtschaft und ihre Leistungsfähigkeit zu fördern“ wird, wie im Zusammenhang mit der EU-Richtlinie angemerkt, durch einige Vorschriften sicher erfüllt; andere wiederum bedürfen der eingehenden Diskussion und der Anpassung an den derzeitigen Wissensstand. In Begründung (3) für die EU-Richtlinie 1999/105 wird festgestellt, dass die Erhaltung und Steigerung der biologischen Vielfalt der Wälder einschließlich der genetischen Vielfalt der Bäume für eine nachhaltige Waldbewirtschaftung wesentlich sind. Eine Gesetzgebung auf diesem Gebiet ist heute eigentlich kaum mehr wegzudenken. Man darf hoffen, dass künftige Neuregelungen dem Kenntnisstand der Forstgenetik und den Belangen der Erhaltung forstgenetischer Ressourcen angepasst sein werden. Schließlich soll das Gesetz auch eine forstgenetische Materie regeln.

14.4 Forest Seed and Plant Scheme der OECD

Das OECD-Schema (engl. OECD Forest Seed and Plant Scheme, Anonymus 2007) stellt kein Gesetz, gleichwohl eine vertraglich verpflichtende Norm dar und gehört in den Sachzusammenhang der EU-Richtlinie über forstliches Vermeh-

²⁷ Man fühlt sich an einen Satz des französischen Schriftstellers und Philosophen MICHEL EYQUEM DE MONTAIGNE (1533-1592) erinnert: „Nichts wird so fest geglaubt wie das, was wir am wenigsten wissen.“

rungsgut; es enthält Regelungen auf sehr ähnlichen biologischen Grundlagen. Wie sein voller Name ‚Scheme for the Certification of Forest Reproductive Material Moving in International Trade‘ schon sagt, behandelt dieses Schema den Verkehr mit forstlichem Vermehrungsgut im internationalen Handel. Es verzichtet ebenso wie die EU-Richtlinien auf die Regelung der Verwendung (Muhs 1996, Nanson 2001). Die Anfänge des Schemas gehen auf das Jahr 1967 bzw. 1974 zurück. Die heute gültige Form wurde letztmals im Jahre 2007 fortgeschrieben. Dabei hat eine Harmonisierung mit den gesetzlichen Vorschriften in der EU stattgefunden. Deutschland ist im Jahre 1994 dem Kreis der gegenwärtig 22 Länder beigetreten, die dieses Schema praktizieren. Der Beitritt zu diesem Schema steht auch Ländern offen, die nicht Mitglied der OECD sind.

Das OECD-Schema unterscheidet sich von den EU-Richtlinien hinsichtlich der ausgeschiedenen Kategorien, in Fragen der Benennung und in einzelnen Verfahrensfragen. Muhs (1996) hat diese beiden Normensysteme einander gegenübergestellt. Zwischenzeitlich vorgenommene Änderungen sind dort erst teilweise berücksichtigt, was aber an den Grundsätzen wenig ändert. Das Schema definiert zwei Kategorien forstlichen Vermehrungsgutes:

(1) Herkunftsgesichertes Vermehrungsgut. Hier wird die Erzeugung in einem bestimmten Herkunftsgebiet bestätigt. Dies wird – angesichts der ökologischen Unterschiede zwischen den Mitgliedsländern mit Recht – als ein Markstein in der Entwicklung gewürdigt. Im weiten Bereich der dem Schema beigetretenen Länder (u.a. Kanada und Australien) hat die Angabe des Ernteorts oder doch der Ernteregion ganz grundlegende Bedeutung.

(2) Vermehrungsgut ausgewählter Bestände innerhalb wohldefinierter Herkunftsgebiete. Diese Formulierung besitzt ganz eindeutige Vorteile gegenüber der in der EU-Richtlinie. Die Bezeichnung Ausgewähltes Vermehrungsgut ist – wie in Kapitel 14.3.2 im Zusammenhang mit der EU-Richtlinie bzw. dem FoVG bereits erörtert – insofern irreführend, als sich die Zulassung eines Bestandes zur Saatguternte auf diesen selbst bezieht, während die für die spätere Ertragsbildung wichtigen genetischen Eigenschaften des Vermehrungsgutes außer Betracht bleiben

In den Begleitpapieren von Vermehrungsgut sind nach dem Schema Angaben sowohl zum Herkunftsgebiet als auch – falls bekannt – zum Ursprungsgebiet des Vermehrungsgutes zu machen. Wie bei der Behandlung der EU-Richtlinie bereits erwähnt, ist dies unter einem genetischen Aspekt nur positiv zu beurteilen, beseitigt aber natürlich nicht das Dilemma der nur oder auch allochthone Populationen bzw. gar keine autochthonen Populationen umfassenden Herkunftsgebiete. Die Abgrenzung dieser Gebiete dient im weiten Raum der OECD-Länder wohl einer unverzichtbaren ökologischen Charakterisierung, dient aber auch der Erleichterung der Kontrolle der Einhaltung gesetzlicher Vorschriften: War etwa im angegebenen Herkunftsgebiet für das betreffende Ausgangsmaterial und Erntejahr

keine Erntelizenz vergeben, muss ein Posten Vermehrungsgut falsch deklariert sein.

14.5 Beschlüsse der Ministerkonferenz zum Schutz der Wälder Europas

Zu politisch verpflichtenden Normen zählen auf europäischer Ebene die auf den europäischen Konferenzen der für Forstwirtschaft zuständigen Minister gefassten Beschlüsse zum Schutz der Wälder Europas (engl. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, abgek. MCPFE). Auch wenn sie kein kodifiziertes Gesetzesrecht darstellen, so sind diese Beschlüsse doch wichtige politische Deklarationen. MCPFE bestimmt auf hoher politischer Ebene Entscheidungen und Prozesse der europäischen Forstwirtschaft (www.foresteurope.org). Diese Kooperation wurde 1990 durch europäische Staaten und die Europäische Gemeinschaft ins Leben gerufen und schließt auch eine Reihe internationaler Organisationen ein.

Teilnehmer an diesen Konferenzen vertreten seither 45 europäische Länder; ferner nehmen 13 weitere Länder und zahlreiche Organisationen als Beobachter teil (Mayer und Buck 2005). Sinn und Zweck ist die dem Schutz von Wald und Umwelt geltende europäische Politik. Deren erste derartige Veranstaltung fand 1990 in Strasbourg statt. Weitere Konferenzen folgten 1993 in Helsinki, 1998 in Lissabon, 2003 in Wien und 2008 in Warszawa. Nachfolgend wird eine kurze Übersicht über die bisher vier forstgenetische Ressourcen betreffenden Resolutionen gegeben. Deren Nummern werden üblicherweise die Anfangsbuchstaben der Konferenzorte vorangestellt.

(S2) Von besonderer Bedeutung für forstgenetische Ressourcen war eine in Strasbourg verabschiedete Resolution mit der Nummer 2 über Conservation of Forest Genetic Resources. Die Resolution hebt die Wichtigkeit der Erhaltung der Waldbaumarten und darüber hinaus die Dringlichkeit der Erhaltung der genetischen Diversität dieser Arten als eines wesentlichen Erbes der Menschheit hervor. Bei der Generhaltung sollte das Schwergewicht auf Verfahren *in situ* liegen, andere Verfahren zur Erhaltung *ex situ* einschließlich der Verwendung von Kulturen *in vitro* seien dabei aber nicht zu vernachlässigen. Seltener und (wirtschaftlich) weniger wichtige Arten sollen nicht ausgespart bleiben. Im Zusammenhang mit der Erhaltung *in situ* sollen die Maßnahmen auch den Schutz vor Pollenkontamination umfassen.

Wesentliches Ergebnis von (S2) war die zwei Jahre später erfolgte Gründung des European Forest Genetic Resources Program (EUFORGEN) (Turok 1998b). Dieses Programm wird unterstützt von 38 Mitgliedsländern und in engem Verbund mit MCPFE koordiniert vom International Plant Genetic Resources Institute (IPGRI) mit Sitz in Rom; diese Organisation wiederum ist ein Institut der Consultative Group on International Agricultural Research (CGIAR). Im Dezember

2006 wurde dieses Institut in Bioversity International umbenannt. EUFORGEN betreibt derzeit fünf Netzwerke, die ganz bestimmte Aufgaben haben: Koniferen, mediterrane Eichen, Schwarz- und Silberpappel, verbreitete Laubbaumarten und Edellaubbaumarten.

(H1) Mit dieser Resolution wird die Forderung nachhaltiger Forstwirtschaft bekräftigt. Der Schutz der Biodiversität in den Wäldern Europas wird als wesentliches Element dieser Nachhaltigkeit bezeichnet. Es wird darauf hingewiesen, dass die 1992 von der United Nations Conference on Environment and Development (UNCED) aufgestellten Prinzipien der Nachhaltigkeit eben keine gesetzlich bindende Wirkung haben.

Eigens wird hervorgehoben, dass die in Europa weithin praktizierte künstliche Auslese in Baumarten nicht die Formmerkmale auf Kosten der adaptiven Merkmale überbetonen sollte (vgl. Beispiel 6-1).

(H2) Diese Resolution greift die in (S2) getroffene Feststellung über den Wert des evolutionären Erbes von Baumarten und Waldökosystemen auf und sieht Maßnahmen zum Schutz angemessener genetischer Anpassungsfähigkeit im Interesse künftiger Generationen des Menschen vor. Sowohl die Erhaltung als auch die geeignete Erhöhung der Biodiversität soll ein wesentliches Element der praktischen Forstwirtschaft werden. Dazu sind die Konsequenzen forstlicher Maßnahmen für die Biodiversität zu erfassen; insbesondere sind Methoden zur angemessenen Vorhersage, des Monitorings und der Bewertung der Konsequenzen waldbaulicher Techniken erforderlich. Ebenso in Bekräftigung von S2 sollen die genetischen Ressourcen auch der gegenwärtig als weniger bedeutsam oder als selten eingestuften Baumarten erhalten werden.

Die Unterzeichnerstaaten und die Europäische Gemeinschaft werden ein Netzwerk zur Erhaltung oder Wiederherstellung typischer Waldökosysteme schaffen.

(L2) Diese Resolution gilt nachhaltiger Forstwirtschaft und bezeichnet sechs Indikatoren bzw. Kriterien von Nachhaltigkeit

Einzelheiten über diese Resolutionen wurden von Geburek (1998b, 2001) sowie Mayer und Buck (2005) zusammengestellt und diskutiert.

15. Ausblick

15.1 Forstgenetische Ressourcen und Naturschutz

„Auch in unserem begrenzten Lebensraum sind Arten bedroht, können erhalten, geschützt, und wieder verbreitet werden. Die Forstgenetik, aufgerufen, auch über die Erhaltung der genetischen Diversität zu wachen, kann mit ihren Generhaltungsprogrammen zur Wiederverbreitung seltener und gefährdeter Arten einen wichtigen Beitrag in diesem Fragenkreis leisten.“

(OTTO 1998)

Die Verluste an Biodiversität begannen die Weltgemeinschaft in größerem Umfang erst in den letzten Jahrzehnten zu beschäftigen. Der Abschluss der CBD war daher ein Markstein in der Geschichte. Loose und Korn (2008) sprachen zwar von einem „schwerfälligen Tanker CBD“ – doch kann man über dessen Fahrt nur sehr erfreut sein. Hinsichtlich des Schutzes von Biotopen und Biodiversität war und ist man bislang bestrebt, dem Artensterben *ad hoc* Einhalt zu gebieten. Bereits Veith *et al.* (1999) wiesen darauf hin, dass die Erhaltung genetischer Variation eines der zentralen Anliegen des Artenschutzes darstellt.

Gem. §1 Abs. (1) Ziff. 1. BNatSchG (Anonymus 2009) ist Ziel des Naturschutzes die Sicherung der biologischen Vielfalt. Da die (innerartliche) genetische Variation Teil der biologischen Vielfalt darstellt, ist der Schutz forstgenetischer Ressourcen rechtlich Teil des normativen Wissensgebietes Naturschutz. Die wissenschaftliche Grundlage des Schutzes genetischer Ressourcen als Teil des Naturschutzes ist neben Ökologie einschließlich der Populationsbiologie (Amler *et al.* 1999) die Genetik, insbesondere die Populationsgenetik; es ist daher wenigstens in Andeutungen zu untersuchen, ob und in welchem Umfang der Naturschutz im Sinne dieses Gesetzes den spezifischen Anforderungen des Schutzes forstgenetischer Ressourcen gerecht werden bzw. diesen Belang unterstützen kann.

Naturschutz und Biodiversitätsschutz sind nicht voneinander abgrenzbare kulturelle Aufgaben. Umfasst der Naturschutz also rechtlich den Schutz der Biodiversität überhaupt, so sind diese Gegenstände doch nicht unbedingt deckungsgleich. Der Naturschutz umfasst alle Aufgaben und Maßnahmen zum Schutz und zur Erhaltung der wildlebenden Tiere und Pflanzen und ihrer Ökosysteme. Ziel dieser Bestrebungen ist nicht die Erhaltung statischer Zustände, sondern der Zustand stetigen Wandels unter Fernhaltung drastischer menschlicher Einwirkung, auch die Wiederherstellung früherer Zustände. Wenn auch nach Zucchi (2010) das Schlagwort „Artenschutz durch Biotopschutz“ zu kurz greift, so erhält Naturschutz auf dem Wege des Biotopschutzes doch den Lebensraum biologischer Arten und schafft insofern Voraussetzungen für deren Persistenz. Doch ist für die Sicherung der Persistenz von Arten an sich das Naturschutz im Sinne des BNatSchG allein grundsätzlich kaum ausreichend. Konzentriert oder beschränkt sich der Schutz der Biodiversität auf den *ad hoc* betriebenen Artenschutz, so werden damit nicht unbedingt auch die genetischen Ressourcen dieser Arten langfristig geschützt. Wohl aber ist dieser Satz umkehrbar in dem Sinne, dass der Schutz genetischer Ressourcen langfristig dem Schutz der Biodiversität an der Artstufe dient; denn das Herz biologischer Arten ist deren variable genetische Information.

Von Genressourcen i.e.S. ist in Art 2ff. der CBD zwar die Rede, aber der Umgang mit diesem Begriff ist noch immer inflationär. Im BNatSchG findet die biologische Disziplin der Genetik – abgesehen von Marginalien – keine Erwähnung. §§34 und 35 regeln lediglich die Verträglichkeit der Freisetzung genetisch veränderter Organismen im Sinne des Gentechnikgesetzes mit den Erfordernissen des Naturschutzes. Die Definition der biologischen Vielfalt in §7(1), Ziff. 1 BNatSchG lautet zwar „die Vielfalt der Tier- und Pflanzenarten einschließlich der innerartlichen Vielfalt ...“, enthält also den Passus „innerartliche Vielfalt“; im Übrigen werden genetische Ressourcen als integraler Bestandteil dieser Arten nicht explizit erwähnt. Sukopp (2010) definierte „Artenschutz ist eine Teildisziplin des Naturschutzes und umfasst die Gesamtheit der Maßnahmen zur nachhaltigen Sicherung aller wildlebenden Organismenarten.“ Als Elemente des Schutzes pflanzlicher Ressourcen im forstlichen Bereich nannte dieser Autor Schutzsammungen wie Botanische Gärten und Genbanken; letztere sollen auch Klonsamm-

lungen – ohne Nennung ihrer Zweckbestimmung – umfassen. Von besonderem Interesse für den Naturschutz sei, dass für Baumarten und sogar Straucharten Bestände ausgewählt werden, die zur Vermehrung geeignet sind. Sehr durchschlagend kann eine ressourcenpflegliche Wirkung dieser Vorschrift des FoVG (vgl. Kapitel 14.3) aber kaum sein.

Reif *et al.* (2010) setzten sich kritisch mit dem Bereich der Forstgenetik auseinander, unterscheiden aber nicht zwischen Forstgenetik und ihren Anwendungsgebieten. Die Autoren nennen als erstes in einer ganzen Reihe naturschutzrelevanter forstgenetischer Probleme, dass zur Samenernte zugelassene Bestände oftmals nicht autochthon sind. Die Unterschiede zwischen den verschiedenen Populationen können nicht aufrechterhalten werden – hierfür seien die Herkunftsgebiete zu groß und standörtlich wie populationsgenetisch zu heterogen. Die lückenlose Überprüfung der Herkunft des Pflanzgutes finde nicht statt und sei auch kaum möglich. Herkunftsfremdes Vermehrungsgut gelange in den Handel, anderes (zur Deckung des Eigenbedarfs des Waldbesitzes?) genieße nicht den gesetzlichen Schutz. Pollenflug von gebietsfremden Beständen bedeute die Gefahr der Einkreuzung (!) des Erbguts angebauter oder verwilderter Kultursippen. Anpflanzungen gefährden die Lokalrassen vieler Gehölzarten. Schließlich: „Keine Züchtung kann die Anpassung an die komplexen Interaktionen im Freiland erreichen.“ Auch zum Verhältnis von Waldbewirtschaftung und genetischer Diversität werden Feststellungen getroffen. So bestünde die Gefahr der regionalen Nivellierung durch Vermischen von Populationsunterschieden innerhalb eines Herkunftsgebiets. Ebenfalls möglich sei eine genetische Einengung durch die Überrepräsentanz der Nachkommenschaft weniger Elternbäume aus zugelassenen Saatgutbeständen sowie die Verwendung geklonten Pflanzgutes. Von allen Eingriffen im Rahmen der Bestandespflege drohe die Gefahr genetischer Einengung.

Diese Feststellungen münden in eine Reihe von Empfehlungen für die Praxis. Besondere Bedeutung komme der Naturverjüngung zu. Die Samenernte sowie die Gewinnung von Wildlingen solle auf großer Fläche geschehen und geklontes Material nicht verwendet werden. Da genetische Einengung nicht mehr rückgängig zu machen ist, sollten möglichst viele Individuen/Populationen beerntet werden. Vor Düngung und Regelung der Konkurrenz in der Baumschule wird gewarnt, da hierdurch die Bedingungen für unnatürliche Auslese geschaffen würden. Bestände aus nicht herkunftsgerechtem Saat- und Pflanzgut sollen relativ schnell umgebaut werden. Die Schutz- und Nachzuchtprogramme für seltene Baum- und Straucharten, wie sie in manchen Bundesländern betrieben werden, sollten nicht weitergeführt werden.

Teilweise geben diese aus einem repräsentativen Handbuch des Naturschutzes zitierten Einschätzungen und Empfehlungen die Rolle der Forstgenetik vielleicht nicht ganz treffend wieder, anderen ist dagegen nur zuzustimmen.

Überlegungen zu genetischer Nachhaltigkeit werden im Naturschutz vor allem im Zusammenhang mit Baumpopulationen mit sehr unterschiedlicher Gewich-

tung angestellt (Amler *et al.* 1999, Moog und Oesten 2010) – wiewohl Nachhaltigkeit sehr häufig Erwähnung findet. Es wird eines langen Zeitraumes bedürfen, bis die Erhaltung forstgenetischer Ressourcen in den Gedanken und die Praxis der Nachhaltigkeit fest integriert ist. Allerdings finden sich vereinzelt Hinweise auf genetische Prozesse im Gefolge der Landschaftszerschneidung für die Behinderung des Genflusses zwischen Teilpopulationen von Tieren und Pflanzen (Jäger 2010).

Der Biodiversitätsschutz, insbesondere der Schutz und die Erhaltung genetischer Ressourcen, erfordert besondere, weiterreichende Vorkehrungen unter Einsatz populationsgenetischer Methodik. Wie die Kurzbezeichnung ‚Generhaltung‘ schon erkennen lässt, ist Generhaltung an Genen bzw. Genotypen orientiert. Die Konzeption des Naturschutzes berücksichtigt nicht primär die spezifischen genetischen Belange, die langfristig unabdingbarer Bestandteil des Schutzes biologischer Arten sind. Der heute praktizierte Naturschutz schließt also den gesamten Biodiversitätsschutz einschließlich des Schutzes genetischer Ressourcen nicht einfach ein; denn auf diesem Aufgabengebiet werden wesentlich stringenter gefasste Ziele angestrebt bzw. Methoden eingesetzt. Das Hauptaugenmerk der Erhaltung genetischer Ressourcen ist auf die Erhaltung genetischer Information und ihrer Variation gerichtet, welche die Möglichkeit evolutionären, insbesondere adaptiven, Wandels aufrechterhält. Hierzu gehören hinreichend große effektive Populationsumfänge und die Vermeidung von Inzucht in ihren verschiedenen Formen. Besondere Aufmerksamkeit gilt daher der Untersuchung von Reproduktionssystemen biologischer Arten. Die Entstehung von Nachkommen bietet noch keine vollständige Gewähr für den sicheren Fortbestand von Arten und ihren Populationen; diese Gewähr bietet erst die vollständige und im wesentlichen unveränderte Weitergabe ihrer genetischen Information, wobei Anpassungsvorgänge möglich bleiben. Besonders in sehr kleinen Populationen und in Populationen sehr geringer Dichte ist zumindest in gewissen Zeitabständen genetisches Monitoring angebracht. In einer immer stärker vom Menschen geprägten Umwelt verlangt die Erhaltung variabler genetischer Information nach immer größerem Gewicht.

Bei der Durchsicht der vorliegenden Schrift darf nicht der Eindruck entstehen, als stünde der Naturschutz vor weniger komplexen Aufgaben als der genetische Ressourcenschutz. So wird der Schutz forstgenetischer Ressourcen in Mitteleuropa wesentlich langsamer wirksam als etwa bei annualen Pflanzen oder gar bestimmten Tierarten, welche eine rigide kurzfristige Durchführung vielfältiger Maßnahmen erfordern (Amler *et al.* 1999, *loc. cit.* Kapitel 8). Bei der Konzentration dieser Schrift auf Methoden und Praxis des Schutzes forstgenetischer Ressourcen konnten ökologische Bezüge nur am Rande hergestellt werden. So sind Maßnahmen der Generhaltung *ex situ* ökologisch zu durchleuchten; an die Stelle der Bemessung der Habitatgröße von Tieren tritt bei Holzgewächsen die Verteilung der Transportweiten von effektivem Pollen und von Samen. Die Zielarten werden i.

Allg. anders zu definieren sein. Dannemann *et al.* (1999, *loc. cit.* Abschn. 5.2) stellen naturschutzrelevante Sachverhalte bei Tieren denen von Pflanzen gegenüber.

Zum Schutz genetischer Ressourcen bestimmter Zielarten, zum pfleglichen Umgang mit genutzten Arten und zur Bewahrung von Biodiversität leistet Generhaltung heute essentielle Beiträge. Sind mit Blick auf Waldbäume auch nur wenige Arten domestiziert und damit Kulturpflanzen geworden, so werden doch viel mehr, auch wildlebende, Arten wirtschaftlich genutzt und sind uns daher in besonderer Weise anvertraut. Dies erfordert ein an naturwissenschaftlichen Erkenntnissen ausgerichtetes aktives genetisches Management. Die Erhaltung von Genressourcen domestizierter, erst recht gezüchteter, für die Menschheit besonders wichtiger, Baumpopulationen liegt außerhalb des rechtlich definierten Naturschutzes, ebenso viele Maßnahmen zur Erhaltung genetischer Ressourcen *ex situ*. Der Begriff der forstlichen Genressource und diese selbst beschäftigen den Naturschutz kaum. Der Schutz dieser Genressourcen richtet sich nach Kriterien, welche auf andere Organismen direkt anzuwenden sind. Gleichwohl ist die gegenseitige Abstimmung des allgemeinen Naturschutzes und des genetischen Ressourcenschutzes auf Teilgebieten mit besonders enger Berührung wie der Erhaltung von Genressourcen *in situ* von großer unmittelbarer Bedeutung (vgl. Wolf *et al.* 2016).

Beispielsweise entspricht in Mitteleuropa die Behandlung der Buchenwälder, vor allem durch die vorherrschende Naturverjüngung, fraglos den Belangen modernen Naturschutzes (Walentowski *et al.* 2010). Dagegen wäre die Erhaltung der Naturverjüngung um einzelne weibliche Eiben (Beispiel 12-9) oder um einzelne Weißtannen (Beispiel 12-12) als Maßnahme konservierenden Naturschutzes in genetischer Hinsicht ausgesprochen kontraproduktiv. Zwar ist die Fernhaltung von Herbivoren Voraussetzung für das Überleben solchen Nachwuchses; nur wird dessen künftige Reproduktion tragfähige Populationen kaum entstehen lassen. Keineswegs ist konservierender Naturschutz also falsch, er muss vielmehr Teil umfangreicherer Bemühungen sein. Erst die genetische Analyse der Nachkommenschaft und ggfs. die Beipflanzung nicht-verwandten Vermehrungsgutes mit anderer Abstammung, vorzugsweise aus der gleichen Population, oder die Verwendung dieser Naturverjüngung als Wildlinge anderwärts dürfte dem langfristigen Erfolg von Generhaltung und wirksamer Wiederausbreitung dieser beiden Baumarten dienlich sein.

Die Ziele der Erhaltung forstgenetischer Ressourcen schließen die Erhaltung der Reinheit von Arten ein, welche der Introgression verfrachteter, allopatrischer, Arten ausgesetzt sind. Voraussetzungen hierfür sind die Abgrenzung verschiedener Taxa, die Feststellung von Introgression, die Schätzung ihres Umfangs, ihre biologische Wertigkeit sowie die Erkundung der Möglichkeit ihrer Abschwächung oder ggfs. Verhinderung; vgl. Kapitel 12.2.

Teil der Zusammenarbeit zwischen Generhaltung und Naturschutz sind schon jetzt molekulargenetische Analysen, welche zur Entdeckung bislang unentdeckter Arten führen können und die Überprüfung des Zustands von Populationen bzw.

Arten erlauben. Vom ontogenetischen Status unabhängige Genanalysen stellen im Dienste der Taxonomie eine Art von Schnelltests dar, deren Befunde später mit den Ergebnissen aufwendiger klassischer morphologischer Studien in Zusammenhang gebracht werden können (Awise 1989). Populationsgenetische und molekulargenetische Analysen sind schließlich längst zu einem unverzichtbaren Mittel der Forensik geworden (Finkeldey *et al.* 2007). Diese Analysen erlauben den Nachweis der Identität bestimmter Individuen bzw. deren Zugehörigkeit zu bestimmten Populationen oder doch Taxa. Der Schluss aus dem Gehalt bestimmter Isotope auf die geographische Herkunft von Holz erwies sich bisher als zu wenig effizient, als dass damit dem illegalen Handel wirksam hätte begegnet werden können; in der Zukunft werden diese Methoden an Bedeutung gewinnen. Die genetische Untersuchung von Tropenholz wird hoffentlich in nicht allzu ferner Zukunft ermöglichen, die Artzugehörigkeit bzw. die geographische Herkunft von mehr Handelsware zu bestimmen (Rachmayanti *et al.* 2006, 2009). Naturschutzbelange finden bereits heute im Waldbau Berücksichtigung (so etwa eine bestimmte Anzahl von Habitatbäumen je ha, Belassung von Totholzbäumen und liegendem Totholz). Der Schutz forstgenetischer Ressourcen ist von derart ins Einzelne gehenden Regelungen leider weit entfernt. Grundsätzlich ist eine Zusammenarbeit zwischen dem Naturschutz und dem Schutz forstgenetischer Ressourcen notwendig, um die Ziele beider Wissensgebiete zu erreichen (Konnert und Haverkamp 2016).

In einem praxisbezogenen und inhaltlich überzeugenden wie auch in seiner Ausstattung motivierenden Buch über Naturschutzgenetik beschreiben Holderegger und Segelbacher (2016a) Aspekte der Anwendung der Genetik im Naturschutz. Diese Anwendung wird dort vorrangig, jedoch nicht nur im Zusammenhang mit technischen Methoden, sondern auch im Zusammenhang mit der Errichtung theoretischer Denkgebäude gesehen. Das gilt für Tiere – sie werden dort mit Schwerpunkt behandelt – wie gleichermaßen für Pflanzen, insbesondere Bäume. Die Autoren (Holderegger und Segelbacher 2016b) orientieren sich mit ihrer Feststellung an Frankham *et al.* (2010). In der hier vorliegenden Schrift wurde etwas mehr Gewicht auf die Integration populationsgenetischer Methoden und Modelle gelegt.

15.2 Situation der Erhaltung forstgenetischer Ressourcen

„There is a need to continue and further strengthen the present collaboration in the forest genetic resources area among major partners. All agencies and institutions, at national, regional and international levels, should join forces and tangibly demonstrate to decision makers and the public that they work in a complementary and mutually reinforcing manner for a cause in which visible progress is being made but which needs, and which merits, greatly increased recognition and support.“

(PALMBERG-LERCHE *et al.* 2005)

“Forest genetic conservation has a strong forest policy relevance and must be backed up by a political will.”

(GEBUREK und TUROK 2005, *loc. cit.* p.7)

In Europa ist die Erhaltung forstlicher Biodiversität auch unter genetischen Aspekten weniger durch Gesetze als nur politisch verpflichtende Normen vorgeschrieben. In anderen Teilen der Welt ist CBD (s. Kapitel 14.1) das allein verbindliche Instrument zum Schutz forstgenetischer Ressourcen. Nicht nur dort, sondern auch in Europa lässt aber die Umsetzung dieser Vorschriften und Regelungen noch immer zu wünschen übrig. Geburek und Konrad (2008) führen mehrere Gründe für diesen Rückstand an.

(1) Die Erfassung und das Monitoring der genetischen Folgen menschlicher Einwirkung und der genetischen Erosion erfordern großen Aufwand und sind schwierig. Insbesondere besteht ein Mangel an genetischen Markern adaptiver Variation; er wurde in Kapitel 2.7 angesprochen.

(2) Zwischen den administrativen Strukturen einzelner Länder bestehen Unterschiede. Angesichts der Tatsache, dass die Verbreitungsgebiete vieler europäischer Waldbaumarten Ländergrenzen überschreiten, wäre die Ausrichtung auf Waldbaumarten und ihre Populationen und nicht nur auf Hoheitsgebiete zu wünschen. Eine auch nur in Europa einheitliche Strategie liegt derzeit erst ansatzweise vor; sie wäre trotz aller in der Natur der Baumarten und im Zustand ihrer Populationen begründeten Unterschiede aber durchaus denkbar. Koskela *et al.* (2013) entwarfen eine solche Strategie und erwähnten die Existenz einer großen Zahl von Genressourcen und einer entsprechenden Datenbank.

(3) Der wegen knappen Personals zwangsläufig wenig effektiven Arbeit der Forstbehörden der Welt auf dem Gebiet der Erhaltung forstgenetischer Ressourcen wird der anhaltende Waldrückgang in vielen Teilen der Welt zugeschrieben, welcher durch die FAO (2006) auf 7 Mio ha jährlich beziffert wurde. Trotz alarmierender Berichte über den globalen Waldrückgang ist noch immer die spöttelnde Meinung verbreitet: „Am schönsten hat’s die Forstpartie“

(4) Wird die Verbreitung artenreicher Waldgesellschaften dezimiert, ohne dass Vorsorge für die Generhaltung getroffen wird, gehen forstgenetische Ressourcen verloren. Grundsätzlich sind Pflanzen weniger attraktiv als Tiere. Bei Waldbäumen kommt die im Vergleich zu Haustierrassen und den Sorten landwirtschaftlicher Kulturpflanzen viel geringere morphologisch-phänotypische Differenzierung hinzu. Erst recht sind Gene kein attraktives Aushängeschild zur Weckung öffentlichen Interesses. Überhaupt sind Gene für das unbewaffnete menschliche Auge eben nicht sichtbar, worauf Laikre und Ryman (1996) in diesem Zusammenhang aufmerksam machten.

(5) Gegenwärtig ist vorrangiges Ziel von Bemühungen zum Schutz der Biodiversität der Artenschutz. Genetische Belange sind in den Biodiversitätsschutz bislang nur mangelhaft integriert. Sie erfordern angesichts des langfristigen Charakters und der Bedeutung der Generhaltung intensive Forschung. Sie erfordern auch die Akzeptanz dieser Bemühungen um die Zukunft der Baumpopulationen wie auch der Menschheit. Kein Mensch dürfte beurteilen können, in welchem Maße und wie lange, d.h. wie viele Generationen des Menschen – oder gar der Bäume die Anpassungsfähigkeit von Baumpopulationen an verändertes Klima gefordert sein wird. Daher ist nur rational, diese Vorsorge für die Zukunft jetzt zu treffen.

(6) Wie Laikre *et al.* (2009) feststellten, liegt derzeit zwar großes Gewicht auf Bemühungen um den Schutz der Biodiversität von Kulturpflanzen und Haustieren, vergleichsweise weniger auf Bemühungen um den Schutz der natürlichen Biodiversität unseres Planeten. Nichtsdestoweniger verdient auch der Schutz vom Menschen erarbeiteter Biodiversität unsere volle Unterstützung.

(7) Obwohl die Erhaltung forstgenetischer Ressourcen wichtiger Bestandteil der Forstpolitik sein sollte, bestehen Schwierigkeiten für den Dialog zwischen Wissenschaft, Politik und Verwaltung (Agrawal und Ostrom 2006).

Im Interesse des Schutzes genetischer Variation von Baumpopulationen fordern Geburek und Konrad (2008) und Krabel *et al.* (2010), dass Importe und Exporte aller Kategorien forstlichen Vermehrungsgutes (s. Kapitel 14), dessen Ursprung oder doch dessen Abstammung wenigstens dokumentiert werden. Die strenge Überwachung des Verkehrs mit forstlichem Vermehrungsgut und die Sicherung von dessen Identität könnten die Grundlage für eine Dokumentation liefern (Hattemer *et al.* 1993), welche auch die systematische Sammlung von Erfahrungen im Dienste der Suche nach örtlich angepasstem Vermehrungsgut erlaubt.

In der Öffentlichkeit sind die Vorstellungen von den Zielen des Übereinkommens über die Biologische Vielfalt nach wie vor verschwommen; so wurden in der Presseberichterstattung (und nicht nur dort!) etwa für die im Jahre 2008 stattgefundene neunte Vertragsstaatenkonferenz der Vereinten Nationen zu dem Übereinkommen abwechselnd die Bezeichnungen Biodiversitätskonferenz, Vertragsstaatenkonferenz zum Artenschutz, Welt-Naturschutzkonferenz oder UN-

Naturschutzgipfel verwendet. Der Gebrauch des Begriffs Artenschutz als Synonym für Biodiversitätsschutz ist weit verbreitet. Der Schutz forstgenetischer Ressourcen wird im Rahmen des Artenschutzes nicht explizit angesprochen, obwohl er entscheidende Beiträge mit deutlicher fachlicher Spezifität hierzu leistet. Geburek und Konrad (2008) machten auf den Umstand aufmerksam, dass noch nicht alle Forstleute davon überzeugt sind, dass nachhaltige Forstwirtschaft etwas mit Genen zu tun hat; wichtiger erscheint ihnen die ‚Herkunft‘ – dieser Begriff erfreut sich noch immer großer Wertschätzung. Noch heute kann man gelegentlich Erstaunen darüber beobachten, dass das im Ruf der Anwendungsferne stehende Fach Forstgenetik auch tatsächlich angewandt werden kann. Gene werden allenfalls mit Gentechnik in Verbindung gebracht; ansonsten sei Genetik „allein von wissenschaftlichem Interesse“. Das Bundesnaturschutz-Gesetz macht hiervon keine Ausnahme (vgl. §35 BNatSchG, Anonymus 2009). Gene haben für viele besonders naturverbundene Forstleute, aber auch manche Naturschützer und Biologen, einen etwas garstigen Beigeschmack. In jüngster Zeit gibt es jedoch erfreuliche Entwicklungen (Hipler *et al.* 2011).

In Deutschland ist die Überzeugung von der Bedeutung forstgenetischer Ressourcen leider noch nicht Allgemeingut. Ein früher Aufruf mehrerer mit Forstgenetik befasster Stellen in Deutschland erfolgte einmal unter dem Eindruck des damaligen Waldsterbens, hatte sich aber auch allgemeinere Ziele gesetzt (Anonymus 1984). Es ist also dringlich, „Maßnahmen der Generhaltung in die Waldbewirtschaftung zu integrieren und hierfür das Bewusstsein in der Forstpraxis zu entwickeln“ (Kätzler und Becker 2014).

Wie viele andere Autoren betonten Boshier und Young (2000) die Notwendigkeit der Generhaltung nicht nur in eigens als Genressourcen ausgewiesenen Populationen, sondern auch in Produktionssystemen. Die Autoren betrachten Generhaltung als Anliegen nicht nur des Naturschutzes, sondern auch des als Ressourcenmanagement bezeichneten Wissensgebietes.

Angesichts der umfangreichen Rechtssetzung auf dem Gebiet des Naturschutzes ist zu hoffen, dass der Schutz genetischer, insbesondere forstgenetischer, Ressourcen sowohl im engeren wie im weiteren Sinne künftig den Eingang in die Gesetzgebung findet. Dies ist nicht als Anregung zu verstehen, den Umfang bestehender Vorschriften einfach auszuweiten, sondern als die Forderung, die heutigen Vorschriften auch auf eine genetische Grundlage zu stellen und den Schutz der Biodiversität damit wirksamer zu gestalten. Keinesfalls ist dieses Kapitel als Kritik an *dem* Naturschutz zu betrachten, nur sei der Hinweis auf bestehende Defizite erlaubt. Verschiedene Autoren wiesen auf bestehende Defizite bei der Umsetzung der Convention über die Biologische Vielfalt hin; nicht nur im Zusammenhang mit Waldbäumen wird darauf hingewiesen, dass Programme zum Schutz der Biodiversität die grundlegende Bedeutung des Schutzes genetischer Variation als Kern von Schutzbemühungen nicht berücksichtigen (Laikre *et al.* 2009, Koskela *et al.* 2013).

Zahlreiche Organisationen auf der ganzen Welt sind mit Forschung über forstgenetische Ressourcen und die Praxis ihres Schutzes befasst. Die Ziele und die Tätigkeit der verschiedensten Institutionen, die sich die Erhaltung forstgenetischer Ressourcen zur Aufgabe gemacht haben, beschrieben Geburek (1998a) sowie Papageorgiou und Drouzas (2010). Frühe Anstöße gingen von IUFRO und FAO aus. Geburek (1998a) entwarf ein internationales Programm zur Erhaltung forstlicher Genressourcen. Im Rahmen der Tätigkeit des 1968 von der FAO gegründeten ‚Panel of Experts on Forest Gene Resources‘ hoben Palmberg-Lerche *et al.* (2005) die Aufrufe zur weltweiten Zusammenarbeit zum Schutz forstgenetischer Ressourcen hervor. Im Jahre 2013 wurde in Rom der First Global Plan of Action for Forest Genetic Resources der FAO verabschiedet.

Das 1994 entstandene „Europäische Programm für Forstgenetische Ressourcen“ mit dem Acronym EUFORGEN (s. Kapitel 14.5) umfasst derzeit vier Netzwerke (Forest Management, Conifers, Scattered Broadleaves, Stand-forming Broadleaves) und verfolgt drei Hauptziele:

- Als Grundlage der Anpassung an den Klimawandel die Förderung hierfür geeigneten forstlichen Vermehrungsgutes,
- Entwicklung und Förderung europäischer Strategien, Methoden und Empfehlungen zur Erhaltung forstlicher Genressourcen, sowie
- die Sammlung und Verbreitung von Informationen über forstliche Genressourcen in Europa.

Hierüber gibt ein ausführliches Verzeichnis allgemeiner sowie baumartenspezifischer Themen Auskunft. EUFORGEN berät die MCPFE (vgl. Kapitel 14.5) sowie die mit der Implementierung der im Rahmen der CBD gefassten Beschlüsse.

Das von der Europäischen Union geförderte Informationssystem EUFGIS sammelt und verbreitet Daten über genetische Inventuren in 40 Ländern und veranstaltet Kurse zur Generhaltung etc. Die 2013 von der Europäischen Kommission beschlossene EU Forestry Strategy nimmt dagegen keinen Bezug zu forstgenetischen Ressourcen.

Verschiedene Autoren beschrieben in dem von Geburek und Heinze (1998) herausgegebenen Sammelband Bemühungen um die Erhaltung forstgenetischer Ressourcen in einigen europäischen Ländern. Skrøppa und Fjellstad (2017) beschrieben die Situation forstgenetischer Ressourcen in Norwegen sowie einen Katalog der dort in großem Umfang durchgeführten Maßnahmen der Generhaltung *in situ* und *ex situ*. In Deutschland ist die Bund-Länder-Arbeitsgruppe „Forstliche Genressourcen und Forstsaatgutrecht“ beim Bundesministerium für Verbraucherschutz, Ernährung und Landwirtschaft seit Jahren mit der Generhaltung bei Waldbäumen befasst. Sie verfährt dabei nach einem wiederholt aktualisierten (vgl. Melchior *et al.* 1986, Schmitt 2004, Paul *et al.* 2010) Konzept mit dem Ziel,

- die Vielfalt der Baum- und Straucharten und die Vielfalt innerhalb derselben zu erhalten,
- forstliche Genressourcen nachhaltig zu nutzen,
- lebensfähige Populationen gefährdeter Baum und Straucharten wiederherzustellen sowie
- einen Beitrag zur Erhaltung und Wiederherstellung vielfältiger Waldökosysteme zu leisten.

In einer im Netz veröffentlichten, mit Glossar versehenen Schrift werden Ziele, Konzeption, Maßnahmen und Zuständigkeiten ausführlich dargestellt (Paul *et al.* 2010). Ein im Jahre 2006 herausgegebener Bericht über die Tätigkeit dieser Arbeitsgruppe im Zeitraum von 2001 bis 2004 liegt in gebundener Form vor (Schmitt und Münch 2006).

In Deutschland sind derzeit leider die Verminderung mit Forstgenetik befasster Institutionen, der Stellenabbau bzw. die ‚Umwidmung‘ von Personalstellen zu beklagen. Man darf darauf hoffen, dass dies nur vorübergehende Einschnitte bedeutet und die oft beschworene Nachhaltigkeit dadurch keinen langfristigen Schaden davonträgt.

Literatur

- Agrawal A, Ostrom E (2006) Political science and conservation biology: a dialog of the deaf. *Conservation Biology* 20, 681-682.
- AID (2017). Forstliches Vermehrungsgut. Informationen für die Praxis. 8. Auflage. Infodienst Ernährung, Landwirtschaft, Verbraucherschutz e. V., Bonn
<http://shop.aid.de/1164/forstliches-vermehrungsgut-informationen-fuer-die-praxis>
- Aitken SN, Yeaman S, Holliday JA, Wang T, Curtis-McLane S (2008) Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* 1, 95-111
- Akçakaya HR, Sjögren-Gulve P (2000) Population viability analyses in conservation planning: an overview. *Ecological Bulletin* 48, 9-21.
- Akinagbe A (2008) Genetic variation in *Mansonia altissima* A.Chev. and *Triplochiton scleroxylon* K. Schum. under different regimes of human impact in Akure Forest Reserve, Nigeria. Forstwiss. Dissertation, Universität Göttingen.
- Akinagbe A, Gailing O, Finkeldey R (2010) Genetic diversity of *Mansonia altissima* A. Chev. under different regimes of human impact in the Akure

- Forest Reserve, Nigeria. *Forest Studies in China* 12, 193-200.
- Albrecht J (1988) Forstpflanzenzüchtung und genetische Aspekte der künstlichen Bestandesbegründung. *Forstarchiv* 59, 111-113.
- Aldrich PR, Hamrick JL (1998) Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic. *Science* 281: 103-105.
- Aldrich PR, Hamrick JL, Chavarriaga P, Kochert G (1998) Microsatellite analysis of genetic structure in fragmented populations of the tropical tree *Symphonia globulifera*. *Molecular Ecology* 7, 933-944.
- Allendorf FW, Leary RF, Spruell P, Wenburg JK (2001) The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology and Evolution* 16, 613-622.
- Allendorf FW, Luikart G (2007) *Conservation and the Genetics of Populations*. Blackwell, Malden-Oxford-Carlton.
- Amler K, Bahl A, Henle K, Kaule G, Poschlod P, Settele J (Hsg) (1999) *Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Amler K, Kaule G (1999) Fallbeispiele der Umsetzung populationsbiologischer Ergebnisse in der Naturschutz- und Eingriffsplanungspraxis. Pp. 213-266 in: Amler K, Bahl A, Henle K, Kaule G, Poschlod P, Settele J (Hsg) *Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Ammer C, Förster B, Höllerl S (2010) Zur Bedeutung intraspezifischer Konkurrenz bei Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) in frühen Verjüngungsstadien. *Forstarchiv* 81, 175-180.
- Ammer Ch, Stimm B (1996) Waldbau und Biodiversität im Bergmischwald – eine Fallstudie. Pp. 114-134 in: Müller-Starck G (Hsg) *Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft*. ecomed, Landsberg.
- Anderson E, Hubricht L (1938) Hybridization in *Tradescantia*. III. The evidence for introgressive hybridization. *Amer. J. Bot.* 25, 396-402.
- Andersson E (1943) Växtförädlingen och skogsbruket. *Skogen* 30, 178-180.
- Andersson E (1965) The selection of plus trees in Sweden. *Šumarski list no. 1-2*, 31-40.
- André T, Lemes MR, Grogan J, Gribel R (2008) Post-logging loss of genetic diversity in a mahogany (*Swietenia macrophylla* King, Meliaceae) population in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 255, 340-345.
- Anonymus (1957) Gesetz über forstliches Saat- und Pflanzgut. *Bundesgesetzblatt Teil I, Nr. 52*, 1388-1392 vom 28. September 1957.
- Anonymus (1966) Council Directive of 14 June 1966 on the Marketing of Forest Reproductive Material (66/404/EEC). *Off. J. Europ. Comm.* 2326/66, 161-167.

- Anonymus (1972) Allgemeine Verwaltungsvorschrift zum Gesetz über forstliches Saat- und Pflanzgut (FsaatVwV). Bundesanzeiger Nr. 155 vom 19. August 1972.
- Anonymus (1984). Forstliches Erbgut in Gefahr. *Silvae Genetica* 33, 177.
- Anonymus (1993a) The Convention on Biological Diversity.
<https://www.cbd.int/convention>
- Anonymus (1993b) Gesetz zu dem Übereinkommen über die biologische Vielfalt vom 5. Juni 1992. Bundesgesetzblatt Teil II, Nr. 32, S. 1741 – 1772 vom 9. September 1993.
- Anonymus (1994) Verordnung über Herkunftsgebiete für forstliches Vermehrungsgut (Forstsaat-Herkunftsgebietsverordnung, FoVHgV) vom 7. Oktober 1994. Bundesgesetzblatt, Teil I, S. 3578ff.
- Anonymus (1995) Genetik und Waldbau der Weißtanne. 2 Bde. Schriftenreihe der Sächsischen Landesanstalt für Forsten. Graupa.
- Anonymus (2000) Council Directive 1999/105/EC of 22 December 1999 on the marketing of forest reproductive material. Official Journal of the European Communities L 11/17 of January 15, 2000.
- Anonymus (2001). Population, Environment and Development. The Concise Report. ST/ESA/SER.A/202/ UN Publications Sales No. E.01.XIII-15.
- Anonymus (2002a) Forstvermehrungsgutgesetz (FoVG) vom 22.5.2002. Bundesgesetzblatt, Teil I, Nr. 32, vom 29.5.2002.
- Anonymus (2002b) Forstvermehrungsgut-Zulassungsverordnung (FoVZV) vom 20. Dezember 2002. Bundesgesetzblatt Teil I, Nr. 88, 4721-4729.
- Anonymus (2002c) Forstvermehrungsgut-Durchführungsverordnung (FoVDV) vom 20. Dezember 2002. Bundesgesetzblatt Teil I, S. 4711.
- Anonymus (2003) Erste Verordnung zur Änderung der Forstsaat-Herkunftsgebietsverordnung (FoVHgV) vom 20. Dezember 2002. Anlageband zum BGBl Teil I, Nr. 8 vom 27. Februar 2003 I 238, S. 3-13.
- Anonymus (2004) Verwendung einheimischer Gehölze regionaler Herkunft für die freie Landschaft. Bundesministerium für Verbraucherschutz, Ernährung und Landwirtschaft, Referat Öffentlichkeitsarbeit, Berlin.
- Anonymus (2007) OECD Scheme for the Certification of Forest Reproductive Material Moving in International Trade. OECD Trade and Agricultural Directorate, Paris.
- Anonymus (etwa 2008, Zugriff am 10.4.2018) Das LÖWE-Programm.
https://www.landesforsten.de/fileadmin/doku/Infomaterial/loewe_programm.pdf
- Anonymus (2009) Gesetz über Naturschutz und Landschaftspflege vom 29. Juli 2009 (BGBl. I, S. 2542) (Bundesnaturschutzgesetz – BNatSchG).
www.juris.de.

- Anonymus (2013) Untersuchungen zur Elsbeere. <www.ble.de>
- Arrhenius S (1896) On the influence of carbonic acid in the air on the temperature on the ground. The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science, Fifth Series, 237-278.
- Awise JC (1989) A role for molecular genetics in the recognition and conservation of endangered species. Trends in Ecology and Evolution 4, 279-281.
- Ayele TB, Gailing O, Finkeldey R (2011) Assessment and integration of genetic, morphological and demographic variation in *Hagenia abyssinica* (Bruce) J.F. Gmel. to guide its conservation. J. Nature Conservation 29, 8-17.
- Ayele TB, Gailing O, Umer M, Finkeldey R (2009) Chloroplast DNA haplotype diversity and postglacial recolonization of *Hagenia abyssinica* (Bruce) J.F. Gmel. in Ethiopia. Plant Syst. Evol. 280, 175-185.
- Barsch F, Heym A, Nehsing S (2012) Leitfaden zur Verwendung gebietseigener Gehölze.<bmub.bund.de>
- Barton NH (1999) Clines in polygenic traits. Genetical Research 74, 223-226.
- Baumann R, Müller-Starck G (2004) DNA-Methylierung im Genom der Fichte – ein Indikator für Anpassungsfähigkeit? Pp. 179-188 in: Konnert M, Behm A (Hsg) Ergebnisse forstlicher Feldversuche und Laborstudien und ihre Umsetzung in die Praxis. Tagungsber. Forum Genetik-Wald-Forstwirtschaft. Bayer. Amt für forstliche Saat- und Pflanzenzucht Teisendorf. (ISBN 3-00-016567-3)
- Baumgärtner S, Becker C (2008) Ökonomische Aspekte der Biodiversität. Pp. 75-115 in: DRZE (Hsg)
- Bawa KS, Ashton PS (1991) Conservation of rare trees in tropical rain forests: a genetic perspective. P. 62-71 in: Falk DA, Holsinger KE (eds) Genetics and Conservation of Rare Plants. Oxford University Press, New York and Oxford.
- Bednorz L, Myczko L, Kosiński P (2006) Genetic variability and structure of the wild service tree (*Sorbus torminalis* (L.) Crantz) in Poland. Silvae Genetica 55, 197-202.
- Behm A (2004) Saatgut übersteht auch schlechte Zeiten. Pp. 47-58 in: Maurer W (Hsg) Zwei Jahrzehnte Genressourcen-Forschung in Rheinland-Pfalz. Mitt. Forschungsanst. F. Waldökologie und Forstwirtsch. Rheinland-Pfalz Nr. 52/04.
- Behm A, Becker A, Dörflinger H, Franke A, Kleinschmit J, Melchior GH, Muhs H-J, Schmitt H-P, Stephan BR, Tabel U, Weisgerber H, Widmaier Th (1997) Concept for the conservation of forest genetic resources in the Federal Republic of Germany. Silvae Genetica 46, 24-34.

- Bekessy SA, Ennos RA, Burgmann MA, Newton AC, Ades PK (2003) Neutral DNA markers fail to detect genetic divergence in an ecologically important trait. *Biol. Conserv.* 110, 267-275.
- Belletti P, Ballian D, Monteleone I, Ferrazzini D (2004) Genetic differentiation among populations of common ash (*Fraxinus excelsior* L.) and identification of regions of provenance. Pp. 161-171 in: Konnert M, Behm A (Hsg) Ergebnisse forstlicher Feldversuche und Laborstudien und ihre Umsetzung in die Praxis. Tagungsber. Forum Genetik-Wald-Forstwirtschaft. Bayer. Amt für forstliche Saat- und Pflanzenzucht Teisendorf. (ISBN 3-00-016567-3)
- Belletti P, Monteleone I, Ferrazzini D (2008). A population genetic study in a scattered forest species, wild service tree [*Sorbus torminalis* (L.) Crantz], using RAPD markers. *Europ. J. Forest Res.* 127, 103-114, 2008.
- Bendixen K (2001) Reproduktionssystem des Feldahorns (*Acer campestre* L.): Blühphänologie und genetische Untersuchungen. Forstwiss. Diss. Univ. Göttingen.
<http://webdoc.sub.gwdg.de/diss/2001/bendixen/bendixen.pdf>
- Benetka V, Mottl J, Vacková K, Pospíšková M, Dubský M (1999) Estimation of the introgression level in *Populus nigra* L. populations by means of isozyme gene markers. *Silvae Genetica* 48, 218-223.
- Bergmann F (1978) The allelic distribution at an acid phosphatase locus in Norway spruce (*Picea abies*) along similar climatic gradients. *Theor. Appl. Genetics* 52, 57-64.
- Bergmann F (1994) Die genetische Struktur der Weißtannen-Populationen Mittel- und Südeuropas. Pp. 97-105 in: Wolf H (Hsg) Weißtannen-Herkünfte. Neue Resultate zur Provenienzforschung bei *Abies alba* Mill. *Contributions Biologiae Arborum*, Bd. 5. Ecomed Verlagsges. Landsberg a. L.
- Bergmann F (1996) Die genetische Struktur von Weißtannen-Naturverjüngung in Abhängigkeit von Altbestand und Waldgesellschaft. Pp. 19-25 in: Mitt. Landesanst. f. Wald und Forstwirtschaft Gotha, Heft 11.
- Bergmann F, Gregorius HR (1993) Ecogeographical distribution and thermostability of isocitrate dehydrogenase (IDH) alloenzymes in European silver fir (*Abies alba*). *Biochemical Systematics and Ecology* 21, 597-605.
- Bergmann F, Ruetz W (1987) Identifizierung von Hybridlärchensaatgut aus Samenplantagen mit Hilfe eines Isoenzym-Markers. *Silvae Genetica* 36, 102-105.
- Bergmann F, Ruetz W (1991) Isozyme genetic variation and heterozygosity in random tree samples and selected orchard clones from the same Norway spruce populations. *For. Ecol. Manage.* 46, 39-47.

- Biedenkopf S, Ammer Ch, Müller-Starck G (2007) Genetic aspects of seed harvests for the artificial regeneration of wild service tree (*Sorbus torminalis* [L.] Crantz). *New Forests* 33, 1-12.
- Biedermann R, Hoffmann E, Seufert W (1999) Pp. 29-37 in: Amler K, Bahl A, Henle K, Kaule G, Poschlod P, Settele J (Hsg) *Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Billington HL (1991) Effect of population size on genetic variation in a dioecious conifer. *Conservation Biology* 5, 115-119.
- Bob CFR, Redmond BL, Karnosky DF (1986) On the nature of inter- and intraspecific incompatibility in *Ulmus*. *Amer. J. Bot.* 73, 465-474.
- Bocacci P, Botta R (2009) Investigating the origin of hazelnut (*Corbyus avellana* L.) cultivars using chloroplast microsatellites. *Genetic Resources and Crop Evolution* 56, 851-859.
- Böcker R (1995) Beispiele der Robinien-Ausbreitung im Baden-Württemberg. Pp. 57-65 in: Böcker R, Gebhardt H, Konold W, Schmidt-Fischer S (Hsg) *Gebietsfremde Pflanzenarten. Auswirkungen auf einheimische Arten, Lebensgemeinschaften und Biotope. Kontrollmöglichkeiten und Management*. ecomed, Landsberg.
- Bonfils P, Finkeldey R (2000) Das schweizerische Programm zur Erhaltung forstgenetischer Ressourcen. Pp.136-150 in: Geburek T, Heinze B (Hsg) *Erhaltung genetischer Ressourcen im Wald – Normen, Programme, Maßnahmen*. ecomed, Landsberg.
- Boshier DH (2000) Mating systems. Pp. 63-79 in: Young A, Boshier D, Boyle T (eds) *Forest Conservation Genetics. Principles and Practice*. CABI, Oxon.
- Boshier DH (2004) Agroforestry systems: important components in conserving the genetic viability of native tropical tree species. Pp. 290-313 in: Schroth G, da Fonseca GAB, Harvey CA, Gascon C, Vasconcelos HL, Izac AMN (eds) *Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscapes*. Washington, Covelo, London: Island Press.
- Boshier DH, Young AG (2000) Forest conservation genetics: limitations and future directions. Pp. 289-297 in: Young A, Boshier D, Boyle T (eds) *Forest Conservation Genetics. Principles and Practice*. CABI, Oxon.
- Bouvarel P (1970) The conservation of gene resources of forest trees. Pp. 523-529 in: Frankel OH, Bennett E (eds) *Genetic Resources in Plants – Their Exploration and Conservation*. Blackwell, Oxford and Edinburgh.
- Bowen MR, Howland P, Last FT, Leakey RRB, Longman KA (1977) *Triplochiton scleroxylon*: Its conservation and future development. *Forest Genetic Resources Information* 6, 38-47. FAO, Rome.

- Boyle JB (2000a) Conserving genetic diversity of forest trees in managed landscapes. P. 131-146 in: Mátyás C (ed) Forest Genetics and Sustainability. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Boyle TJ (2000b) Criteria and indicators for the conservation of genetic diversity. Pp. 239-251 in: Young A, Boshier D, Boyle T (eds) Forest Conservation Genetics. Principles and Practice. CABI, Oxon.
- Boys J, Cherry M, Dayanandan S (2005) Microsatellite analysis reveals genetically distinct populations of red pine (*Pinus resinosa*, Pinaceae). *Amer. J. Bot.* 92, 833-841
- Bradshaw AD (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.* 13, 115-155.
- Bradshaw RHW (2004) Past anthropogenic influence on European forests and some possible genetic consequences. *Forest Ecology and Management* 197, 203-212.
- Braumüller S, Rahmat A, Roß H, Zoglauer K (2001) Biotechnologische Methoden zur Erhaltung und Vermehrung ausgewählter Genotypen der Weißtanne (*Abies alba* Mill.) Sachsens. Pp. 115-123 in: Wolf H (Red) Nachhaltige Nutzung forstgenetischer Ressourcen. Sächsische Landesanstalt für Forsten Pirna.
- Braun H, Llamas Gomez L (1994) Die Weißtanne (*Abies alba* Mill.) in Sachsen. *Der Wald* 44, 387-392.
- Braun H, Wolf H (2001) Einleitung zum Tagungsthema „Nachhaltige Nutzung forstgenetischer Ressourcen“. Pp. 8-10 in: Wolf H (red) Nachhaltige Nutzung forstgenetischer Ressourcen. Sächsische Landesanstalt für Forsten Pirna.
- Brown AHD, Briggs JD (1991) Sampling strategies for genetic variation in *ex situ* collections of endangered plant species. Pp. 99-119 in: Falk DA, Holsinger KE (eds) Genetics and Conservation of Rare Plants. Oxford University Press, New York and Oxford.
- Brown AHD, Hardner CM (2000) Sampling the gene pools of forest trees for *ex situ* conservation. Pp. 185-196 in: Young A, Boshier D, Boyle T (eds) Forest Conservation Genetics. Principles and Practice. CABI, Oxon.
- Buchert GP, Rajora OP, Hood JV, Dancik BP (1997) Effects of harvesting on genetic diversity in old growth eastern white pine in Ontario, Canada. *Conserv. Biology* 11, 747-758.
- Büttner R, Wagner I (2007) Morphologische und isoenzymatische Differenzierung von Kolonien der Wildbirne (*Pyrus pyraeaster* (L.) Burgsd.) im Naturschutzgebiet „Zadel“ bei Meißen (Sachsen). *Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges.* 92, 77-85.

- Buiteveld J, Vendramin GG, Leonardi S, Kamenar K, Geburek T (2007) Genetic diversity and differentiation in European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands varying in management history. *For. Ecol. Manage.* 247, 98-106.
- Burczyk L, Lewandowski A, Chalupka W (2004) Local pollen dispersal and distant gene flow in Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) *For. Ecol. Manage.* 197, 39-48.
- Burgman M, Possingham AP (2000) Population viability analysis for conservation: the good, the bad and the undescribed. Pp. 97-112 in: Young AG, Clarke GM (eds) *Genetics, Demography and Viability of Fragmented Populations*. Cambridge University Press, London.
- Buschbom J, Gimmerthal S, Kirschner P, Michalczyk IM, Sebbenn A, Schueler S, Schlünzen KH, Degen B (2012) Spatial composition of pollen-mediated gene flow in sessile oak. *Forstarchiv* 83, 12-18.
- Burschel P (1989) *Waldbau-Forstgenetik-Forstpflanzenzüchtung*. *Forst und Holz* 44, 665-673
- Butter D (2001) Die Verwendung herkunftsgesicherten Vermehrungsgutes als Bestandteil des Waldumbaus in Sachsen. Pp. 11-14 in: Wolf H (Red) *Nachhaltige Nutzung forstgenetischer Ressourcen*. Sächsische Landesanstalt für Forsten, Pirna.
- Byrne M (2000) Disease threats and the conservation genetics of forest trees. Pp. 159-166 in: Young A, Boshier D, Boyle T (eds) *Forest Conservation Genetics. Principles and Practice*. CABI, Oxon.
- Cabeza M, Moilanen A, Possingham HP (2004) Metapopulation dynamics and reserve network design. Pp. 541-564 in: Hanski I, Gaggiotti OE (eds) (2004) *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*. Elsevier Academic Press, Amsterdam etc.
- Cagelli L, Lefèvre (1997) The conservation of *Populus nigra* L. and gene flow within cultivated poplars in Europe. *Bocconea* 7, 63-75.
- Cao C-P (2006) Genetic variation of the genus *Shorea* (Dipterocarpaceae) in Indonesia. *Forstwiss. Diss. Univ. Göttingen*.
- Cao C-P, Gailing O, Siregar I, Indrioko S, Finkeldey R (2006) Genetic variation at AFLPs for the Dipterocarpaceae and its relation to molecular phylogenies and taxonomic subdivisions. *Journal of Plant Research* 119, 553-558.
- Cao C-P, Leinemann I; Ziehe M, Finkeldey R (2004) Untersuchungen zur genetischen Variation und Differenzierung von Eibenbeständen mit Hilfe von Isoenzym- und DNS-Markern. *Allgem. Forst- u. Jagdztg.* 175, 21-28.
- Carlowitz HC von (1713) *Sylvicultura oeconomica oder haußwirthliche Nachricht und naturmäßige Anweisung zur wilden Baumzucht*. Johann Friedrich Braun, Leipzig. (Nachdr. mit einer Einleitung von Grober U. TU Bergakademie Freiberg 2000)

- Carneros E, Yakovlev I, Viejo M, Olsen J, Fossdal CG (2017) The epigenetic memory of temperature during embryogenesis modifies the expression of budburst-related genes in Norway spruce ecotypes. *Planta* 246, 553-566.
- Carney SE, Wolf DE, Rieseberg LH (2000) Hybridisation and forest conservation. Pp. 167-182 in: Young A, Boshier D, Boyle T (eds) *Forest Conservation Genetics. Principles and Practice*. CABI, Oxon.
- Cavalli-Sforza LL, Bodmer WF (1971) *The Genetics of Human Populations*. W.H. Freeman & Company, San Francisco.
- Cedro A, Iszkulo G (2011) Do females differ from males of European yew (*Taxus baccata* L.) in dendrochronological analysis? *Tree-Ring Research* 67; *Eibenfreund* 17, 296-304.
- Chaix G, Gerber S, Razafimaharo V, Vigneron P, Verhaegen D, Hamon S (2003) Gene flow estimation with microsatellites in Malagasy seed orchard of *Eucalyptus grandis*. *Theor. Appl. Genet.* 107, 705-712.
- Chan SWL, Henderson IR, Jacobsen SE (2005) Gardening the genome: DNA methylation in *Arabidopsis thaliana*. *Nat. Rev. Genet.* 6, 351-360.
- Changtragoon S, Finkeldey R (1995) Patterns of genetic variation and characterization of the mating system of *Pinus merkusii* in Thailand. *For. Genet.* 2, 87-97.
- Chew MK (2011) Aneiktaxonomy: botany, place and belonging. Pp. 137-151 in: Rotherham ID, Lambert RA (eds) *Invasive and Introduced Plants and Animals*. Earthscan, London and Washington.
- Chybicki IJ, Oleksa A, Burczyk J (2011) Increased inbreeding and strong kinship structure in *Taxus baccata* estimated from both AFLP and SSR data. *Heredity* 107, 589-600.
- Chybicki IJ, Oleksa A, Kowalkowska K (2012) Variable rates of random genetic drift in protected populations of English yew: implications for gene pool conservation. *Conservat. Genet.* 13, 899-911.
- Coart E, Van Glabeke S, De Loose M, Larsen AS, Roldán-Ruiz I (2006) Chloroplast diversity in the genus *Malus*: new insights into the relationship between the European wild apple (*Malus sylvestris* (L.) Mill.) and the domesticated apple (*Malus domestica* Borkh.). *Molecular Ecology* 15, 2171-2182.
- Crandall KA, Bininda-Emonds ORP, Mace GM (2000) Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution* 15, 290-295.
- Cremer E, Rumpf H, Wolf H, Maurer W, Steiner W (2005) Führen Durchforstungen zu Veränderungen der genetischen Strukturen von Buchenbeständen? *Forst und Holz* 60, 184-188.
- Crow JF, Kimura M (1970) *Introduction to Population Genetics Theory*. Harper and Row. New York, Evanston, London.

- Curtu AL, Gailing O, Finkeldey R (2007a) Evidence for hybridization and introgression within a species-rich oak (*Quercus* spp.) community. *BMC Evolutionary Biology* 7, 218, 15pp.
- Curtu AL, Gailing O, Leinemann L, Finkeldey R (2007b) Genetic variation and differentiation within a natural community of five oak species (*Quercus* spp.) *Plant Biology* 9, 116-126.
- Dannemann A, Jackel A-K, Weiß G, Poschlod P, Mahn, E-G (1999) Auswirkungen räumlicher Isolationsmechanismen auf Pflanzen – Grundlagen und ausgewählte Beispiele. Pp. 70-78 in: Amler K, Bahl A, Henle K, Kaule G, Poschlod P, Settele J (Hsg) *Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Darlington CD (1939) *The Evolution of Genetic Systems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Darwin C (1875) *The Variation of Animals and Plants under Domestication*. Two volumes. (2nd edn, Pickering and Chatto, London, 1988). Murray, London.
- Darwin C (1877) *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*. London: Murray.
- Davis K (2008) *A CBD manual for botanic gardens*. Botanic Gardens Conservation International, Richmond, UK
http://www.bgci.org/files/cbd_manual.pdf
- Dawkins HC (1960) New methods of improving stand composition in tropical Forests. *Proc. Fifth World For. Congr., Seattle*.
- DeCarli Muñoz N (2003) Räumliche Verteilungen der genetischen Ausstattung von Eckern und Jungwuchs der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhängigkeit von Bestandesstrukturen. *Forstwiss. Diss. Univ. Göttingen*.
- Degen B (2000) *SGS: Spatial Genetic Software. Computer program and user's manual*. http://software.bfh-inst2.de/Software/sgs/sgs_manual.pdf
- Degen B (2010) Etablierung einer Standardmethode zur genetisch nachhaltigen Ernte von forstlichem Vermehrungsgut in zugelassenen Saatgutbeständen. Pp. 92-98 in: *Verh. Informationstage Biologische Vielfalt 21./22.4.10*. www.ble.de
- Degen B, Bandou E, Caron H (2004) Limited pollen dispersal and biparental inbreeding in *Symphonia globulifera* in French Guiana. *Heredity* 93, 585-591.
- Degen B, Blanc L, Caron H, Maggia L, Kremer A, Gourlet-Fleury S (2006) Impact of selective logging on genetic composition and demographic structure of four tropical tree species. *Biological Conservation* 131, 386-401.
- Degen B, Jolivet C, Liesebach H, Hoeltken A, Dounavi A, Fladung M, Naujoks G, Schneck V, Stauber T, Steiner W, Köhl M (2008) Erfassung der

- genetischen Struktur der Vogelkirsche (*Prunus avium*) als Grundlage für ein genetisches Monitoring wichtiger Waldbaumarten in Deutschland. www.ble.de.
- Delgado P, Eguiarte LE, Eguiarte L, Molina-Freaner F, Alvarez-Buylla ER, Piñero D (2008) Using phylogenetic, genetic and demographic evidence for setting conservation priorities for Mexican rare pines. *Biodiversity and Conservation* 17, 121-137.
- Demesure B, Le Guerroué B, Lucchi G, Prat D, Petit RJ (2000) Genetic variability of a scattered temperate forest tree: *Sorbus torminalis* L. (Crantz). *Ann. For. Sci.* 57, 63-71.
- Demesure-Musch B, Oddou-Muratorio S (2004) EUFORGEN Technical guidelines for genetic conservation and use for wild service tree (*Sorbus torminalis*). International Plant Genetic Resources Institute, Rome.
- Devaney JL, Jansen MAK, Whelan PM (2014) Spatial pattern of natural regeneration in stands of English yew (*Taxus baccata* L.); Negative neighbourhood effects. *For. Ecol. Manage.* 321, 52-60.
- DeVecchi Pellati E (1970) Evolution and importance of land races in breeding. Pp. 1266-1278 in: Proceedings of the 2nd World Consultation on Forest Genetics and Forest Tree Breeding, Vol. 2. FAO, Rome.
- Dhar A, Ruprecht H, Vacik H (2008) Population viability risk management (PVRM) for in situ management of endangered tree species – A case study on a *Taxus baccata* L. population. *Forest Ecol. Manage.* 255, 2835-2845.
- Dorken ME, Eckert CG (2001) Severely reduced sexual reproduction in northern populations of a clonal plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *J. of Ecology* 89, 339-350.
- Doúnavi A, Koutsias N, Ziehe M, Hattemer HH (2010) Spatial patterns and genetic structures within beech populations (*Fagus sylvatica* L.) of forked and non-forked individuals. *Eur. J. For. Res.* 129, 1191-1202.
- Doúnavi A, Steiner W, Maurer WD (2002) Effects of different silvicultural treatments on the genetic structure of European beech populations (*Fagus sylvatica* L.), Pp. 81-90 in: von Gadow K, Nagel J, Saborowski J (eds) Continuous Cover Forestry. Assessment, Analysis, Scenarios. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- DRZE (Deutsches Referenzzentrum Ethik in den Naturwissenschaften) (Hsg) 2008. Biodiversität. Sachstandsbericht Nr. 5. Verlag Karl Alber, Freiburg.
- Dubreuil M, Sebastiani F, Mayol M, González-Martínez, Riba M, Vendramin GG (2008) Isolation and characterization of polymorphic nuclear microsatellite loci in *Taxus baccata* L. *Conserv. Genet.* 9, 1665-1668
- Dudley JW (1977) 76 generations of selection for oil and protein percentage in maize. Pp. 459-473 in: Pollak E, Kempthorne O, Bailey TB (eds) Proc. Int. Conf. Quant. Genet. Iowa State Univ. Press, Ames.

- Eimert K, Rückert F-E, Schröder M-B (1012) Genetic diversity within and between seedstock populations of several German autochthonous provenances and conventionally propagated nursery material of blackthorn (*Prunus spinosa* L.) Plant Syst Evol 298, 609-618.
- Eisenhauer D-R (2000) Empfehlungen zur Wiedereinbringung der Weißtanne. Schriftenreihe der Sächsischen Landesanstalt für Forsten. Pirna.
- Ekué MRM (2009) Indigenous Knowledge, Morphological Variation and Genetic Diversity of *Blighia sapida* K.D. Koenig in Benin. Forstwiss. Diss. Univ. Göttingen
- Ekué MRM, Gailing O, Vornam B, Finkeldey R (2011) Assessment of the domestication state of ackee (*Blighia sapida* K.D. Koenig) in Benin based on AFLP and microsatellite markers. Conservat. Genet. 12, 475-489.
- Ekué MRM, Sinsin B, Eyog-Matig O, Finkeldey R (2010) Uses, traditional management, perception of variation and preferences in ackee (*Blighia sapida* K.D. Koenig) fruit traits in Benin: implications for domestication and conservation. Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine 6:12.
- Eldridge K, Davidson J, Harwood C, van Wyk G (1994) Eucalypt Domestication and Breeding. Clarendon Press, Oxford.
- El-Kassaby YE (2000) Impacts of industrial forestry on genetic diversity of temperate forest trees. Pp. 155-169 in: Mátyás C (ed) Forest Genetics and Sustainability. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- El-Kassaby YA (2000) Effect of forest tree domestication on gene pools. Pp. 197-213 in: Young A, Boshier D, Boyle T (eds) Forest Conservation Genetics. Principles and Practice. CABI, Oxon.
- Elsasser P (2005) Economic approaches for valuing forest genetic resources. P. 89-109 in: Geburek Th, Turok J (eds) Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe. Arbora Publishers, Zvolen.
- Endler JA (1977) Geographic Variation, Speciation, and Clines. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Eriksson G (1995) Which traits should be used to guide sampling for gene resources? Pp. 349-358 in: Baradat Ph, Müller-Starck G (eds) Population Genetics and Genetic Conservation of Forest Trees. SPB, Amsterdam.
- Eriksson G (2005a) Selection of target species and sampling for genetic resources in absence of genetic knowledge. Pp. 391-411 in: Geburek Th, Turok J (eds) Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe. Arbora Publishers, Zvolen.
- Eriksson G (2005b) Multiple population breeding system as a method to conserve genetic variation. Pp. 585-599 in: Geburek Th, Turok J (eds) Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe. Arbora Publishers, Zvolen.

- Eriksson G, Andersson S, Eiche V, Ifver J, Persson A (1980) Severity effects and transfer effects on survival and volume production of *Pinus sylvestris* in Northern Sweden. *Studia Forestalia Suecica* 156.
- Eriksson G, Lindgren D (1975) Några genetiska reflexioner kring plantsortering. *Sver. Skogsv. Förb. Tidskrift* 73, 615-622.
- Eriksson G, Namkoong G, Roberds JH (1993) Dynamic gene conservation for uncertain futures. *Forest Ecology and Management* 62, 15-37.
- Ernst WHO (1985) The effect of forest management on the genetic variability of plant species in the herb layer. Pp. 200-211 in: Gregorius H-R (ed) *Population Genetics in Forestry*. Springer-Verlag, Berlin etc.
- Evans J, Turnbull JW (2004) *Plantation Forestry in the Tropics*. Oxford University Press, Oxford.
- Ewald Ch, Zander M, Jander A (1994) Die Elsbeere (*Sorbus torminalis* [L.] CRANTZ) in Brandenburg. *Der Wald* 44, 232-235.
- FAO (2006) Global forest resources assessment 2005 – progress towards sustainable forest management. FAO, Rome. <www.fao.org/forestry/index.jsp>
- FAO (2007) The world's mangroves 1980-2005. FAO Forestry Paper no. 153. Rome.
- FAO (2013) Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture. Draft Strategic Priorities for Action for the Conservation, Sustainable Use and Development of Forest Genetic Resources. CGRFA-14/13/11. Rome.
- Faulkner R (ed) (1975) *Seed Orchards*. Forestry Commission Bulletin no. 54; 149 pp. London: Her Majesty's Stationery Office.
- Fellenberg U (2001) Beurteilung von Wildobst – Voraussetzung für geeignetes Vermehrungsgut zur Erhaltung von Waldgenressourcen. *Forst und Holz* 56, 50-54.
- Fineschi S, Cozzolino S, Migliaccio M, Vendramin GG (2004) Genetic variation of relic tree species: the case of Mediterranean *Zelkova abelicea* (Lam.) Boissier and *Z. sicula* Di Pasquale, Garfi and Quézel (Ulmaceae). *Forest Ecol Manage* 197, 273-278.
- Finkeldey (1992a) The hybrid origin of *Paulownia taiwaniana* Hu and Chang – evidence from isozyme gene markers. *Silvae Genetica* 41, 278-282.
- Finkeldey R (1992b) Auswahlkriterien und Anlage genetischer Ressourcen bei der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) *Forstarchiv* 63, 25-32.
- Finkeldey R (1994) A simple derivation of the partitioning of the genetic variation within subdivided populations. *Theor. Appl. Genet.* 89, 198-200.
- Finkeldey R (1995) Homogeneity of pollen allele frequencies of single seed trees in *Picea abies* (L.) Karst. plantations. *Heredity* 74, 451-463.

- Finkeldey R (2001b) Genetic variation of oaks (*Quercus* spp.) in Switzerland. *Silvae Genetica* 50, 22-30.
- Finkeldey R (2002) Reproduction in continuous cover forests – the geneticist’s perspective. Pp. 67-79 in: von Gadow K, Nagel J, Saborowski J (eds) *Continuous Cover Forestry. Assessment, Analysis, Scenarios*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Finkeldey R, Gailing O, Hattemer HH, Vornam B (2007) Molekulare Analyse von Pflanzenteilen in der Forensik. Pp. 343-362 in: Herrmann B, Saternus K-S (Hsg) *Biologische Spurenkunde. Band 1 Kriminalbiologie*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Finkeldey R, Gailing O, Leinemann L, Vornam B (2004) Perspektiven für die Anwendung molekularer Genmarker in der Forstgenetik. Pp. 117-130 in: Konnert M, Behm A (Hsg) *Ergebnisse forstlicher Feldversuche und Laborstudien und ihre Umsetzung in die Praxis. Tagungsber. Forum Genetik-Wald-Forstwirtschaft*. Bayer. Amt für forstliche Saat- und Pflanzenzucht Teisendorf. (ISBN 3-00-016567-3)
- Finkeldey R, Gregorius H-R (1994) Genetic resources: selection criteria and design. Pp. 322-347 in: Kim ZS, Hattemer HH (eds) *Conservation and Manipulation of Genetic Resources in Forestry*. Kwang Moon Kag Publ. Comp., Seoul.
- Finkeldey R, Hattemer HH (1993) Gene resources and gene conservation with emphasis on tropical forests. Pp. 5-10 in: *Plant Genetic Resources Newsletter* 94/95.
- Finkeldey R, Hattemer HH (2007) *Tropical Forest Genetics*. Berlin, Heidelberg, Springer Verlag.
- Finkeldey R, Hattemer HH (2010) Genetische Variation in Wäldern? Wo stehen wir? *Forstarchiv* 81, 123-129.
- Finkeldey R, Mátyás G (2000) Assessment of population history and adaptive potential by means of gene markers. Pp. 91-104 in: Mátyás Cs (Ed) *Forest Genetics and Sustainability*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht etc.
- Finkeldey R, Murillo O (1999) Contributions of subpopulations to total gene diversity. *Theor. Appl. Genet.* 98, 664-668.
- Finkeldey R, Ziehe M (2004) Genetic implications of silvicultural regimes. *Forest Ecology and Management* 197, 231-244.
- Fisher RA (1935) *The Design of Experiments*. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Förstel H (2008) Die natürliche Variation und die Messung der stabilen Isotope als Kontrollmethode. Pp. 16-36 in: Gebhardt K (Hsg) *Herkunftskontrolle an forstlichem Vermehrungsgut mit Stabilisotopen und genetischen Methoden*.
https://www.nw-fva.de/Herkunftskontrolle/Symposium_Tagungsband.pdf

- Foffova E, Foff V, Bednárová D (2006) Analyse der Forstsaatgutproduktion in der Slowakei in Hinblick auf die genetische Vielfalt. Pp. 132-140 in: Bohnens J (Red) Forstliche Genressourcen als Produktionsfaktor. Hessen-Forst, Hann. Münden.
- Fossati T, Grassi F, Castiglione S (2003) Molecular analysis of natural populations of *Populus nigra* L. intermingled with cultivated hybrids. *Molecular Ecology* 12, 2033-2043.
- Franke A, Jaeschke H-G, Seyd C (1997) Erfassung letzter Schwarzpappel-Vorkommen (*Populus nigra* L.) im baden-württembergischen Teil der Ober-Rheinischen Tiefebene. *Die Holzzucht* 51, Heft 1/2, p.5-14.
- Frankel OH (1970) Genetic conservation in perspective. Pp. 469-498 in: Frankel OH, Bennett E (eds) *Genetic Resources in Plants – their Exploration and Conservation*. Blackwell, Oxford and Edinburgh.
- Frankel OH, Brown AHD, Burdon JJ (1995) *The Conservation of Plant Biodiversity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Frankel OH, Soulé ME (1981) *Conservation and Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Frankham R, Ballou JD, Briscoe DA (2010) *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Frankham R, Bradshaw CJA, Brook BW (2014) Genetics in conservation management: Revised recommendations for the 50/500 rules, Red List criteria and population viability analyses. *Biological Conservation* 170, 56-63.
- Franklin JR (1980) Evolutionary changes in small populations. Pp. 135-149 in: Soulé ME, Wilcox BA (eds) *Conservation Biology: An Evolutionary Ecological Perspective*. Sunderland, Sinauer.
- Fraser DJ, Bernatchez L (2001) Adaptive evolutionary conservation: towards a unified concept for defining conservation units. *Molecular Ecology* 10, 2741-2752.
- Frenz W, Hellenbroich T, Seitz B (2009) Anpflanzung von Gehölzen gebiets-eigener Herkünfte in der freien Landschaft – rechtliche und fachliche Aspekte. 96 Seiten. BfN-Skripten 262 (www.bfn.de).
- Fröhlich HJ (1964) Die Exkursion des Zentral-europäischen Pappelkongresses unter dem Blickwinkel aktueller Fragen der Pappelwirtschaft in Deutschland. *Forst- u. Holzwirt* 19, 249-253.
- Fröhlich HJ (1966) Sonderherkünfte und Forstpflanzenzüchtung, dargestellt am Beispiel der Fichte. Pp. 36-56 in: Messer H (Hsg) *Fortschritte des forstlichen Saatgutwesens II*. Mitt. Hess. Landesforstverw. Bd. 4. Frankfurt am Main: JD Sauerländer's Verlag.
- Fromm M (1999) Artbestimmung von Winterlinde, Sommerlinde und Art-hybride. *AFZ/Der Wald* 54, 244-246.

- Fromm M (2001) Reproduktion einer entomophilen Baumart in geringer Populationsdichte – Das Beispiel der Winterlinde (*Tilia cordata* Mill.) Forstwiss. Diss. Univ. Göttingen.
<https://ediss.uni-goettingen.de/handle/11858/00-1735-0000-0006-B1B4-A>
- Fromm M, Hatterer HH (2003) Inheritance of allozymes and hybridization in two European *Tilia* species. *Heredity* 91, 337-344.
- Fronia R (2009) Prüfung der Identität und Variabilität gebietsheimischer und gebietsfremder Herkünfte von *Prunus spinosa* L. und *Cornus sanguinea* L. zur Verwendung in der freien Landschaft. Landwirtschaftl.-Gärtnerische Diss. Humboldt-Universität zu Berlin
- Gärtner G, Wolf H, Braun H (1996) Untersuchungen zur genetischen Struktur der autochthonen Fichtenpopulation Carlsfeld im Erzgebirge und ihrer Nachkommenschaften als Grundlage zur Beurteilung der Effektivität von Generhaltungsmaßnahmen. *Silvae Genetica* 45, 294-301.
- Gaggiotti OE, Hanski I (2004) Mechanisms of population extinction. Pp. 337-366 in: Hanski I, Gaggiotti OE (eds) (2004) *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*. Elsevier Academic Press, Amsterdam etc.
- Gailing O (2010) Erfassung der adaptiven genetischen Variation der Eiche im Hinblick auf den Klimawandel. *Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen* 161, 216-222.
- Gailing O, Kremer A, Steiner W, Hatterer HH, Finkeldey R (2005) Results on quantitative trait loci for flushing date in oaks can be transferred to different segregating progenies. *Plant Biology* 7, 516-525.
- Gailing O, Langenfeld-Heyser R, Polle A, Finkeldey R (2008) Quantitative trait loci affecting stomatal density and growth in a *Quercus robur* progeny; implications for the adaptation to changing environments. *Global Change Biology* 14, 1934-1946.
- Gailing O, Vornam B, Leinemann L, Curtu AL, Finkeldey R (2010) Genetische Ansätze zur Charakterisierung adaptiver genetischer Variation bei Eichen. *Forstarchiv* 81, 150-155.
- Gailing O, Wachter H, Heyder J, Schmitt H-P, Finkeldey R (2007a) Chloroplast DNA analysis in oak stands (*Quercus robur* L.) in North Rhine-Westphalia with presumably Slavonian origin: Is there an association between geographic origin and bud phenology? *J. Appl. Botany and Food Quality* 81, 165-171.
- Gailing O, Wachter H, Schmitt H-P, Curtu A-L, Finkeldey R (2007b) Characterization of different provenances of Slavonian pedunculate oaks (*Quercus robur* L.) in Münsterland (Germany) with chloroplast DNA markers: PCR-RFLPs and chloroplast microsatellites. *Allgem. Forst- u. Jagdztg.* 178, 85-90

- Gallo LA (1991) Genetische Analyse metrischer und isoenzymatischer Merkmale bei *Populus tremula*, *Populus tremuloides* und ihren Hybriden. Forstwiss. Diss. Univ. Göttingen.
- Gao XM, Han WD, Liu SQ (2009) The mangrove and its conservation in Leizhou Peninsula, China. J. For. Res. 20, 174-178.
- Garbarino M, Weisberg PJ, Bagnara L, Urbinati C (2015) Sex-related spatial segregation along environmental gradients in the dioecious conifer, *Taxus baccata*. For. Ecol. Manage. 358, 122-129.
- Gardner TA, Barlow J, Chazdon R, Ewers RM, Harvey CA, Peres CA, Sodhi NS (2009) Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. Ecology Letters 12, 561-582.
- Garnier-Geré PH, Ades PK (2001) Environmental surrogates für predicting and conserving genetic variability in tree species. Conserv. Biol. 15, 1632-1644.
- Gaston KJ (ed) (1996a) Biodiversity. A Biology of Numbers and Difference. Blackwell Science, Oxford etc.
- Gaston KJ (1996b) What is biodiversity? Pp. 1-9 in: Gaston KJ (ed) (1996a) Biodiversity. A Biology of Numbers and Difference Blackwell Science, Oxford.
- Gebhardt K (Hsg) (2008a) Herkunftskontrolle an forstlichem Vermehrungsgut mit Stabilisotopen und genetischen Methoden.
https://www.nw-fva.de/Herkunftskontrolle/Symposium_Tagungsband.pdf
- Gebhardt K (2008b) Perspektiven einer verbesserten Herkunftskontrolle: Schlußfolgerungen aus der Forschungsarbeit. Pp.140-146 in: Gebhardt K (Hsg) Herkunftskontrolle an forstlichem Vermehrungsgut mit Stabilisotopen und genetischen Methoden.
https://www.nw-fva.de/Herkunftskontrolle/Symposium_Tagungsband.pdf
- Gebhardt K, Bohnens J (2006) Mikrovermehrung und Klonprüfung bei Berg-/Riegelahorn. Pp. 146-152 in: Bohnens J (Red) Forstliche Genressourcen als Produktionsfaktor. Hessen-Forst, Hann. Münden.
- Geburek T (1994) Genetische Strategien für das forstwirtschaftliche Handeln angesichts klimatischer Änderungen. Pp. 19-35 in: Geburek T, Müller F, Schultze U (Hsg) Klimaänderung in Österreich. Herausforderung an Forstgenetik und Waldbau. Forstliche Bundesversuchsanstalt Wien, no. 81.
- Geburek T (1998a) Zur Rolle international tätiger Organisationen in der forstlichen Generhaltung. Pp. 47-63 in: Geburek T, Heinze B (Hsg) Erhaltung genetischer Ressourcen im Wald – Normen, Programme, Maßnahmen. ecomed, Landsberg.

- Geburek T (1998b) Forstgenetische Aspekte der Strasbourg- und Helsinki-Resolutionen. Pp. 65-76 in: Geburek T, Heinze B (Hsg) Erhaltung genetischer Ressourcen im Wald – Normen, Programme, Maßnahmen. ecomed, Landsberg.
- Geburek T (2000a) Effects of environmental pollution on the genetics of forest trees. P. 135-157 in: Young A, Boshier D, Boyle T (eds) Forest Conservation Genetics. Principles and Practice. CSIRO, Collingwood, and CABI, Oxford.
- Geburek T (2000b) Überlegungen zur Auswahl von *In-situ*-Ressourcenpopulationen im Rahmen der forstlichen Generhaltung. For. Snow Landsc. Res. 75, 121-136
- Geburek T (2001) Welche Bedeutung haben forstliche Genressourcen im inter-nationalen politischen Dialog? Pp. 42-60 in: Wolf H (Red) Nachhaltige Nutzung forstgenetischer Ressourcen. Sächsische Landesanstalt für Forsten, Pirna.
- Geburek T (2005a) Sexual reproduction in forest trees. Pp. 171-198 in: Geburek Th, Turok J (eds) Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe. Arbora Publishers, Zvolen.
- Geburek T (2005b) Genetic diversity in forest trees – its importance and potential human impact. Pp. 437-463 in: Geburek Th, Turok J (eds) Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe. Arbora Publishers, Zvolen.
- Geburek T, Heinze B (1998) (eds) Erhaltung genetischer Ressourcen im Wald. ecomed Landsberg.
- Geburek T, Konrad H (2008) Why the conservation of forest genetic resources has not worked. Conservation Biology 22, 267-274.
- Geburek T, Müller F (2005) How can silvicultural management contribute to genetic conservation? Pp. 651-669 in: Geburek Th, Turok J (eds) Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe. Arbora Publishers, Zvolen.
- Geburek T, Muhs H-J (1986) Evakuierungen zur Erhaltung forstlicher Genressourcen der Tanne und Buche. Forstarchiv 57, 47-52.
- Geburek T, Turok J (2005) Conservation and sustainable management of forest genetic resources in Europe – an introduction. Pp. 3-9 in: Geburek Th, Turok J (eds) Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe. Arbora Publishers, Zvolen.
- Gehle T (1999) Genetische Differenzierung der Eiche (*Quercus robur*) in Nordrhein-Westfalen. Allgem. Forst- u. Jagdztg. 170, 183-188.
- Gehle T, Herzog S (2012) Sense and non-sense in differentiating wild and domestic cat by genetic markers. Säugetierkundl. Informationen 8, 329-2012.

- Gehle T, Krabel D (2001) Unterscheidung von Feld- und Flatterulme mit Hilfe von Isoenzymen. Pp. 229-230 in: Wolf H (Red) Nachhaltige Nutzung forst-genetischer Ressourcen. Sächsische Landesanstalt für Forsten, Pirna.
- Gehle T, Krabel D (2002) Genetic differentiation of elm (*Ulmus minor* Mill., *Ulmus laevis* Pallas) in mixed stands from the Elbe flood-plains. *Forest Genetics* 9, 39-46.
- Giertych P (2000) Factors determining natural regeneration of yew (*Taxus baccata* L.) in the Kórník Arboretum. *Dendrobiology* 45, 31-40.
- Gillet EM (1997) Maximum likelihood estimators of the gametic contributions to single-plant progenies. *Biometrics* 53, 504-523.
- Gillet E, Gömöry D, Paule L (2005) Measuring genetic variation within and among populations at marker loci. Pp. 237-273 in: Geburek Th, Turok J (eds) Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe. Arbora Publishers, Zvolen.
- Gillet EM, Gregorius H-R, Ziehe M (2004) May inclusion of trait differences in genetic cluster analysis alter our views? *Forest Ecology and Management* 197, 149-158.
- Gillet EM, Hattemer HH (1989) Genetic analysis of isoenzyme phenotypes using single tree progenies. *Heredity* 63, 135-141.
- Gillet EM, Ziehe M (2012) Auswirkungen von Genfluss zwischen Beständen auf großräumige genetische Variationsmuster: Metapopulationsstudien am Beispiel des Sollings. *Forstarchiv* 83, 4-11.
- Gillet EM, Ziehe M (2016) Wie Wind die genetische Variation im Saatgut beeinflussen kann. Pp. 56-65 in: Liesebach M (Hsg) Forstgenetik und Naturschutz. Thünen-Report 4
- Gilpin M (1991) The genetic effective size of a metapopulation. *Biol. J. Linnean Society* 42, 165-175.
- Gilpin ME, Soulé ME (1986) Minimum viable populations: processes of species extinction. Pp. 19-34 in: Soulé ME (ed.) Conservation Biology. The Science of Scarcity and Diversity. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Glässer N, Wissemann V (2005) Morphometrische Populationsstudien zur Abgrenzung natürlicher Vorkommen der Wildbirne *Pyrus pyraster* (L.) Burgsd. von verwilderten Kulturbirnen *Pyrus communis* L. (Maloideae, Rosaceae) im Mittleren Saaletal, Thüringen. *Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges.* 90, 67-84.
- Glaubitz JG, Strk J, Moran GF (2000) Genetic impacts of different silvicultural practices in native eucalypt forests. P. 183-185 in: Mátyás C (ed) Forest Genetics and Sustainability. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Godt MJW, Hamrick JL, Edwards-Burke MA, Williams JH (2001) Comparisons of genetic diversity in white spruce (*Picea glauca*) and jack pine (*Pinus*

- banksiana*) seed orchards with natural populations. *Canad. J. For. Res.* 31, 943-949.
- Gömöry D (1992) Effect of stand origin on the genetic diversity of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) populations. *Forest Ecol Manage* 54, 215-223.
- González-Martínez SC, Dubreuil M, Riba M, Vendramin GG, Sebastiani F, Mayol M (2010) Spatial genetic structure of *Taxus baccata* L. in the western Mediterranean Basin: Past and present limits to gene movement over a broad geographic scale. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55, 805-815.
- Gregorius H-R (1974) Genetischer Abstand zwischen Populationen. I. Zur Konzeption der Abstandsmessung. *Silvae Genetica* 23, 22-27.
- Gregorius H-R (1977) Some fundamental relationships between genetic and genotypic multiplicity in diploid populations. *Math. Biosci.* 34, 267-277
- Gregorius H-R (1978) The concept of genetic diversity and its formal relationship to heterozygosity and genetic distance. *Math. Biosci.* 41, 253-271.
- Gregorius H-R (1980) The probability of losing an allele when diploid genotypes are sampled. *Biometrics* 36, 643-652.
- Gregorius H-R (1983) Klonanzahl in Samenplantagen und genetische Vielfalt. Pp. 58-62 in: *Verh. 2. Arbeitstagung Forum Genetik-Wald-Forstwirtschaft*, Göttingen.
- Gregorius H-R (1985) Measurement of genetic differentiation in plant populations. Pp. 276-285 in: Gregorius H-R (ed) *Population Genetics in Forestry*. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg etc.
- Gregorius H-R (1989) The attribution of phenotypic variation to genetic or environmental variation in ecological studies. P. 3-15 in: Scholz F, Gregorius H-R, Rudin D (eds) *Genetic Aspects of Air Pollutants in Forest Tree Populations*. Springer Verlag, Berlin Heidelberg etc.
- Gregorius H-R (1996a) Gene conservation and the preservation of adaptability. Pp. 31-47 in: Seitz A, Loeschke V (eds) *Species conservation: a population-biological approach*. Birkhäuser Verlag, Basel Boston Berlin.
- Gregorius H-R (1996b) The contribution of genetics of populations to ecosystem stability. *Silvae Genetica* 45, 267-271.
- Gregorius H-R, Bergmann F, Müller-Starck G, Hattemer HH (1979) Genetische Implikationen waldbaulicher und züchterischer Maßnahmen. *Allgem. Forst- u. Jagdztg.* 150, 30-41.
- Gregorius H-R, Degen B (2007) Monitoring genetischer Ressourcen – Prinzipien und Methoden. Pp. 39-65 in: Begemann F, Schröder S, Wenkel K-O, Weigel H.J (Hsg) *Monitoring und Indikatoren der Agrobiodiversität*. Schriftenreihe Agrobiodiversität des Informations- und Koordinationszentrums für Biologische Vielfalt (IBV), Band 27.

- Gregorius H-R, Kissling- Näf I, Ott K (2007) Biodiversität als Lebensgrundlage – Grundprinzipien zu Schutz und Nutzung. Pp. 185-222 in: Potthast T (Bearb.) Biodiversität – Schlüsselbegriff des Naturschutzes im 21. Jahrhundert? Schriftenreihe Naturschutz und Biologische Vielfalt des Bundesamtes für Naturschutz. Band 48.
- Gregorius H-R, Namkoong G (1986) Joint analysis of genotypic and environmental functions. *Theor. Appl. Genet.* 49, 165-176.
- Gregorius H-R, Roberds JH (1986) Measurement of genetical differentiation among subpopulations. *Theor. Appl. Genet.* 71, 826-834.
- Grober U (2010) Die Entdeckung der Nachhaltigkeit – Kulturgeschichte eines Begriffs. Verlag Antje Kunstmann München.
- Grotehusmann H (2009) Ergebnisse einer Prüfung niedersächsischer Buchenbestände. *Forst und Holz*, Heft 6, 12-17.
- Günzl L (1976) Welche Pappelsorten haben sich bis 1975 in Österreich bewährt? *Holzzucht* 30, 30-34.
- Haase B, Hosius B, Leinemann L (2007) Das FfV-Verfahren stellt sich vor. *AFZ/Der Wald* 62, 852-853.
- Häcker M, Bergmann F (1991) The proportion of hybrids in seed from a seed orchard composed of two larch species (*Larix europaea* and *Larix leptolepis*). *Annals of Forest Science* 48, 631-640.
- Hagman M (1971) On self- and cross-incompatibility in *Betula verrucosa* Ehrh. and *Betula pubescens* Ehrh. *Comm. Inst. For. Fenn.* 73, 1-125.
- Hagman M (1975) Incompatibility in forest trees. *Proc. Roy. Soc. London B.* 188, 313-326.
- Hamrick JL (2004) Response of forest trees to global environmental changes. *Forest Ecology and Management* 197, 323-335.
- Hamrick JL, Godt MJW, Sherman-Broyles SL (1992) Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests* 6, 95-124.
- Hamrick JL, Nason JD (2000) Gene flow in forest trees. Pp.81-90 in: Young A, Boshier D, Boyle T (eds) *Forest Conservation Genetics. Principles and Practice*. CABI, Oxon.
- Hanski I , Gaggiotti OE (2004) Metapopulation biology: past, present, and future. Pp. 3-22 in: Hanski I, Gaggiotti OE (eds) (2004) *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*. Elsevier Academic Press, Amsterdam etc.
- Hardy GH (1908) Mendelian proportions in a mixed population. *Science* 28, 49-50.
- Harper JL (1977) *Population Biology of Plants*. Academic Press, London etc.
- Harris SA, Robinson JP, Juniper BE (2002) Genetic clues to the origin of the apple. *Trends in Genetics* 18, 426-430.

- Hardtke A, Meißner M, Steiner W, Janßen A (2016) Beerntungs- und Behandlungsmaßnahmen von Saatguterntebeständen der Eiche zur Optimierung der Saatgutqualität. Pp. 89-93 in: Liesebach M (Hsg) Forstgenetik und Naturschutz. Thünen-Report 45.
- Hartig GL (1795) Anweisung zur Taxation der Forste oder zur Bestimmung des Holzertrags der Wälder. Buchhändler Heyer, Gießen (Nachdr. Georg-Ludwig-Hartig-Stiftung, Wiesbaden 1996)
- Hatterer HH (1978) Bedeutung der genetischen Vielfalt der Waldbäume für die Forstwirtschaft. Forstarchiv 49, 249-256.
- Hatterer HH (1982) Genetic distance between populations. III. Wahlund's principle as related to genetic distance, and an application. Theor. Appl. Genet. 62, 219-223.
- Hatterer HH (1987) Are the EEC Directives on forest reproductive material genetically adequate? *Silvae Genetica* 36, 94-102.
- Hatterer HH (1991) Genetic analysis and population genetics. Pp. 5-22 in: Fineschi S, Malvolti ME, Cannata F, Hatterer HH (eds) *Biochemical Markers in the Population Genetics of Trees*. SPB Publishing bv, The Hague.
- Hatterer HH (1994) Die genetische Variation und ihre Bedeutung für Wald und Waldbäume. *Schweizerische Z. Forstwesen* 145, 953-975.
- Hatterer HH (2005) On the appropriate size of forest genetic resources. Pp. 413-434 in: Geburek T, Turok J (eds) *Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe*. Arbora Publishers, Zvolen.
- Hatterer HH, Bergmann F, Ziehe M (1993) Einführung in die Genetik für Studierende der Forstwissenschaft. J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main.
- Hatterer HH, Gallo LA (1994) Impacts of breeding on genetic variation. Pp. 81-100 in: Kim ZS, Hatterer HH (eds) *Conservation and Manipulation of Genetic Resources in Forestry*. Kwang Moon Kag Publ. Comp., Seoul.
- Hatterer HH, Gregorius H-R, Ziehe M, Müller-Starck G (1982) Klonanzahl forstlicher Samenplantagen und genetische Vielfalt. *Allgem. Forst- u. Jagdztg.* 153, 183-191.
- Hatterer HH, Melchior GH (1993) Genetics and its application to tropical forestry. Chapter 6, pp. 333-380 in: Pancel L (ed) *Tropical Forestry Handbook*. Springer Verlag, Heidelberg.
- Hatterer HH, Müller-Starck G (1988a) Genetische Aspekte der künstlichen Bestandsbegründung. *Forstarchiv* 59, 12-17.
- Hatterer HH, Müller-Starck G (1988b) Genetik, Züchtung und künstliche Bestandsbegründung. *Forstarchiv* 59, 196-200.

- Hattemer HH, Ziehe M (1996) An attempt to infer on the origin of a beech (*Fagus sylvatica* L.) stand in Rheinland-Pfalz (Germany). *Silvae Genetica* 45, 276-283.
- Hattemer HH, Ziehe M (1998) Genetic control of phenotypic traits with relevance to gene conservation in trees: a survey of methods. Pp. 19-30 in: Turok J, Palmberg-Lerche C, Skróppa T, Ouédraogo AS (compilers) (1998) Conservation of Forest Genetic Resources in Europe. Proceedings of the European Forest Genetic Resources Workshop, 21 November 1995, Sopron, Hungary. International Plant Genetic Resources Institute, Rome.
- Hattemer HH, Ziehe M (2004a) Probleme der Überwachung des Gesetzes über forstliches Vermehrungsgut. Pp. 1-27 in: Hussendörfer E, Aldinger E (Hsg) Herkunftssicherung und Zertifizierung von forstlichem Vermehrungsgut. Berichte Freiburger Forstliche Forschung, Heft 54. Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg, Freiburg.
- Hattemer HH, Ziehe M (2004b) Ausgangsmaterial, Vermehrungsgut und Naturverjüngung – Erwartungen und Erfahrungen. Pp. 195-208 in: Konnert M, Behm A (Hsg) Ergebnisse forstlicher Feldversuche und Laborstudien und ihre Umsetzung in die Praxis. Tagungsber. Forum Genetik-Wald-Forstwirtschaft. Bayer. Amt für forstliche Saat- und Pflanzenzucht Teisendorf. (ISBN 3-00-016567-3)
- Hattemer HH, Ziehe M, Finkeldey R, Fromm M (2001) Genetic diversity and differentiation of individual effective pollen clouds in trees. Pp. 223-237 in: Müller-Starck G, Schubert R (eds) Genetic Response of Forest Systems to Changing Environmental Conditions. Dordrecht etc. Kluwer Academic Publishers.
- Hattemer HH, Ziehe M, Gehle Th, Fromm M (2000) Genetische Aspekte der Erhaltungsbiologie von Holzpflanzen. *For. Snow Landsc. Res.* 75, 9-28.
- Haupt R (2000) Neuere Ergebnisse zur Verjüngungsökologie der Eibe (*Taxus baccata* L.) und Empfehlungen zur waldbaulichen Behandlung. *Eibenfreund* 6, 31-41.
- Hazubska-Przybył T, Bojarczuk K (2016) Tree somatic embryogenesis in science and forestry. *Dendrobiology* 76, 105-116.
- Hedrick, P. (2005) A standardized genetic differentiation measure. *Evolution* 59(8):1633-1638
- Heinze B (1998) Molekulargenetische Unterscheidung und Identifizierung von Schwarzpappeln und Hybridpappelklonen. Schriftenreihe der Forstlichen Bundesversuchsanstalt Wien, Nr. 105.
- Heinze B (2004) Zur Populationsbiologie der gemeinen Eibe (*Taxus baccata*). *Cbl. für das ges. Forstw.* 121, 47-59.

- Heinze B, Lickl E (2002) Rare, but steady, introgression in Austrian Black Poplar as a long-term risk? Pp. 169-175 in: van Dam B, Bordács S (eds) Genetic diversity in river populations of European Black Poplar. Csiszár Nyomdar, Budapest.
- Henkel W (1995) Zur Situation der Baumart Weißtanne (*Abies alba* Mill.) an ihrer nördlichen Verbreitungsgrenze im Freistaat Thüringen. Mitt.Landesanst. f. Wald und Forstwirtschaft Gotha. Heft 8/1995, 85 S.
- Henle K, Amler K, Bahl A, Finke E, Frank K, Settele J, Wissel Ch. (1999) Faustregeln als Entscheidungshilfen für Planung und Management im Naturschutz. Pp. 267-290 in: Amler K, Bahl A, Henle K, Kaule G, Poschlod P, Settele J (Hsg) Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Hering S, Eisenhauer DR (1997) Weißtannenvorkommen in Sachsen bis zum Alter von 60 Jahren. AFZ/Der Wald 53, 255-285.
- Hertel H, Kätzel R (1999) Susceptibility of Norway spruce clones (*Picea abies* (L.) Karst.) to insects and roe deer in relation to genotype and foliar phytochemistry. Phytol (Austria) 39, 65-72.
- Hertel H, Kohlstock N (1996) Genetische Variation und geographische Struktur von Eibenvorkommen (*Taxus baccata* L.) in Mecklenburg-Vorpommern. Silvae Genetica 45, 290-294.
- Hilfiker K, Gugerli F, Schütz J-Ph, Rotach P, Holderegger R (2004a) Low RAPD variation and female-biased sex ratio indicate genetic drift in small populations of the dioecious conifer *Taxus baccata* in Switzerland. Conservation Genetics 5, 357-365.
- Hilfiker K, Holderegger R, Rotach P, Gugerli F (2004b) Dynamics of genetic variation in *Taxus baccata*: local versus regional perspectives. Can J. Botany 82, 219-227.
- Hill MO (1973) Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. Ecology 54, 427-432.
- Hipler U, Mock L, Schlechter C (2011) Forstgenetik in der Waldbau-Praxis AFZ/Der Wald 66, 8-12.
- Hodgson LM (1976) Some aspects of flowering and reproductive behaviour in *Eucalyptus grandis* (Hill) Maiden at the JD Keet Forest Research Station. 3. Relative yield, breeding systems, barriers to selfing and general conclusions. South African Forestry Journal 99, 53-58.
- Hoebee SE, Arnold U, Düggelin C, Gugerli F, Brodbeck S, Rotach P, Holderegger R (2007) Mating patterns and contemporary gene flow in a large continuous and a small isolated population of the scattered forest tree *Sorbus torminalis*. Heredity 99, 47-55.

- Hoebee SE, Menn C, Rotach P, Finkeldey R, Holderegger R (2006) Spatial genetic structure of *Sorbus torminalis*: The extent of clonal reproduction in a rare tree species with a scattered distribution. For Ecol Manage 226, 1-8.
- Hoebee SE, Thrall PH, Young AG (2008) Integrating population demography, genetics and self-incompatibility in a viability assessment of the Wee Jasper Grevillea (*Grevillea iaspicula* McGill., Proteaceae). Conservation Genetics 9, 515-529.
- Höltken A (2005) Genetische Untersuchungen zu den Voraussetzungen und Konsequenzen einer rezedenten Lebensweise am Beispiel der Vogelkirsche (*Prunus avium* L.).
<https://www.deutsche-digitale-bibliothek.de/binary/VUAXYQF7CVDWK6KRII4OOAT5VGP7LE3D/full/1.pdf>
- Höltken AM, Gregorius H-R (2006) Detecting local establishment strategies of wild cherry (*Prunus avium* L.). BMC Ecology 6, 13
- Höltken A, Steiner W, Kleinschmit JRG (2014) Species integrity and spatial genetic structures of the European crab apple (*Malus sylvestris* (L.) Mill.) Allgem. Forst- u. Jagdztg. 185, 285-296.
- Höltken AM, Tähtinen J, Pappinen A (2003) Effects of discontinuous marginal habitats on the genetic structures of common ash (*Fraxinus excelsior* L.). Silvae Genetica 52, 206-212.
- Hofmann H (1993) Zur Verbreitung und Ökologie der Wildbirne (*Pyrus communis* L.) in Süd-Niedersachsen und Nordhessen sowie ihre Abgrenzung von verwilderten Kulturbirnen (*Pyrus domestica* Med.). Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges. 81, 27-69.
- Holderegger R, Angelone S, Brodbeck S, Csencsics D, Gugerli F, Hoebee SE, Finkeldey R (2005) Application of genetic markers to the discrimination of European Black Poplar (*Populus nigra*) from American Black Poplar (*P. deltoides*) and Hybrid Poplars (*P. ×canadensis*) in Switzerland. Trees 19, 742-747.
- Holderegger R, Segelbacher G (Hsg) (2016a) Naturschutzgenetik. Ein Handbuch für die Praxis. Haupt Verlag, Bern.
- Holderegger R, Segelbacher G (2016b) Warum Genetik im Naturschutz? Pp. 13-24 in: Holderegger R, Segelbacher G (Hsg) Naturschutzgenetik. Ein Handbuch für die Praxis. Haupt Verlag, Bern.
- Holm M (1974) Modelluntersuchungen zur einzelstammweisen Nutzung nach Zieldurchmessern. Fortstwiss. Diss. Univ. Freiburg.
- Hosius B (1993) Wird die genetische Struktur eines Fichtenbestandes von Durchforstungseingriffen beeinflusst? Forst und Holz 48, 306-308.
- Hosius B (1996) Konzept der Generhaltung der Thüringischen Lokalrasse der Weißtanne (*Abies alba* Mill.) nach neuesten Erkenntnissen der Forstgenetik. Mitt. Landesanst. f. Wald u. Forstwirtschaft Gotha 11, 57-70.

- Hosius B, Bergmann F, Konnert M, Henkel W (2000) A concept for seed orchards based on isoenzyme gene markers. *For. Ecol. Manage.* 131, 143-152.
- Hosius B, Bergmann F, Leinemann L (2013) Leistungssteigerung bei Baumarten durch waldbauliche Maßnahmen. *AFZ/Der Wald* 68, 22/13-22/18.
- Hosius B, Henkel W, Bergmann F, Hattemer HH (1996) Erkennung von Verstößen gegen das Gesetz über forstliches Saat- und Pflanzgut. *AFZ/Der Wald* 52, 1450-1451.
- Hosius B, Leinemann LL, Bergmann F, Maurer WD, Tabel U (2003) Genetische Untersuchungen zu Familienstrukturen und zur Zwieselbildung in Buchenbeständen. *Forst und Holz* 58, 51-54.
- Hosius B, Leinemann L, Röhe P, Voth W (2012) Genetische Untersuchungen von Hähersaaten. *AFZ/Der Wald* 67, 7-9.
- Hosius B, Leinemann L, Konnert M, Bergmann F (2006) Genetic aspects of forestry in the central Europe. *European Journal of Forest Research* 125, 407-417.
- Huber G (2011) Neue Tests für Schwarzkiefern-Herkünfte in Bayern im Hinblick auf den Klimawandel. *Forstarchiv* 82, 134-141.
- Hulme PE (1996) Natural regeneration of yew (*Taxus baccata* L.): microsite, seed or herbivore limitation? *J. Ecol.* 84, 853-861.
- Hummel RL, Ascher PD, Pellett HM (1982) Genetics of self-incompatibility in red-osier dogwood. *J. Hered.* 73, 308-309.
- Hunter ML, Gibbs JP (2007) *Fundamentals of Conservation Biology*. Malden, Blackwell.
- Hurlbert SH (1971) The non-concept of species diversity: A critique and alternative parameters. *Ecology* 52, 577-586.
- Hussendörfer E (1996) Wird "Biodiversität" durch eine künstliche Bestandesbegründung beeinflusst? Pp. 160-176 in: Müller-Starck G (Hsg) *Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft*. ecomed, Landsberg.
- Hussendörfer E (2003) Nachhaltigkeit genetischer Variation durch naturnahe Waldbauverfahren? – Beispiel Weißtanne (*Abies alba* MILL.) Pp. 1-7 in: Maurer WD (Hsg) *Ökologie und Waldbau der Weißtanne (Abies alba MILL.)* Mitt. d. Forschungsanst. f. Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz Nr. 50/03.
- Hussendörfer E, Konnert M (1998) Untersuchungen zur genetischen Repräsentativität von Prüfgliedern in Provenienzversuchen am Beispiel der Weißtanne. *Allgem. Forst- u. Jagdztg.* 169, 61-70.
- Hussendörfer E, Konnert M (2000) Untersuchungen zur genetischen Variation der Weißtanne (*Abies alba* Mill.) in Plenterwäldern im Vergleich zu Altersklassenwäldern. *Forstwiss. Cbl.* 119, 208-225.

- Hussendörfer E, Müller-Starck G (1997) Genetische Aspekte der dauerwaldartigen Waldbewirtschaftung. *Der Dauerwald* 16, 54-68.
- Hussendörfer E, Schütz J-P, Scholz F (1996) Genetische Untersuchungen zu phänotypischen Merkmalen an Buche (*Fagus sylvatica* L.). *Schweiz. Z. Forstsw.* 147, 785-802.
- Huxley JS (1938) Clines: an auxiliary taxonomic principle. *Nature* 142, 219-220.
- Indrioko S (2005) Chloroplast DNA Variation in Indonesian Dipterocarpaceae – Phylogenetic, Taxonomic and Population Genetic Aspects. *Forstwiss. Diss. Univ. Göttingen*.
- Indrioko S, Gailing O, Siregar I, Finkeldey R (2006) Molecular phylogeny of Dipterocarpaceae in Indonesia. *Plant Systematics and Evolution* 261, 99-115.
- Isk K, Kleinschmit J, Svolba J (1995) Survival, growth trends and genetic gains in 17-year-old *Picea abies* clones at seven test sites. *Silvae Genetica* 44, 116-128.
- Ißleib D (2005) Genetische Strukturen in Buchen-Altbeständen und Naturverjüngung (*Fagus sylvatica* L.) im Mittleren Erzgebirge. *Forstwiss. Diss. TU Dresden*.
- Ißleib D, Krabel D (2005) Untersuchung genetischer Strukturen in Buchen-Beständen (*Fagus sylvatica* L.) des mittleren Erzgebirges. Teil 2: Molekulare Marker. *Forst und Holz* 60, 194-197.
- Iszkulo G (2011) Success and failure of endangered tree species: Low temperatures and low light availability affect survival and growth of European yew (*Taxus baccata* L.) seedlings. *Eibenfreund* 17, 283-295.
- Iskulo G, Didukh Y, Giertych MJ, Jasińska AK, Sobierajska K, Szmyt J (2012) Weak competitive ability may explain decline of *Taxus baccata*. *Ann. For. Sci.* 69, 705-712.
- Iszkulo G, Jasińska AK, Giertych MJ, Boratyński A (2009) Do secondary sexual dimorphism and female intolerance of drought influence the sex ratio and extinction risk of *Taxus baccata*? *Plant Ecology* 200, 229-240; *Eibenfreund* 17 (2011) 271-282.
- Iszkulo G, Nowak-Diyeta K, Sękiewicz M (2014) Influence of initial light intensity and deer browsing on *Taxus baccata* saplings: a six years field study. *Dendrobiology* 71, 93-99.
- Iszkulo G, Pers-Kamczyc E, Nalepka D, Rabska M, Walas Ł, Dering M (2016) Postglacial migration dynamics helps to explain current scattered distribution of *Taxus baccata*. *Dendrobiology* 76, 81-89.
- Iwasaki M, Paszkowski J (2014) Epigenetic memory in plants. *The EMBO Journal* 33. 1987-1998.

- Jäger J (2010) Zerschneidung der Landschaft durch Verkehrswege und Siedlungsgebiete. Kapitel VII-12, S. 1-36 in: Konold W, Böcker R, Hampicke U (Hsg). Handbuch Naturschutz und Landschaftspflege. Wiley-VC-Verlag, Weinheim.
- Jankun A (1993) [Evolutionary significance of apomixis in the genus *Sorbus* (Rosaceae).] *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 38, 627-686.
- Janßen A (1997) Unterscheidung der beiden Schwarz-Pappelarten *Populus nigra* L und *P. deltoides* Marsh. sowie ihrer Arthybride *P. × euramericana* (Dode) Guinier mit Hilfe von Isoenzymmustern. *Die Holzzucht* 51, 17-23
- Janßen A (2000) Der Einfluß von Ernteverfahren auf die genetische Struktur von Saatgut eines Buchenbestandes. Ber. d. Hess. Landesanst. f. Forsteinrichtung, Waldforschung, Waldökologie. Hann. Münden.
- Janßen A (2006) Erfassung, Identifikation und Sicherung der Schwarzpappel in Deutschland und Europa. *Forst und Holz* 61, 510-512.
- Janßen A, Gebhardt K, Steiner W (2008) Genetische Vielfalt nordwestdeutscher Buchenwälder. Beiträge aus der Nordwestdeutschen Forstlichen Versuchsanstalt 3, 51-67.
- Jeandroz S, Collignon AM, Favre JM (2004) RAPD and mtDNA variation among autochthonous and planted populations of *Picea abies* from the Vosges mountains (France) in reference to other French populations. *Forest Ecol Manage* 197, 225-229.
- Jennings SB, Brown ND, Boshier DH, Whitmore TC, do Lopes CA (2001) Ecology provides a pragmatic solution to the maintenance of genetic diversity in sustainable managed tropical rain forests. *Forest Ecol Manage* 154, 1-10.
- Johnsen Ø (1989a) Phenotypic changes in progenies of northern clones of *Picea abies* grown in a southern seed orchard. I. Frost hardiness in a phytotrone experiment. *Scand. J. For Res* 4, 317-330.
- Johnsen Ø (1989b) Phenotypic changes in progenies of northern clones of *Picea abies* grown in a southern seed orchard. II. Seasonal growth rhythm and height in field trials. *Scand J. For. Res.* 4, 331-341.
- Johnsen Ø, Fossdal CG, Nagy N, Mølmann J, Dæhlen OG, Skråppa T (2005) Climatic adaptation in *Picea abies* progenies is affected by the temperature during zygotic embryogenesis and seed maturation. *Plant, Cell & Environment* 28, 1090-1102.
- Johnsen Ø, Kvaalen H, Yakovlev I, Dæhlen OG, Fossdal CG, Skråppa T (2009) An epigenetic memory from time of embryo development affects climatic adaptation in Norway Spruce. Pp. 99-107 in: Gusta L, Wisniewski M, Tanino K (eds) *Plant Cold Hardiness: From the Laboratory to the Field*. CAB International.

- Johnsen Ø, Skrøppa T (2000) Provenances and families show different patterns of relationship between bud set and frost hardiness in *Picea abies*. Can. J. For. Res. 30, 1858-1866.
- Jolivet C, Höltken AM, Liesebach H, Steiner W, Degen B (2011) Spatial genetic structure in wild cherry (*Prunus avium* L.): I. variation among natural populations of different density. Tree Genetics and Genomes 7, 271-283.
- Jones N (1976) Some biological factors influencing seed setting in *Triplochiton scleroxylon* K.Schum. P. 125-14 in: Burley J, Styles BT (eds) Tropical Trees. Variation, Breeding and Conservation. Academic Press, London.
- Jones AT, Hayes MJ, Sackville Hamilton NR (2001) The effect of provenance on the performance of *Crataegus monogyna* in hedges. Journal of Appl. Ecol. 38, 952-962.
- Jones N, Burley J (1973) Seed certification, provenance nomenclature and genetic history in forestry. Silvae Genetica 22, 53-58.
- Jordan CF (1986) Local effects of tropical deforestation. Pp. 410-426 in: Soulé ME (ed) Conservation Biology. The Science of Scarcity and Diversity. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Jost L (2008) G_{ST} and its relatives do not measure differentiation. Molecular Ecology 17, 4015-4026.
- Kätzel R, Becker F (2014) Konzept zur Erhaltung und nachhaltigen Nutzung forstlicher Genressourcen im Land Brandenburg. 147 Seiten. Eberswalder Forstliche Schriftenreihe Bd. 58.
- Kätzel R, Becker F, Löffler S (2012) Zehn Jahre genetisches Monitoring in Eichenbeständen Brandenburgs. Forstarchiv 83, 26-33.
- Kätzel R, Maurer W, Konnert M, Scholz F (2005) Genetisches Monitoring in Wäldern. Forst und Holz 60, 179-183
- Kätzel R, Nordt B, Schmitt J (2001) Untersuchungen zum Einfluß der Durchforstungsintensität auf die genetische Struktur von Kiefernbeständen in den Berliner Forsten auf der Grundlage von Isoenzym- und DNA-Markern. Pp. 159-170 in: Wolf H (Red) Nachhaltige Nutzung forstgenetischer Ressourcen. Sächsische Landesanstalt für Forsten, Pirna.
- Kalinowski ST, Waples RS (2002) Relationship of effective to census size in fluctuating populations. Conservation Biology 16, 129-136.
- Kang H (1982) Components of a tree breeding plan. Pp. 119-135 in: Spethmann W (ed) Proc. IUFRO Joint Meeting of Working Parties on Genetics about Breeding Strategies Including Multiclinal Varieties. Staufenberg-Escherode, Lower Saxony For. Res. Inst.
- Karnosky DFD, Percy KE, Mankovska B, Dickson RE, Isebrands JE, Podila GK (2000) Genetic implications for forest trees of increasing levels of greenhouse gases and UV-B radiation. P. 111-124 in: Mátyás C (ed) Forest Genetics and Sustainability. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

- Kausch-Blecken v. Schmeling W (1981) Vorkommen und Nachzucht der Elsbeere. *Allgem. Forstzeitschr.* 36, 209-211.
- Kausch-Blecken v. Schmeling W (1994) Die Elsbeere. Selbstverlag, Boven-den.
- Kaya Z, Tolun AA, Cengel BN, Velioglu, Tolun GG (2001) The pattern of genetic variation in *Pinus nigra* subspecies *pallasiana* in natural popoations from the Kazdaği and Bolkar Moutains, Turkey: implications for in situ gene conservation. Pp. 293-305 in: Müller-Starck G, Schubert R (eds) *Genetic Response of Forest Systems to Changing Environmental Conditions*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Keller LF, Waller DM (2002) Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecol. Evol.* 17, 230-241.
- Kim ZS (1985) Viability selection at an allozyme locus during development in European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Silvae Genetica* 34, 181-186.
- Kim ZS , Yi CH, Lee SW (1994) Genetic variation and sampling strategy for conservation in *Pinus* species. Pp. 294-321 in: Kim ZS, Hattermer HH (eds) *Conservation and Manipulation of Genetic Resources in Forestry*. Kwang Moon Kag Publ. Comp., Seoul.
- Kleinschmit J (1978) Problems of vegetative reproduction. Pp. 784-798 in: *Proc. 3rd World Consultation on Forest Tree Breeding, Canberra*. Vol. 2. CSIRO, Australia.
- Kleinschmit J (1979) Limitations for restriction of the genetic variation. *Silvae Genetica* 28, 61-67.
- Kleinschmit J (1985) Aufwachsendes Fichten-Klonarchiv. *Forst- u. Holzwirt* 40, 234.
- Kleinschmit J (1993) Strategien zur Erhaltung forstlicher Genressourcen erläutert am Beispiel von Eiche, Fichte und Douglasie. Pp. 179-212 in: Meier-Dinkel A, Schüte G, Kim TS, Kleinschmit J (Hsg) *Beiträge zur In-vitro-Vermehrung und Wurzelentwicklung von Stiel- und Traubeneiche sowie zur Erhaltung forstlicher Genressourcen*. Schriften aus der Forstl. Fak. d. Univ. Göttingen und der Niedersächs. Forstl. Versuchsanst. Bd. 11. J.D.Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main.
- Kleinschmit J (1994) Strategy for conservation of gene resources and examples for oaks, Norway spruce and Douglas fir. Pp. 255-284 in: Kim ZS, Hattermer HH (eds) *Conservation and Manipulation of Genetic Resources in Forestry*. Kwang Moon Kag Publ. Comp., Seoul.
- Kleinschmit J, Racz J, Weisgerber H, Dietze W, Dieterich H, Dimpflmeier R (1979) Ergebnisse aus dem internationalen Douglasien-Herkunftsversuch von 1970 in der Bundesrepublik Deutschland. 2. *Silvae Genetica* 28, 226-244.

- Kleinschmit J, Soppa B, Meier-Dinkel A (2001) Forstpflanzenzüchtung zur nachhaltigen Nutzung wertvoller seltener Laubbaumarten. Pp. 86-91 in: Wolf H (Red) Nachhaltige Nutzung forstgenetischer Ressourcen. Sächsische Landesanstalt für Forsten, Pirna.
- Kleinschmit J, Spellmann H, Rumpf H, Guericke M, Wachter H (2000) Entscheidungshilfen zur Bewirtschaftung der Vogelkirsche in Nordwestdeutschland. Forst und Holz 55, 611- 616.
- Kleinschmit J, Svolba J (1996) Ergebnisse der Buchenherkunftsversuche von KRAHL-URBAN. AFZ/Der Wald 51, 780-782.
- Kleinschmit J, Svolba J (1998) Variation zwischen Fichtenklonen (*Picea abies* Karst.) und Möglichkeiten der Auslese. Allgem. Forst- u. Jagdztg. 169, 225-229.
- Kleinschmit J, Svolba J, Kleinschmit JRG (1996) Variation anpassungsrelevanter, phänotypischer Merkmale. Pp. 38-59 in: Müller-Starck G (Hsg) Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft. ecomed, Landsberg.
- Kleinschmit J, Weisgerber H (Hsg) (1993) Ist die Ulme noch zu retten? Hessische Forstliche Versuchsanstalt Hann. Münden.
- Kleinschmit JRG, Hosius B, Leinemann L (2012) Gefährdung von Wildapfelsamenplantagen durch Genfluss. Forstarchiv 83, 19-25.
- Kleinschmit JRG, Kownatzki D, Gregorius H-R (2004) Adaptational characteristics of autochthonous populations – consequences for provenance delimitation. Forest Ecology and Management 197, 213-224.
- Kleinschmit JRG, Rau H-M, Gebhardt K (2008) Schutz durch Nutzung forstlicher Genressourcen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Nordwestdeutschland. Beiträge aus der Nordwestdeutschen Forstlichen Versuchsanstalt 3, 69-86.
- Klingenstein F, Kornacker PM, Martens H, Schippmann U (2005) Gebietsfremde Arten. Positionspapier des Bundesamtes für Naturschutz. BfN-Skripten Nr. 128, Bonn-Bad Godesberg.
<http://www.bfn.de/fileadmin/MDB/documents/service/skript128.pdf>
- Klumpp RT (1999) Untersuchungen zur Genökologie der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] FRANCO). Forstwiss. Diss. Univ. Göttingen.
- Klumpp R T (2005) Seed and pollen storage: European focus. Pp. 601-622 in: Geburek T, Turok J (eds) Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe. Arbora Publishers, Zvolen.
- Klumpp R, Dhar A (2011) Genetic variation of *Taxus baccata* L. populations in the Eastern Alps and its implications for conservation management. Scand. Journal of Forest Research 26, 294-304.

- Knoerzer D, Kühnel U, Theodoropoulos K, Reif A (1995) Zur Aus- und Verbreitung neophytischer Gehölze in Südwestdeutschland mit besonderer Berücksichtigung der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*). Pp. 67-81 in: Böcker R, Gebhardt H, Konold W, Schmidt-Fischer S (Hsg) Gebietsfremde Pflanzenarten. Auswirkungen auf einheimische Arten, Lebensgemeinschaften und Biotope; Kontrollmöglichkeiten und Management. Ecomed, Landsberg.
- Koch G (2005) Protected areas in Europe and their importance for conservation. Pp. 513-533 in: Geburek T, Turok J (eds) Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe. Arbora Publishers, Zvolen.
- König A (2005) Provenance research: evaluating the spatial pattern of genetic variation. Pp. 275-333 in: Geburek Th, Turok J (eds) Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe. Arbora Publishers, Zvolen.
- Kohlstock N, Hertel H, Schneck H (1993) Zur Genetik von a- und b-Typen bei der Kiefer. Beiträge für Forstwirtschaft und Landschaftsökologie 27, 174-177.
- Kohlstock N, Hertel H, Schneck H (1994) Zum Kiefern-Wuchstyp und seiner Erblichkeit. Der Wald 44, 79-81.
- Konnert M (1996) Genetische Effekte der langfristigen Saatgutlagerung am Beispiel der Fichte (*Picea abies*) und der Weißtanne (*Abies alba*). Internationale Darrleitertagung Kevelaer (unveröff. Mskr.).
- Konnert M (1999) Populationsgenetische Änderungen bei der Saatgutlagerung. Internationale Darrleitertagung Teisendorf (unveröff. Mskr.).
- Konnert M, Bauer M (2001) Auswirkungen von Durchforstungen auf die genetische Struktur von Beständen am Beispiel der Fichte (Jungdurchforstung) und Buche (Altdurchforstung). Pp. 151-158 in: Wolf H (Red) Nachhaltige Nutzung forstgenetischer Ressourcen. Sächsische Landesanstalt für Forsten, Pirna.
- Konnert M, Behm A (1999) Genetische Strukturen einer Saatgutpartie – Einflußfaktoren und Einflußmöglichkeiten. Beitr. Forstwirtsch. u. Landschaftsökol. 33, 152-156.
- Konnert M, Bergmann F (1995) The geographical distribution of genetic variation of silver fir (*Abies alba*, Pinaceae) in relation to its migration history. Plant Systematics and Evolution 196, 19-30.
- Konnert M, Haverkamp M (2016) Gebietsheimische Gehölze im Spannungsfeld zwischen Forstwirtschaft und Naturschutz. Pp. 5-14 in: Liesebach M (Hsg) Forstgenetik und Naturschutz. Thünen-Report 45.

- Konnert M, Cremer E, Förstel H (2008) Umsetzung und Verbesserung des ZüF-Verfahrens mit Hilfe genetischer Analysen und der Stabilisotopen-Methode am Beispiel von Bergahorn, Fichte und Weißtanne. Pp. 85-100 in: Gebhardt K (Hsg) Herkunftskontrolle an forstlichem Vermehrungsgut mit Stabilisotopen und genetischen Methoden.
https://www.nw-fva.de/Herkunftskontrolle/Symposium_Tagungsband.pdf
- Konnert M, Hosius B (2008) Zur Kontrolle und Zertifizierung von forstlichem Vermehrungsgut unter Nutzung von Labormethoden. Pp.132-140 in: Gebhardt K (Hsg) Herkunftskontrolle an forstlichem Vermehrungsgut mit Stabilisotopen und genetischen Methoden.
https://www.nw-fva.de/Herkunftskontrolle/Symposium_Tagungsband.pdf
- Konnert M, Hosius B (2010) Contribution of forest genetics for a sustainable forest management. Forstarchiv 81, 170-174.
- Konnert M, Hussendörfer E (2001) Genetic variation of silver fir (*Abies alba*) in unevenaged forests („Plenter“ forest) in comparison with evenaged forests (Altersklassenwald). Pp. 307-320 in: Müller-Starck G, Schubert R (eds) Genetic Response of Forest Systems to Changing Environmental Conditions. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Konnert M, Hussendörfer E (2002) Herkunftssicherung bei forstlichem Vermehrungsgut durch Referenzproben. Allg. Forst- u. Jagdztg. 173, 97-104.
- Konnert M, Ruetz W (2003a) Untersuchungen zur genetischen Variation von Prüfgliedern im Süddeutschen Weißtannen-Provenienzversuch. Pp. 8-16 in: Maurer WD (Hsg) Ökologie und Waldbau der Weißtanne (*Abies alba* MILL.) Mitt. d. Forschungsanst. f. Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz Nr. 50/03.
- Konnert M, Ruetz W (2003b) Influence of nursery practices on the genetic structures of beech (*Fagus sylvatica* L.) populations. Forest Ecology and Management 184, 193-200.
- Konnert M, Schirmer R (2011) Weißtanne und Küstentanne – Herkunftsfragen und weitere genetische Aspekte. LWF Wissen 66, 20-27.
- Konnert M, Schmidt S (1996) Genetische Konsequenzen der Größensortierung in der Baumschule: Erste Ergebnisse. Pp. 222-238 in: Müller-Starck G (Hsg) Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft. ecomed, Landsberg
- Konnert M, Ziehe M, Tröber U, Maurer W, Janßen A, Sander Th, Hussendörfer E, Hertel H (2000) Genetische Variation der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Deutschland: Gemeinsame Auswertung genetischer Inventuren über verschiedene Bundesländer. Forst und Holz 55, 403-408.

- Koskela J, Lefèvre F, Schueler S, Kraigher H, Olrik DC, Hubert J, Longauer R, Bozzano M, Yrjänä L, Alizoti P, Rotach P, Vietto L, Bordács S, Myking T, Eysteinnsson T, Souvannavong O, Fady B, De Cuyper B, Heinze B, von Wühlisch G, Ducouso A, Ditlevsen B (2013) Translating conservation genetics into management: Pan-European minimum requirements for dynamic conservation units of forest tree genetic diversity. *Biological Conservation* 157, 39-49.
- Koski V (2000) Sexual reproduction response of boreal trees to a changing environment. Pp. 125-130 in: Mátyás C (ed) *Forest Genetics and Sustainability*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Kowarik I (1995) Ausbreitung nichteinheimischer Gehölzarten als Problem des Naturschutzes? Pp. 57-65 in: Böcker R, Gebhardt H, Konold W, Schmidt-Fischer S (Hsg) *Gebietsfremde Pflanzenarten. Auswirkungen auf einheimische Arten, Lebensgemeinschaften und Biotope. Kontrollmöglichkeiten und Management*. Ecomed, Landsberg.
- Kowarik I, Seitz B (2003) Perspektiven für die Verwendung gebietseigener („autochthoner“) Gehölze. Pp. 3-26 in: Seitz B, Kowarik I (Hrsg) *Perspektiven für die Verwendung gebietseigener Gehölze*. Neobiota 2.
- Kownatzki D (2002) Asexuelle und sexuelle Reproduktion bei der Vogelkirsche (*Prunus avium* L.). Forstwissenschaftliche Dissertation, Universität Göttingen.
<http://webdoc.sub.gwdg.de/diss/2002/kownatzki/vokirdis.pdf>
- Kownatzki D, Maurer WD (2002) Charakterisierung und Identifikation von Vogelkirschklonen (*Prunus avium* L.) in zwei Generationsklonensamenplantagen in Rheinland-Pfalz mit Hilfe von Isoenzym-Genmarkern. Pp. 20-44 in: Maurer WD (Hsg) *Vom genetischen Fingerabdruck zum gesicherten Vermehrungsgut: Untersuchungen zur Erhaltung und nachhaltigen Nutzung forstlicher Genressourcen in Rheinland-Pfalz*. Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz Nr. 49/02.
- Krabel D, Liesebach M, Schneck V, Wolf H (2010) Transfer von Saat- und Pflanzgut innerhalb Europas – Was wissen wir? *Forst und Holz* 65 (11), 22-32.
- Krahl-Urban J (1952/53) Hinweise auf individuelle Erbanlagen bei Eichen und Buchen. *Z. f. Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung* 2, 51-59.
- Krahl-Urban J (1962) Buchen-Nachkommenschaften. *Allgem. Forst- u. Jagdztg.* 133, 29-38.
- Kramer AT, Ison JL, Ashley MV, Howe HF (2008) The paradox of forest fragmentation genetics. *Conservation Biology* 22, 878-885.
- Kramer W, Tröber U (2008) Erfassung der genetischen Ressourcen der Schwarzpappel in Deutschland. www.ble.de

- Kriebel H (1966) Genetic implications of arboretum seed exchange. *Taxon* 15, 94-95.
- Krusche D, Geburek T (1991) Conservation of forest gene resources as related to sample size. *For. Ecol. Manage.* 40, 145-150.
- Krutovsky KV, Neale DB (2005) Forest genomics and new molecular genetic approaches to measuring and conserving adaptive genetic diversity in forest trees. Pp. 369-390 in: Geburek Th, Turok J (eds) *Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe*. Arbona Publishers, Zvolen.
- Kuckuck H (1970) Primitive wheats. Pp. 249-266 in: Frankel OH, Bennett E (eds) *Genetic Resources in Plants – Their Exploration and Conservation*. Oxford and Edinburgh, Blackwell Scientific Publications.
- Kunin WE, Lawton, JH (1996) Does biodiversity matter? Evaluating the case for conserving species. Pp. 283-308 in: Gaston KJ (ed) *Biodiversity. A Biology of Numbers and Difference*. Blackwell Science, Oxford etc.
- Kvaalen H, Johnsen Ø (2008) Timing and bud set in *Picea abies* is regulated by a memory of temperature during zygotic and somatic embryogenesis. *New Phytologist* 177, 49-59.
- Laikre L, Allendorf FW, Aroner LC, Baker CS, Gregovich DP, Hansen MM, Jackson JA, Kendall KC, McKelvy K, Neel MC, Olivieri I, Ryman N, Schwartz MK, Bull RS, Stetz JB, Tallmon DA, Taylor BL, Vojta CD, Waller DM, Waples RS (2009) Neglect of genetic diversity in implementation of the Convention on Biological Diversity. *Conservation Biology* 24,86-88.
- Laikre L, Ryman N (1996). Effects in intraspecific biodiversity from harvesting and enhancing natural populations. *Ambio* 25, 504-509.
- Lamprecht H (1986) *Waldbau in den Tropen*. Parey Verlag.
- Langlet O (1936) Studier över tallens fysiologiska variabilitet och dess samband med klimatet (Ett bidrag till kännedom om tallens ekotyper). *Medd. Stat. Skogsförsöksanst.* 29, 219-274.
- Langner W (1953) Eine Mendelspaltung bei Aurea-Formen von *Picea abies* (L.) Karst. als Mittel zur Klärung der Befruchtungsverhältnisse im Walde. *Z. Forstgenet. Forstpflanzenzüchtg.* 2, 49-51.
- Langner W (1966) Populationsgenetische Unterschiede und Bestockungsdichte bei der Bestandsbegründung. *Allgem. Forstzeitschr.* 21, 643-644.
- Larsen CS (1956) *Genetics in Silviculture*. Oliver and Boyd, Edinburgh and London.
- Last FT, Leakey RRB, Ladipo DO (1984) Safeguarding the resources of indigenous West African trees: An international venture exploiting physiological principles. P. 61-68 in: Moeller GH, Seal DT (eds) *Technology Transfer in Forestry*. For. Comm. Bull. No 62. London.

- Latta RG, Mitton JB (1997) A comparison of population differentiation across four classes of gene marker in limber pine (*Pinus flexilis* James). *Genetics* 146, 1153-1163.
- Leakey RRB, Newton AC (eds) (1994) *Tropical Trees: the Potential for Domestication and the Rebuilding of Forest Resources*. Her Majesty's Stationery Office, London.
- Ledig FT (1992) Human aspects on genetic diversity in forest ecosystems. *Oikos* 63, 87-108.
- Lefèvre F (2004) Human impacts on forest genetic resources in the temperate zone: an updated review. *Forest Ecology and Management* 197, 257-271.
- Leinemann L (1998) Genetische Untersuchungen an Rassen der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) am Beispiel gesunder und geschädigter Bestände. Forstwiss. Diss. Univ. Göttingen.
- Leinemann L (2000) Inheritance analysis of isozyme phenotypes in tetraploid species using single plant progenies. An example in blackthorn (*Prunus spinosa* L.) *Forest Genetics* 7, 205-209.
- Leinemann L (2002) Genetische Untersuchungen zur Viabilitätsselektion in stark geschädigten Douglasienbeständen. Pp. 89-98 in: Maurer W (Hsg) Vom genetischen Fingerabdruck zum gesicherten Vermehrungsgut: Untersuchungen zur Erhaltung und nachhaltigen Nutzung forstlicher Genressourcen in Rheinland-Pfalz. Mitt. d. Forschungsanstalt f. Waldökologie und Forstwirtschaft. Rheinland-Pfalz Nr. 49/02.
- Leinemann L, Arenhövel W, Finkeldey R, Haase B, Kätzel R, Konner M, Rogge M, Steiner W (2010a) Etablierung einer Standardmethode zur Untersuchung genetischer und adaptiver Differenzierung von Herkünften am Beispiel der Straucharten *Prunus spinosa* und *Corylus avellana*. Pp. 100-107 in: Verh. Informationstage Biologische Vielfalt, 12./22.4.10. <ble.de>
- Leinemann L, Bendixen K, Kownatzki D, Hattemer HH, Liepe K, Stenger G (2002) Genetische Untersuchungen an Landschaftsgehölzen im Hinblick auf die Erzeugung und Zertifizierung von Vermehrungsgut. *Allgem. Forst- u. Jagdztg.* 173, 146-152.
- Leinemann L, Hattemer HH (2006) Genetic variation and mating pattern in a stand of yew (*Taxus baccata* L.). *Allgem. Forst- u. Jagdztg.* 177, 217-224.
- Leinemann L, Hosius B (2004) Douglasie ist nicht gleich Douglasie: Beiträge der Genetik zum Anbau der Douglasie in Rheinland-Pfalz. Pp. 71-80 in: Maurer W (Hsg) Zwei Jahrzehnte Genressourcen-Forschung in Rheinland-Pfalz. Mitt. Forschungsanst. F. Waldökologie und Forstwirtschaft. Rheinland-Pfalz Nr. 52/04.

- Leinemann L, Hosius B, Schmitt H-P (2001) Genetische Untersuchungen zur Früherkennung ungeeigneter Douglasienbestände. Pp. 216-222 Wolf H (Red) Nachhaltige Nutzung forstgenetischer Ressourcen. Sächsische Landesanstalt für Forsten, Pirna.
- Leinemann L, Hosius B, Steiner W (2012) Hasel: Genetische Analysen stützen ausgewiesene Vorkommensgebiete. TASPO Nr. 47 vom 23.11.2012.
- Leinemann L, Kahlert K, Arenhövel W, Voth W, Hosius B (2010b) Einblicke in genetische Variationsmuster bei der Gattung *Sorbus* in Thüringen. Allgemeine Forst- u. Jagdztg. 181, 169-174.
- Leinemann L, Steiner W (2013) Vorkommensgebiete bei Hasel genetisch bestätigt. Deutsche Baumschule 65, 02/31-33.
- Leinemann L, Steiner W, Hosius B, Kleinschmit J (2010c) Klonale Reproduktion in naturnahen Vorkommen der Schlehe (*Prunus spinosa* L.). Forstarchiv 81, 165-169.
- Leinemann L, Steiner W, Hosius B, Kuchma O, Arenhövel W, Fussi B, Haase B, Kätzel R, Rogge M, Finkeldey R (2013) Genetic variation of chloroplast and nuclear markers in natural populations of hazelnut (*Corylus avellana* L.) in Germany. Plant Syst. Evolution 299, 369-378.
- Leonhardt U (1993) Zur Situation der Weißtanne (*Abies alba* Mill.) in Sachsen und Maßnahmen der forstlichen Generhaltung. Forstarchiv 64, 83-87.
- Lesica P, Allendorf FW (1995) When are peripheral populations valuable for conservation? Conservation Biology 9, 753-760.
- Levins R (1969) Evolution in Changing Environments. Princeton University Press, Princeton (First Printing 1968).
- Lewandowski A (1999) Significant differences in seed germination among seed lots from individual trees of *Taxus baccata* L. after ten months of stratification. Arboretum Kórnickie 44, 131-136; Eibenfreund 16 (2002) 155-159.
- Lewandowski A, Burczyk J, Mejnartowicz L (1995) Genetic structure of English yew (*Taxus baccata* L.) in the Wierzchlas Reserve: implications for genetic conservation. For. Ecol. Management 73, 221-227.
- Lewis D (1979) Sexual Incompatibility in Plants. Edward Arnold, London.
- Lewontin R C (1972) The apportionment of human diversity. Evol. Biol. 6, 381-398
- Lewontin RC (1984) Detecting population differences in quantitative characters as opposed to gene frequencies. Amer. Nat. 123, 115-124.
- Libby WJ (1973) Domestication strategies for forest trees. Canad. J. For. Res. 3, 265-276.
- Libby WJ (1990) Genetic conservation of radiata pine and coast redwood. For Eco Manage 35, 109-120.

- Liesebach H (2014) Sexuelle und asexuelle Fortpflanzungsformen in der Gattung *Sorbus* L. (*Rosaceae*) – ein Review unter Berücksichtigung der Apomixis. Mitt. Dtsch. Dendrolog. Ges. 99, 55-66.
- Liesebach H, Eusemann P, Liesebach M (2015) Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb von Prüfgliedern in Herkunftsversuchen – Beispiel Buche (*Fagus sylvatica* L.). Forstarchiv 86, 174-182.
- Liesebach H, Schneck V (2011a) Einfluß der waldbaulichen Behandlung von Robinienbeständen (*Robinia pseudoacacia* L.) auf die genetische Struktur der Nachkommenschaften: ein Vergleich Deutschland – Ungarn. Forstarchiv 82, 120-124.
- Liesebach M, Schneck V (2011b) Entwicklung von amerikanischen und europäischen Herkünften der Roteiche in Deutschland. Forstarchiv 82, 125-133.
- Liesebach M, Schneck V (2016) Ist die Einteilung der forstlichen Herkunftsgebiete in Deutschland noch zeitgemäß? Pp. 15-20 in: Liesebach M (Hsg) Forstgenetik und Naturschutz. Thünen-Report 45.
- Liesebach H, Schneck V, Kätzel R (2007) Phänotypische und genetische Variation bei Landschaftsgehölzen. Ein Review und Beitrag zur aktuellen Diskussion über Herkunftsgebiete. Naturschutz und Landschaftsplanung 39, 297-303.
- Linares Bensimón C (1984) Versuche zur Viabilitätsselektion an Enzym-Genloci bei *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. Forstwiss. Diss. Univ. Göttingen.
- Lindenmayer DB, Franklin JF, Fischer J (2006) General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. Biological Conservation 131, 433-445.
- Lindquist B (1946) Den skogliga rasforskningen och praktiken. Svenska Skogsvårdsföreningens Förlag, Stockholm.
- Llamas-Gómez L (1998) Populationsgenetische Untersuchungen bei der Weißtanne (*Abies alba* MILL.) in Sachsen. Dissertation, TU Dresden.
- Loose C, Korn H (2008) Von "Bonn nach Nagoya": Bewährungsprobe für die Biodiversitätskonvention. Pp. 57-67 in: Altner G, Leitschuh H, Michelsen G, Simonis UE, von Weizsäcker EU (Hsg) 2008. Lob der Vielfalt. Jahrbuch Ökologie 2009. S. Hirzel Verlag, Stuttgart
- Lorenz M, Fischer R, Mues V (2005) Forest resources in Europe and their condition. Pp. 111-126 in: Geburek Th, Turok J (eds) Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe. Arbor Publishers, Zvolen.
- Loss SR, Terwilliger LA, Peterson AC (2011) Assisted colonization: Integrating conservation strategies in the face of climate change. Biol. Conserv. 144, 92-100.

- Lstibůrek M, El-Kassaby YA, Skrøppa T, Hodge GR, Sønstebø JH, Steffenrem A (2017) Dynamic gene-resource landscape management of Norway spruce: combining utilization and conservation. *Frontiers in Plant Science* 8, 1810. <https://www.frontiersin.org>
- Mack RN, Simberloff D, Lomdsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10, 689-710.
- Manni F, Guerard E, Heyer E (2004) Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: how barkers can be detected by using Monmonier's algorithm. *Human Biology* 76, 173-190.
- Mantel N (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27, 209-220.
- Marcet E (1971) Versuche zur Dürre-resistenz inneralpiner „Trockentannen“ (*Abies alba* Mill.). *Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen* 122, 117-135; 2. Mitteilung Band 123, 763-766.
- Martins S, Simões, Matos J, Silva AP, Carnide V (2013) Genetic relationship among wild, landraces and cultivars of hazelnut (*Corylus avellana*) from Portugal revealed through ISSR and AFLP markers. *Plant Syst. Evol.* <http://dx.DOI.org/10.1007/s00606-013-0942-3>
- Mátyás Cs (2002) Can advantage of natural regeneration be challenged by genetics? Pp. 64-74 in: Meier-Dinkel, Steiner W (Hsg) *Forest Tree Breeding in an Ecologically Oriented Forest Management System*. Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Nordwestdeutschen Forstlichen Versuchs-anstalt, Band 134. J.D. Sauerländer's Verlag Frankfurt am Main.
- Mátyás Cs (2005) Expected climatic instability and its consequences for conservation of forest genetic resources. Pp. 465-476 in: Geburek Th, Turok J (eds) *Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe*. Arbor Publishers, Zvolen.
- Mátyás Cs (2007) What do field trials tell about the future use of forest reproductive material? Pp. 53-68 in: Koskela J, Buck A, Teissier du Cros E (eds) *Climate Change and Forest Genetic Diversity*, Bioersivity International, Rome.
- Mátyás Cs, Nagy L (2004) Genetic potential of plastic response to climate change. Pp.55-69 in: Konnert M, Behm A (Hsg) *Ergebnisse forstgenetischer Feldversuche und Laborstudien und ihre Umsetzung in die Praxis*. Bayer. Amt für forstliche Saat- und Pflanzenzucht, Teisendorf.
- Mátyás Cs, Nagy L, Ujvári Jármay É (2010) Genetic background of response of trees to aridification at the xeric forest limit and consequences for bioclimatic modelling. *Forstarchiv* 81, 130-141.

- Mátyás Cs, Yeatman CW (1992) Effect of geographical transfer on growth and survival of jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) populations. *Silvae Genetica* 41, 370-375.
- Maurer W, Cremer E, Degen B, Konnert M, Tröber U, Jolivet C, Liesebach H, Fladung M, Schneck V, Scholz F, Köhl M, Brandt R, Jenner R, Naujoks G, Stauber T, Weckfort G, Münch E (2008) Erfassung der genetischen Struktur der Rotbuche (*Fagus sylvatica*) als Grundlage für ein genetisches Monitoring wichtiger Waldbaumarten in Deutschland. www.ble.de.
- Maurer WD, Kätzel R (2007) Genetisches Monitoring forstlicher Genressourcen. Pp. 93-106 in: Begemann F, Schröder S, Wenkel K-O, Weigel HJ (Hsg) Monitoring und Indikatoren der Agrobiodiversität. Schriftenreihe Agrobiodiversität des Informations- und Koordinationszentrums für Biologische Vielfalt (IBV), Band 27.
- Maurer WD, Laarz A, Tabel U (2002a) Morphologische Untersuchungen an den heimischen Ulmenarten im Rahmen der Etablierung von Generhaltungsklonsamenplantagen. Pp. 7-19 in: Maurer WD (Hsg) Vom genetischen Fingerabdruck zum gesicherten Vermehrungsgut: Untersuchungen zur Erhaltung und nachhaltigen Nutzung forstlicher Genressourcen in Rheinland-Pfalz. Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz Nr. 49/02.
- Maurer WD, Schmitt HP, Arenhövel W, Bergmann F, Hosius B, Leinemann L (2003) Unterscheidung zwischen der Küsten- und der Inlands-Douglasie anhand genetischer Merkmale. *AFZ/Der Wald* 58, 1290-1292.
- Maurer WD, Tabel U (2000) Einrichtung und Bewirtschaftung forstlicher Generhaltungsbestände am Beispiel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Rheinland-Pfalz (Deutschland). *For. Snow and Landscape Res.* 75, 219-231.
- Maurer WD, Tabel U, Hosius B, Leinemann L (2001) Einleitung eines genetischen Langzeitmonitorings in Rheinland-Pfalz am Beispiel der Buche (*Fagus sylvatica* L.). Pp. 132-144 Wolf H (Red) Nachhaltige Nutzung forstgenetischer Ressourcen. Sächsische Landesanstalt für Forsten, Pirna.
- Maurer WD, Tabel U, Hosius B, Leinemann L, Bergmann F, Gagov V, Eder W (2002b) Die Anlage von Generhaltungssamenplantagen für Weißtanne (*Abies alba* Mill.) in Rheinland-Pfalz: Isoenzymuntersuchungen als effiziente Entscheidungshilfen. Pp. 59-74 in: Maurer WD (Hsg) Vom genetischen Fingerabdruck zum gesicherten Vermehrungsgut: Untersuchungen zur Erhaltung und nachhaltigen Nutzung forstlicher Genressourcen in Rheinland-Pfalz. Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz Nr. 49/02.
- Mayer P, Buck A (2005) Look at pan-European forest policy: the Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe and the 'Living Forest Summit': Pp. 33-43 in: Geburek Th, Turok J (eds) Conservation and Man-

- agement of Forest Genetic Resources in Europe. Arbora Publishers, Zvolen.
- Mayol M, Riba M, González-Martínez SC, Bagnoli F, de Beaulieu J-L, Berganzo E, Burgarella C, Dubreuil M, Krajmerová D, Paule L, Romšáková I, Vettori C, Vincenot L, Vedramin GG (2015) Adapting through glacial cycles: insight from a long-lived tree (*Taxus baccata*). *New Phytologist* 973-986.
- McClenaghan Jr. LR, Beauchamp AC (1986) Low genetic differentiation among isolated populations of the Californian fan palm (*Washingtonia filifera*) *Evolution* 40, 315-322.
- McNeely JA (2011) Xenophobia or conservation: some human dimensions of invasive alien species. P. 19-36 in: Rotherham ID, Lambert RA (eds) *Invasive and Introduced Plants and Animals*. Earthscan, London and Washington.
- Meier-Dinkel A (2003) Selektion, Prüfung, Zulassung und Vermarktung hochwertiger Kirschenklone. *AFZ/Der Wald* 58, 798-800.
- Meier-Dinkel A, Svolba J, Kleinschmit J (1997) Selektierte, mikrovermehrte Vogelkirschen-Klone. Erste Ergebnisse eines Feldversuchs. *AFZ/Der Wald* 52, 963-964.
- Meirmans, P.G. and Hedrick, P.W. (2011) Assessing population structure: F_{ST} and related measures. *Molecular Ecology Resources* 11, 5-18
- Mejnartowicz M (1991) Inheritance of chloroplast DNA in *Populus*. *Theor. Appl. Genet.* 82, 477-480.
- Melchior GH (1985) Genetic differences in ability of aspen families to sustain longterm storage of seeds. Pp. 58-70 in: Nather J (ed) *Internat. Symp. on Seed Problems under Stressful Conditions*. Vienna and Gmunden.
- Melchior GH (2004) *Bombacopsis quinata* (JACQ.)DUGAND. Pp. 123-136 in: Schütt, Weisgerber, Schuck, Lang, Stimm, Roloff. *Bäume der Tropen*. Nikol Verlagsgesellschaft, Hamburg.
- Melchior GH, Muhs H-J, Stephan BR (1986) Tactics for the conservation of forest gene resources in the Federal Republic of Germany. *For Ecol Manage* 17, 73-81.
- Melchior GH, Seitz FW (1968) Interspezifische Kreuzungssterilität innerhalb der Pappelsektion Aigeiros. *Silvae Genetica* 17, 88-93.
- Melzack RN, Watts D (1982) Variations in seed weight, germination, and seedling vigour in the yew (*Taxus baccata* L.) in England. *J. Biogeogr.* 9, 55-63.
- Mendel G (1866) Versuche über Pflanzenhybriden. *Verhandlungen des Naturforschenden Vereins in Brünn* 4, 3-47

- Menges ES (1991) The application of minimum viable population theory to plants. Pp. 45-61 in: Falk DA, Holsinger KE (eds) Genetics and Conservation of Rare Plants. Oxford University Press, New York and Oxford.
- Menn C (1998) Isoenzymatisch-genetische Untersuchung an Elsbeere (*Sorbus torminalis* [L.] Crantz). Dipl. Arb. Professur für Waldbau, EH Zürich.
- Millar CI, Libby WJ (1991) Strategies for conserving clinal, ecotypic, and disjunct population diversity in widespread species. Pp. 149-179 in: Falk DA, Holsinger KE (eds) Genetics and Conservation of Rare Plants. Oxford University Press, New York and Oxford.
- Milligan BG, Leebens-Mack J, Strand AE (1994) Conservation genetics: beyond the maintenance of marker diversity. *Molecular Ecology* 3, 423-435.
- Moog M, Oesten G (2010) Forstwirtschaft in Wirtschaft und Gesellschaft. Kapitel VIII-7.1, Seite 1-20. In: Konold W, Böcker R, Hampicke U (Hsg). Handbuch Naturschutz und Landschaftspflege. Wiley-VC-Verlag, Weinheim.
- Moran GF, Bell CJ, Griffin AR (1989) Reduction in levels of inbreeding in a seed orchard of *Eucalyptus regnans* F. Muell. compared with natural populations. *Silvae Genetica* 38, 32-36.
- Moran PAP (1950). Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika* 37, 17-23.
- Morgenstern EK (1996) Geographic Variation in Forest Trees – Genetic Basis and Application of Knowledge in Silviculture. UBC Press, Vancouver.
- Moritz C (1994) Defining 'evolutionary significant units' for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 9, 373-375.
- Müller F (1996) Ausscheidung und waldbauliche Behandlung von Genreservaten in Österreich. Pp. 330-340 in: Müller-Starck G (Hsg) Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft. ecomed, Landsberg.
- Müller S, Wissemann V (2007) Untersuchungen zur Kulturgeschichte und Populationsdifferenzierung der Kornelkirsche (*Cornus mas* L.) im mittleren Saaletal. *Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges.* 92, 86-93.
- Müller[-Starck] G (1976) A simple method of estimating rates of self-fertilisation in tree seeds. *Silvae Genetica* 25, 15-17.
- Müller-Starck G (1985) Reproductive success of genotypes of *Pinus sylvestris* L. in different environments. Pp. 118-133 in: Gregorius H-R (ed) Population Genetics in Forestry. Lecture Notes in Biomathematics, Vol. 60, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo
- Müller-Starck G (1987) Genetic differentiation among seed samples from provenances of *Pinus sylvestris* L. *Silvae Genetica* 36, 232-238.
- Müller-Starck G (1993) Auswirkungen von Umweltbelastungen auf genetische Strukturen von Waldbeständen am Beispiel der Buche (*Fagus sylvatica* L.).

- Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt Bd. 112, 163 Seiten. Frankfurt am Main: J.D. Sauerländer's Verlag.
- Müller-Starck G (1996) Beiträge der Forstgenetik zur nachhaltigen Waldbewirtschaftung. Pp. 259-283 in: Müller-Starck G (Hsg) Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft. ecomed, Landsberg.
- Müller-Starck, Felbert F (2010) Genetische Variation in Altbeständen der Lärche und ihrer natürlichen Verjüngung im Alpenraum. Schweizerische Zeitschr. f. Forstwesen 161, 223-230.
- Müller-Starck G, Haas J, Ziehe M (2010) Genetic response of juvenile plants to translocation along an altitudinal gradient: a case study with *Larix europaea* and *Pinus mugo*. Forstarchiv 81, 142-145.
- Müller-Starck G, Konnert M, Hussendörfer E (2000) Empfehlungen zur genetisch nachhaltigen Waldbewirtschaftung – Beispiele aus dem Gebirgswald. For Snow Landsc Res 75, 29-50.
- Müller-Starck G, Maurer W, Tabel U, Schubert R (2002) Genetische Variation innerhalb und zwischen Herkünften eines Stieleichen-Provenienzversuchs (*Quercus robur* L.). Pp. 162-183 in: Maurer WD (Hsg) Vom genetischen Fingerabdruck zum gesicherten Vermehrungsgut: Untersuchungen zur Erhaltung und nachhaltigen Nutzung forstlicher Genressourcen in Rheinland-Pfalz. Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz Nr. 49/02.
- Müller-Starck G, Schubert R (2000) Genetic markers as a tool for bioindication in forest ecosystems. Pp. 227-237 in: Young A, Boshier D, Boyle T (eds) Forest Conservation Genetics. Principles and Practice. CSIRO, Collingwood, and CABI, Oxford.
- Müller-Starck G, Ziehe M (1984) Reproductive systems in conifer seed orchards. 3. Female and male fitnesses of individual clones realized in seeds of *Pinus sylvestris* L. Theoretical and Applied Genetics 69, 173-177.
- Müller-Starck G, Ziehe M, Hattemer HH (1983) Reproductive systems in conifer seed orchards. 2. Reproductive selection monitored at an LAP gene locus in *Pinus sylvestris* L. Theoret. Appl. Genet. 65, 309-316.
- Müller-Starck G, Ziehe M, Schubert R (2005) Genetic diversity parameters associated with viability selection, reproductive efficiency, and growth in forest tree species. Pp. 87-108 in: Scherer-Lorenzen M, Körner Ch, Schulze ED (eds) Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems. Springer Verlag, Berlin Heidelberg.
- Muhs H-J (1996) Stand und Perspektiven der Gesetzgebung für das forstliche Saat- und Pflanzgut. Pp. 200-212 in: Müller-Starck G (Hsg) Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft. ecomed, Landsberg.

- Murawski DA, Hamrick JL (1992) The mating system of *Cavanillesia platanifolia* under extremes of flowering-tree density. *Biotropica* 24, 99-101.
- Mutke J, Barthlott W (2008) Biodiversität und ihre Veränderungen im Rahmen des Globalen Klimawandels: Biologische Aspekte. Pp. 25-40 in: DRZE (Hsg) Biodiversität.
- Myking T, Vakkari P, Skrøppa T (2009) Genetic variation in northern marginal *Taxus baccata* L. populations. Implications for conservation. *Forestry*, doi:10.1093/forestry/cpp022. 11 pages.
- Mysterud A, Østbye E (2004) Roe deer (*Capreolus capreolus*) browsing pressure affects yew (*Taxus baccata*) recruitment within nature reserves in Norway. *Biol. Cons.* 120, 545-548.
- Nagasaka K, Szmidt A (1985) Multilocus analysis of external pollen contamination of a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seed orchard. Pp. 134-38 in:
- Namkoong G (1969) Non-optimality of local races. Pp. 149-153 in: Proc. 10th Southern Conf. on Forest Tree Improvement. Houston, Tx. <sftrc.org>
- Namkoong G (1976) Multiple-index selection strategy. *Silvae Genetica* 25, 191-201.
- Namkoong G (1984) A control concept of gene conservation. *Silvae Genetica* 33, 160-163.
- Namkoong G (2000) Plantations vs. naturally regenerated forests: Risks and stability in using bred, cloned, or biotech products. Pp. 147-154 in: Mátyás C (ed) *Forest Genetics and Sustainability*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Nanson A (2001) The new OECD Scheme for the Certification of Forest Reproductive Materials. *Silvae Genetica* 50, 181-187.
- Nascimento de Sousa S, Gailing O, Finkeldey R, Ziehe M, Hattemer HH (2010) Reproduction system of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) in pure and mixed stands with different density. *Forstarchiv* 81, 218-227.
- Natzke E (2003) Unterstützung der Anpflanzung einheimischer Gehölzherkünfte durch die Anwendung eines Ausschreibungsverfahrens mit „Gebietsnäheoeffizienten“. P. 32-50 in: Seitz B, Kowarik I (Hrsg) *Perspektiven für die Verwendung gebietseigener Gehölze*. Neobiota 2.
- Naujoks G (2001) Nutzung der Mikrovermehrung im Rahmen der Birkenzüchtung in Waldsiedersdorf. Pp. 107-114 in: Wolf H (Red) *Nachhaltige Nutzung forstgenetischer Ressourcen*. Sächsische Landesanstalt für Forsten, Pirna.
- Naujoks G, Ewald D, Meier-Dinkel A, Wallbraun M (2013) Stand und Perspektiven der Forschung beim Riegelahorn. *AFZ Wald* 68 (5), 10-12.

- Naujoks G, Schneck V, Hutter I, Grotkass C (2005) Die Mikrovermehrung ausgelesener Elite-Robinienklone – eine große Chance für erfolgreichen Robinienanbau. *Forst und Holz* 60, 458-460.
- Neale DB (2007) Genomics to tree breeding and forest health. *Current Opinion in Genetics and Development* 17, 539-544.
- Neale DB, Savolainen O (2004) Association genetics of complex traits in conifers. *Trends in Plant Science* 9, 325-330.
- Nehring S, Kowarik I, Rabitsch W, Essl F (2013) Naturschutzfachliche Invasivitätsbewertungen für in Deutschland wild lebende gebietsfremde Gefäßpflanzen. BfN-Skripten Nr. 352, Bundesamt für Naturschutz, Bonn-Bad Godesberg. <www.bfn.de/0502_skripten.html>
- Nei M (1972) Genetic distance between populations. *Amer. Nat.* 106, 383-392.
- Nei M (1973) Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Nat. Acad. Sci., USA* 70, 3321-3323.
- Neophytou Ch (2012) Genetische Differenzierung innerhalb von und zwischen Beständen der Stiel- und Traubeneiche im Oberrheingraben: Erste Ergebnisse eines Interreg-Projekts. *Forstarchiv* 83, 34-40.
- Nuroniah, HS (2009) Diagnostic markers for the identification of the tree species *Shorea leprosula* Miq. and *S. parvifolia* Dyer and the geographic origin of *S. leprosula* Miq. Forstwiss. Diss. Univ. Göttingen. Optimus Mostafa Verlag, Göttingen.
- Nyári L (2010a) Genetic diversity, differentiation and spatial genetic structures in differently managed adult European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands and their regeneration. *Forstarchiv* 81, 156-164.
- Nyári L (2010b) Genetic variability of service tree (*Sorbus domestica* L.) in the Hungarian Middle Mountains - based upon cpDNA analysis in two regions. *Acta Silv. Lign. Hung.* 6, 17-32.
- Oddou-Muratorio S, Demesure-Musch B, Pélissier R, Gouyon P-H (2004) Impacts of gene flow and logging history on the local genetic structure of a scattered tree species, *Sorbus torminalis* Crantz. *Molecular Ecology* 13, 3689-3702.
- Oddou-Muratorio S, Klein EK, Austerlitz F (2005) Pollen flow in the wild service tree, *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. II. Pollen dispersal and heterogeneity in mating success inferred from parent-offspring analysis. *Mol. Ecol.* 14, 4441-4452.
- Oddou-Muratorio S, Petit RJ, Le Guerroue B, Guesnet D, Demesure B (2001) Pollen- versus seed-mediated gene flow in a scattered forest tree species. *Evolution* 55, 1123-1135.
- Otto H-J (1998) "Biodiversität" – ein neues Schlagwort in der weltweiten Umweltdebatte. *Forst und Holz* 53, 514.

- Pakkanen A, Nikkanen T, Pulkkinen P (2000) Annual variation in pollen contamination and outcrossing in a *Picea abies* seed orchard. *Scand. Journal of Forest Research* 15, 399-404.
- Palmberg-Lerche C, Turok J, Sigaud P (2005) Forest genetic resources in the international context: processes, agreements and programmes. Pp. 45-73 in: Geburek Th, Turok J (eds) *Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe*. Arbora Publishers, Zvolen.
- Palmé AE, Vendramin GG (2002) Chloroplast DNA variation, postglacial recolonization and hybridization in hazel, *Corylus avellana*. *Molecular Ecology* 11, 1769-1779.
- Pandey M, Gailing O, Leinemann L, Finkeldey R (2004) Molecular markers provide evidence for long-distance planting material transfer during plantation establishment of *Dalbergia sissoo* Roxb. in Nepal. *Ann. For. Sci.* 61, 603-606.
- Papageorgiou AC (1995) Genetische Untersuchungen zur Züchtung und Generhaltung bei der Mittelmeerzypresse (*Cupressus sempervirens* L.) in Griechenland. *Forstwiss. Diss. Univ. Göttingen*.
- Papageorgiou AC, Drouzas AD (2010) Initiativen zum Schutz forstgenetischer Ressourcen. *Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen* 161, 231-238.
- Parks JC, Werth CR (1993) A study of spatial features of clones in a population of bracken fern, *Pteridium aquilinum* (Dennstaedtiaceae). *Amer. Journal of Botany* 80, 537-544.
- Pastorino MJ (2001) Genetic Variation and Reproduction System of *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Florin et Boutelje, a Cypress Endemic to the Andean-Patagonian Forest. *Forstw. Diss. Univ. Göttingen*. Cuvillier Verlag, Göttingen.
- Pastorino MJ, Gallo LA, Hattemer HH (2004) Genetic variation in natural populations of *Austrocedrus chilensis*, a cypress of the Andean-Patagonian forest. *Biochem. Syst. Ecol.* 32, 993-1008.
- Paul M, Hinrichs T, Janßen A, Kätzel R, Kleinschmit J, Muhs H-J, Natzke E, Ruetz W, Schilling W, Tabel U (2010) Forstliche Genressourcen in Deutschland. Konzept zur Erhaltung und nachhaltigen Nutzung forstlicher Genressourcen in der Bundesrepublik Deutschland <www.bmelv.de> → Service → Publikationen
- Paul M, Tröber U (2006) Erhaltung und Charakterisierung genetischer Ressourcen der Eibe (*Taxus baccata* L.) in Sachsen als Teil eines Verbundprojekts. *Archiv f. Forstwesen und Landschaftsökologie* 40, 70-78; *Eibenfreund* 14 (2008) 132-140.
- Paule L, Slobodnik B (2003) Das Vorkommen von einhäusigen Eiben. *Eibenfreund* 10, 115.

- Paulus A (2008) Situation der amtlichen Herkunftskontrolle (in Bayern). Pp. 118-124 in: Gebhardt K (Hsg) Herkunftskontrolle an forstlichem Vermehrungsgut mit Stabilisotopen und genetischen Methoden.
https://www.nw-fva.de/Herkunftskontrolle/Symposium_Tagungsband.pdf
- Perrin PM, Kelly DL, Mitchell FJG (2006) Long-term deer exclusion in yew-wood and oakwood habitats in southwest Ireland: Natural regeneration and stand dynamics. *For. Ecol. Manage.* 236, 356-367.
- Persson H, Widén B, Andersson S, Svensson L (2004) Allozyme diversity and genetic structure of marginal and central populations of *Corylus avellana* L. (Betulaceae) in Europe. *Plant Syst Evol* 244, 157-179.
- Petit RJ, Aguinagalde I, de Beaulieu JL, Bittkau C, Brewer S, Cheddadi R, Ennos R, Fineschi S, Grivet D, Lascoux M, Mohanti A, Demesure-Musch B, Palmé A, Martín JP, Rendell S, Vendramin GG (2003) Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science* 300, 1563-1565.
- Petit RJ, Bialozyt R, Garnier-Géré P, Hampe A (2004) Ecology and genetics of tree invasions: from recent introductions to quaternary migrations. *Forest Ecology and Management* 197, 117-137.
- Petit RJ, Csaikl UM, Bordács S, Burg K, Coart E, Cottrell J, Dam B van, Deans JD, Dumolin-Lapègue S, Fineschi S, Finkeldey R, Gillies A, Glaz I, Goicoechea PG, Jensen JS, König AO, Lowe AJ, Madsen SF, Mátyás G, Munro RC, Olalde M, Pemonge M-H, Popescu F, Slade D, Tabbener H, Turchini D, Vries SGM de, Ziegenhagen B, Kremer A (2002) Chloroplast DNA variation in European white oaks: phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. *For Ecol Manage* 156, 5-26.
- Petit R, El-Mousadik A, Pons O (1998) Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation Biology* 12, 844-855.
- Petit RJ, Hampe A (2006) Some evolutionary consequences of being a tree. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37, 187-214.
- Pielou EC (1969): *An Introduction to Mathematical Ecology*. Wiley-Interscience, New York.
- Pietzarka U, Roloff A (2005) Zur Blüte von *Taxus baccata* L. *Eibenfreund* 12, 140-156.
- Piovesan G, Saba EP, Biondi F, Alessandrini A, Di Filippo A, Schirone B (2009) Population ecology of yew (*Taxus baccata* L.) in the Central Apennines: spatial patterns and their relevance for conservation strategies. *Plant Ecol.* 205, 23-46.
- Powell JR, Levene H, Dobzhansky T (1972) Chromosomal polymorphism in *Drosophila pseudoobscura* used for diagnosis of geographic origin. *Evolution* 26, 553-559.

- Rabinowitz D (1981) Seven forms of rarity Pp. 205-217 in: Synge H (ed) The Biological Aspects of Rare Plant Conservation. Wiley, New York.
- Rabinowitz D, Cairns S, Dillon T (1986) Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. Pp. 182-204 in: Soulé ME (ed) Conservation Biology. The Science of Scarcity and Diversity. Sinauer Ass., Sunderland, Mass.
- Rachmayanti Y, Leinemann L, Gailing O, Finkeldey R (2006) Extraction, amplification and characterization of wood from Dipterocarpaceae. Plant Molecular Biology Reporter 24, 45-55.
- Rachmayanti Y, Leinemann L, Gailing O, Finkeldey R (2009) DNA from processed and unprocessed wood: Factors influencing the isolation success. Forensic Science International: Genetics 3, 185-192.
- Rajendra KC (2011) Spatial dynamics of intraspecific variation in European beech (*Fagus sylvatica* L.). Forstwiss. Diss. Univ. Göttingen. Cuvillier Verlag, Göttingen.
- Rajewski M, Lange S, Hattemer HH (2000) Reproduktion bei der Generhaltung seltener Baumarten – Das Beispiel der Eibe. For., Snow Landsc. Res. 75, 251-266
- Rasmussen KK, Kollmann J (2008) Low genetic diversity in small peripheral populations of a rare European tree (*Sorbus torminalis*) dominated by clonal reproduction. Conservation Genetics 9, 1533-1539.
- Ratnam W, Boyle TJ (2000) Effects of logging and other forms of harvesting on genetic diversity in humid tropical forests. Pp. 115-122 in: Young A, Boshier D, Boyle T (eds) Forest Conservation Genetics. Principles and Practice. CABI, Oxon.
- Rau H-M (2006a) Maßnahmen zur Optimierung der genetischen Grundlagen von Douglasien in Hessen. Pp. 76-82 in: Bohnens J (Red) Forstliche Genressourcen als Produktionsfaktor. Hessen-Forst, Hann. Münden.
- Rau H-M (2006b) Prüfung von Douglasien-Beständen aus Hessen und anderen Bundesländern. – Ergebnisse bis zum Alter 15. Forst und Holz 61, 131-136.
- Rau H-M, Brockhaus R (1995) Neue Verordnung über Herkunftsgebiete für forstliches Vermehrungsgut. Allgem. Forstzeitschr. 50, 315-319.
- Raymond CA, Lindgren D (1990) Genetic flexibility – a model for determining the range of suitable environments for a seed source. Silvae Genetica 39, 112-120.
- Reif W, Coch T, Knoerzer D, Suchant R (2010) Wald. Kap. XIII-7.1, S. 1-74. In: Konold W, Böcker R, Hampicke U (Hsg). Handbuch Naturschutz und Landschaftspflege. ecomed, Landsberg.
- Reim S, Lochschmidt F, Proft A, Wolf Heine, Tröber U, Wolf Heino (2016) Erhaltung der innerartlichen Vielfalt gebietsheimischer Wildobstarten in

- Sachsen. Pp. 21-29 in: Liesebach M (Hsg) Forstgenetik und Naturschutz. Thünen-Report 45.
- Reimers H-R (2000) Die Rückkehr der Eibe in Lübecks Stadtwälder. Forst und Holz 55, 635-636.
- Remmy K, Gruber F (1993) Untersuchungen zur Verbreitung und Morphologie des Wildapfels (*Malus sylvestris* (L.) Mill.) Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges. 81, 71-94.
- Richardson SD (1970) Gene pools in forestry. Pp. 353-365 in: Frankel OH, Bennett E (eds) Genetic Resources in Plants – their Exploration and Conservation. Blackwell, Oxford and Edinburgh.
- Ripley BD (1977) Modeling spatial patterns. J. R. Stat. Soc. Series B 39, 172-212.
- Ritland K (1996) A marker-based method for inferences about quantitative inheritance in natural populations. Evolution 50, 1062-1073.
- Ritland K, El-Kassaby YA (1985) The nature of inbreeding in a seed orchard of Douglas fir as shown by an efficient multilocus model. Theor. Appl. Genet. 71, 375-384.
- Röhrig E (1972) Die Nachzucht der Elsbeere (*Sorbus torminalis* L.) Forst- und Holzwirt 27, 401-403.
- Röhrig E (1994) Auf dem Weg zum Waldbau auf ökologischer Grundlage. Zum 50. Todestag von Alfred Dengler. Forstarchiv 65, 259-271.
- Röhrig E, Bartsch N (1992) Der Wald als Vegetationsform und seine Bedeutung für den Menschen. Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- Röhrig E, Bartsch N, von Lüpke B (2006) Waldbau auf ökologischer Grundlage. 7. Aufl. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Rogers DL, Ledig FT (1996) The Status of Temperate North American Forest Genetic Resources. Rep. No. 16, Univ. of Calif. Genetic Resources Conservation Program. Davis, California.
- Rogge M, Schmitt HP, Hosius B, Leinemann L, Bergmann F (2006) Charakterisierung einer Generhaltungssamenplantage der Fichte in Nordrhein-Westfalen mit Hilfe von Isoenzym-Genmarkern: Konzeption und genetisches Potential. Forstarchiv 77, 57-62.
- Rohmeder E (1959) Beispiele für die Überlegenheit fremder Provenienzen über die einheimische Standortrasse bei den Baumarten *Pinus sylvestris* und *Picea abies*. Allgem. Forstzeitschr. 14, 756-760.
- Rohmeder E (1972) Das Saatgut in der Forstwirtschaft. Parey Verlag, Hamburg und Berlin.
- Rohmeder E, Schönbach H (1959) Genetik und Züchtung der Waldbäume. Paul Parey, Hamburg.

- Roloff A (1985) Schadstufen bei der Buche - Vorschlag für eine bundeseinheitliche Einordnung der Buche in 4 Schadstufen bei terrestrischen Aufnahmen. *Forst- und Holzwirt* 40, 131-134
- Rosvall O (1999) Enhancing gain from long-term forest tree breeding while conserving genetic diversity. *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae, Silvestria* 109. Swedish University of Agricultural Sciences, Umeå.
- Rotach P (2000) Zur Gefährdung seltener Baumarten in der Schweiz: Grundsätzliche Überlegungen, Situationsanalyse und zwei Fallbeispiele. *For. Snow Landsc. Res.* 75, 267-284.
- Rotach P (2005) *In situ* conservation methods. Pp. 535-565 in: Geburek Th, Turok J (eds) *Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe*. Arbora Publishers, Zvolen.
- Routledge RD (1979) Diversity indices: Which ones are admissible? *J. Theor. Biol.* 76, 503-515.
- Rumpf H (2003) Welche Erkenntnisse aus der forstlichen Generhaltung können für die Anzucht gebietseigener („autochthoner“) Sträucher genutzt werden? Pp. 37-42 in: Seitz B, Kowarik I (Hrsg) *Perspektiven für die Verwendung gebietseigener Gehölze*. Neobiota 2.
- Rumpf H (2004) Phänotypische, physiologische und genetische Variabilität bei verschiedenen Herkünften von Hasel (*Corylus avellana* L.) und Schneeball (*Viburnum opulus* L.). Pp. 219-223 in: Maurer WD (Hsg) *Zwei Jahrzehnte Genressourcen-Forschung in Rheinland-Pfalz*. Mitt. Forschungsanst. f. Wald-ökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz Nr. 52/04.
- Ryder OA (1986) Species conservation and systematics: the dilemma of subspecies. *Trends in Ecology & Evolution* 1, 9-10.
- Sáez-Laguna E, Guevara M-A, Díaz L-M, Sánchez-Gómez D, Collada C, Aranda I, Cervera M-T (2014) Epigenetic variability in the genetically uniform forest tree species *Pinus pinea* L. *PLOS ONE* vol 9, issue 8, 1-10.
- Salwasser H (1990) Conserving biological diversity: a perspective on scope and approaches. *For Ecol Manage* 35, 79-90.
- Savolainen O, Kärkkäinen K (1992) Effect of forest management on gene pools. *New Forests* 6, 329-345.
- Savolainen O, Kuittinen H (2000) Small population processes. Pp. 91-100 in: Young A, Boshier D, Boyle T (eds) *Forest Conservation Genetics. Principles and Practice*. CSIRO, Collingwood and CA BI, Wallingford.
- Savolainen O, Pyhäjärvi T, Knürr T (2007) Gene flow and local adaptation in trees. *Ann. Rev. of Ecology, Evolution, Systematics* 38, 595-619.
- Scheeder Th (1994) *Die Eibe (Taxus baccata L.)*. Hoffnung für ein fast verschwundenes Waldvolk. IHW-Verlag, Eching

- Schirone B, Ferreira RC, Vessella F, Schirone A, Piredda R, Simeone MC (2010) *Taxus baccata* in the Azores: a relict form at risk of imminent extinction. *Biodiversity Conservation* 19, 1547-1565.
- Schlichting CD (2002) Phenotypic plasticity in plants. *Plant Species Biology* 17, 85-88.
- Schmidt-Vogt H (1977) Nachkommenschaftsprüfung deutscher Fichtenreviere. *Allgem. Forstzeitschr., Sonderbeilage Baumschulen und Waldsamenklanganstalten*, p.26-30.
- Schmitt HP (2004) Das Konzept zur Erhaltung und nachhaltigen Nutzung forstlicher Genressourcen in der Bundesrepublik Deutschland – Perspektiven für die Zukunft. Pp. 37-46 in: Maurer W (Hsg) *Zwei Jahrzehnte Genressourcen-Forschung in Rheinland-Pfalz. Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz*, Nr. 52/04.
- Schmitt H-P, Münch E (Red) (2006) Tätigkeitsbericht der Bund-Länder-Arbeitsgruppe "Forstliche Genressourcen und Forstsaatgutrecht". Berichtszeitraum 1.1.2001 – 31.12.2004. Bonn.
- Schmitt HP, Scheible A, Schulze L (2006) Schwarzpappeln in NRW. *Löb-Mitteilungen* 3/06, 24-29.
- Schnabel A, Hamrick JL (1995) Understanding the population genetic structure of *Gleditsia triacanthos* (L.): the scale and pattern of gene flow. *Evolution* 49, 921-931.
- Schneck D (2005) Nutzung der genetischen Ressourcen von *Prunus avium* L. im Land Brandenburg, Pp. 207-211 in: Bohnens J (Red) *Forstliche Genressourcen als Produktionsfaktor. Hessen-Forst, Hann. Münden*.
- Schneck D, Braun H, Schneck V, Wolf H (2001) Wachstum und Qualität von Nachkommenschaften ausgewählter ostdeutscher Douglasien- (*Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco) Bestände. Pp. 92-97 in: Wolf H (Red) *Nachhaltige Nutzung forstgenetischer Ressourcen. Sächsische Landesanstalt für Forsten, Pirna*.
- Schneck D, Uhlmann A (2007) Hinweise zur Probenahme für die Untersuchung von Forstsaatgut. *AFZ/Der Wald* 62, 846-848.
- Schönweiß K (2004) In vitro culture and cryopreservation of selected genotypes of common ash (*Fraxinus excelsior*). Pp. 266-274 in: Konnert M, Behm A (Hsg) *Ergebnisse forstlicher Feldversuche und Laborstudien und ihre Umsetzung in die Praxis. Tagungsber. Forum Genetik-Wald-Forstwirtschaft. Bayer. Amt für forstliche Saat- und Pflanzenzucht Teisendorf. (ISBN 3-00-016567-3)*
- Scholz F, Stephan (1982) Growth and reaction to drought of 43 *Abies grandis* provenances in a greenhouse study. *Silvae Genetica* 31, 27-35.

- Schroeder FG (2003) Wer importierte die Robinie nach Europa? Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges. 88, 121-136.
- Schroeder H, Degen B, Kersten B (2016) Anwenderfreundliche DNA-Marker zur Herkunftsidentifizierung von Eichenholz. Pp. 66-73 in: Liesebach M (Hsg) Forstgenetik und Naturschutz. Thünen-Report 45.
- Schubert J [ca. 1999] Lagerung und Vorbehandlung von Saatgut wichtiger Baum- und Straucharten. Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten/Landesamt für Agrarordnung Nordrhein-Westfalen.
- Schütz J-Ph (1996) Möglichkeiten des Waldbaus zur Förderung der Biodiversität in Rücksicht auf die Vielfalt der Biotope sowie der Genressourcen. Pp. 105-113 in: Müller-Starck G (Hsg) Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft. ecomed, Landsberg.
- Schuldes H (1995) Das Indische Springkraut (*Impatiens glandulifera*): Biologie, Verbreitung, Kontrolle. Pp. 83-88 in: Böcker R, Gebhardt H, Konold W, Schmidt-Fischer S (Hsg) Gebietsfremde Pflanzenarten. Auswirkungen auf einheimische Arten, Lebensgemeinschaften und Biotope. Kontrollmöglichkeiten und Management. Ecomed, Landsberg.
- Schultze U (1994) Klimaänderung – neue Kriterien für Herkunftsempfehlungen. Pp. 37-47 in: Geburek T, Müller F, Schultze U (Hsg) Klimaänderung in Österreich. Herausforderung an Forstgenetik und Waldbau. Forstliche Bundesversuchsanstalt Wien, no. 81.
- Schulzke R (2001) Widerspricht die Nutzung forstgenetischer Ressourcen Arten- und Naturschutzbelangen? Pp. 15-20 in: Wolf H (Red) Nachhaltige Nutzung forstgenetischer Ressourcen. Sächsische Landesanstalt für Forsten, Pirna.
- Schwartz MK, Luikart G, Waples RS (2006) Genetic monitoring as a promising tool for conservation and management. Trends in Ecol. and Evol. 22, 25-33.
- Scotti-Saintagne C, Bodenes C, Barreneche T, Bertocchi E, Plomion C, Kremer A (2004) Detection of quantitative trait loci controlling bud burst and height growth in *Quercus robur* L. Theor. Appl. Genet. 109, 1648-1659.
- Sehr EM, Fluch S (2016) Markerunterstützte Selektion im Forstbereich: theoretisch, praktisch, zukünftig? Schweiz. Z. Forstwes. 167, 341-343.
- Seitz B, Jürgens A, Kowarik I (2007). Erhaltung genetischer Vielfalt: Kriterien für die Zertifizierung regionalen Saat- und Pflanzguts. Literaturstudie. BfN-Skripten Nr. 208. <bf.de>
- Shaffer ML (1981) Minimum population sizes for species conservation. BioScience 31, 131-134.
- Shannon CE, Weaver W (1949) The Mathematical Theory of Communication. Univ. of Illinois Press, Urbana.

- Siregar IZ, Hattemer HH (2001) Gene flow and mating system in a seedling seed orchard and a natural stand of *Pinus merkusii* Jungh. et de Vriese in Indonesia. Pp. 281-292 in: Müller-Starck G, Schubert R (Eds) Genetic Response of Forest Systems to Changing Environmental Conditions. Kluwer Academic Publishers.
- Sisk TD, Launer AL, Switky KR, Ehrlich PR (1994). Identifying extinction threats. Global analyses of the distribution of biodiversity and the expansion of the human enterprise. *BioScience* 44, 592-604.
- Skårøppa T (2005) *Ex situ* conservation methods. Pp. 567-583 in: Geburek T, Turok J (eds) Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe. Arboria Publishers, Zvolen.
- Skårøppa T, Fjellstad KB (2017) Conservation of Forest Genetic Resources in Norway in a Climate Change Perspective. In: Ahuja M, Jain S. (eds) Biodiversity and Conservation of Woody Plants. Sustainable Development and Biodiversity, vol 17. Springer, Cham.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-66426-2_5
- Skårøppa T, Johnsen Ø (2000) Patterns of adaptive genetic variation in forest trees; the reproductive environment as an evolutionary force in *Picea abies*. Pp. 49-58 in: Mátyás C (ed) Forest Genetics and Sustainability. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Skårøppa T, Kohmann K, Johnsen Ø, Steffenrem A, Edvardsen ØM (2007) Field performance and early test results in offspring from two Norway spruce seed orchards containing clones transferred to warmer climates. *Can. J. For. Res.* 37, 515-522.
- Sønstebø JH, Tollefsrud MM, Myking T, Steffenrem A, Nilsen AE, Edvardsen ØM, Johnskås OR, El-Kassaby YA (2018) Genetic diversity of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seed orchard crops: Effects of number of parents, seed year, and pollen contamination. *For. Ecol. Manage* 411, 132-141.
- Soulé ME (1985) What is conservation biology? *Bioscience* 35, 727-734.
- Sousa VA, Sebbenn AM, Hattemer HH, Ziehe M (2005) Correlated mating in populations of a dioecious Brazilian conifer, *Araucaria angustifolia* (Bert.) O.Ktze. *Forest Genetics* 12, 107-119
- Squillace AE, La Bastide JGA, van Vredenburg CLH (1975) Genetic variation and breeding of Scots pine in the Netherlands. *For. Sci.* 21, 341-352.
- Starke R (1996) Die Reproduktion der Buche (*Fagus sylvatica* L.) unter verschiedenen waldbaulichen Gegebenheiten. Pp. 135-159 in: Müller-Starck G (Hsg) Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft. Ecomed, Landsberg.
- Starke R, Ziehe M, Müller-Starck G (1996) Viability section in juvenile populations of European beech (*Fagus sylvatica* L.). *For. Genet.* 3, 217-225.

- Steiner W (2002) Selective logging by diameter from a genetic point of view. P. 85-89 in: Meier-Dinkel, Steiner W (Hsg) Forest Tree Breeding in an Ecologically Oriented Forest Management System. Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Nordwestdeutschen Forstlichen Versuchsanstalt, Band 134. J.D. Sauerländer's Verlag Frankfurt am Main.
- Steiner W (2012) Hochwertiges Vermehrungsgut durch züchterische Verbesserung: Ein Vergleich verschiedener Möglichkeiten am Beispiel der Roteiche (*Quercus rubra* L.). Forstarchiv 83, 85-92.
- Steiner W, Gregorius H-R (1994) Single-locus gametophytic incompatibility: the symmetric equilibrium is globally asymptotically stable. J. Mathem. Biology 32, 515-520.
- Steiner W, Hosius B (2008) Umwelt- und pflanzenbedingte Variation von Stabilisotopen. Pp. 37-50 in: Gebhardt K (Hsg) Herkunftskontrolle an forstlichem Vermehrungsgut mit Stabilisotopen und genetischen Methoden
https://www.nw-fva.de/Herkunftskontrolle/Symposium_Tagungsband.pdf
- Steiner W, Jolivet C, Degen B (2010) Genetisches Monitoring am Beispiel der Wildkirsche (*Prunus avium*). Forstarchiv 81, 181-188.
- Stephan BR (1996) Biodiversität und Wirt – Parasit – Beziehungen. Pp. 11-25 in: Müller-Starck G (Hsg) Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft. ecomed, Landsberg.
- Stephan BR, Geburek T (2005) Host-pathogen interaction in forest ecosystems. P. 477-496 in: Geburek Th, Turok J (eds) Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe. Arbora Publishers, Zvoilen.
- Stern K (1963) Versuche über die Selbststerilität bei der Sandbirke. Silvae Genetica 12, 80-82.
- Stern K (1964) Herkunftversuche für Zwecke der Forstpflanzenzüchtung, erläutert am Beispiel zweier Modellversuche. Der Züchter 34, 181-219.
- Stern K (1966) Die Bewertung des Merkmals Austriebstermin in einem Züchtungsvorhaben mit Fichten in Schleswig-Holstein. Forstarchiv 37, 70 – 74.
- Stern K (1968) Über die Erhaltung wertvoller Herkünfte der forstlich genutzten Baumarten. Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges. Nr. 63, 27-37.
- Stern K (1970) Minimum standards for provenance testing and progeny testing for certification purposes. Pp. 1447-1451 in: Proc. 2nd World Consultation on Forest Tree Breeding, Vol. 2. FAO, Rome.
- Stern K, Gregorius H-R (1972) Schätzung der effektiven Populationsgröße bei *Pinus silvestris*. Theor. Appl. Genet. 42, 107-110.

- Stern K, Roche L (1974) Genetics of Forest Ecosystems. Springer, Berlin Heidelberg New York.
- Stoeckel S, Grange J, Fernández-Manjarres JF, Bilger I, Frascaria-Lacoste I, Mariette S (2006) Heterozygote excess in a self-incompatible and partially clonal tree species – *Prunus avium* L. *Molecular Ecology* 15, 2109-2118.
- Storme V, Vanden Broeck A, Ivens B, Halfmaerten D, Van Slycken J, Castiglione S, Grassi F, Fossati T, Cottrell JE, Tabbener HE, Lefèvre F, Saintagne C, Fluch S, Krystufek V, Burg K, Bordács S, Borovics A, Gebhardt K, Vornam B, Pohl A, Alba N, Agúndez D, Maestro C, Notivol E, Bovenschen J, van Dam BC, van der Schoot J, Vosman B, Boerjan W, Smulders WJM (2004) *Ex-situ* conservation of Black poplar in Europe: genetic diversity in nine bank collections and their value for nature development. *Theor. Appl. Genet.* 108, 969-981.
- Streiff R, Labbe T, Bacilieri R, Steinkellner H, Glössl J, Kremer A (1998) Within-population genetic structure in *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. assessed with isozymes and microsatellites. *Molecular Ecology* 7, 317-328.
- Sukopp H (1995) Neophytie und Neophytismus. Pp. 3-32 in: Böcker R, Gebhardt H, Konold W, Schmidt-Fischer S (Hsg) *Gebietsfremde Pflanzenarten. Auswirkungen auf einheimische Arten, Lebensgemeinschaften und Biotope. Kontrollmöglichkeiten und Management.* ecomed, Landsberg.
- Sukopp H (2010) Artenschutz – Blütenpflanzen. Kapitel XII-1.1, Seite 1-25. In: Konold W, Böcker R, Hampicke U (Hsg). *Handbuch Naturschutz und Landschaftspflege.* Wiley-VC-Verlag, Weinheim.
- Suszka B (1985) Conditions for after-ripening and germination of seeds and for seedling emergence of English yew (*Taxus baccata* L.). *Arboretum Kórnickie* 30, 285-338.
- Suszka B (2002) Stratification, germination and seedling emergence of English yew (*Taxus baccata* L.) at controlled thermal conditions. *Eibenfreund* 9, 40-50.
- Svenning J Ch, Magård E (1999) Population ecology and conservation status of the last population of English yew *Taxus baccata* in Denmark. *Biological Conservation* 88, 173-182.
- Szmidt AE, Muona O (1985) Genetic effects of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) domestication. Pp. 241-252 in: Gregorius H-R (ed) *Population Genetics in Forestry.* Springer-Verlag Berlin etc.
- Tabbener HE, Cottrell HE (2003) The use of PCR based DNA markers to study the paternity of poplar seedlings. *For Ecol Manage* 179, 363-376
- Tabel U, Maurer W (1992) Genetische Inventur der Buchenpopulationen in Rheinland-Pfalz: Konzept zur Auswahl der Untersuchungsbestände. Pp. 23-30 in: LASFO (Hsg) *Biochemische Untersuchungen zur Genetik von*

- Waldbaum-populationen. Ber. 21. Tagung Arb.Gem. f. Forstgenetik und Forstpflanzen-züchtung. Schriftenreihe der Landesanstalt für Forstwirtschaft Nordrhein-Westfalen, Sonderband.
- Teissier du Cros E, Kleinschmit J, Azoeuf P, Hoslin R (1980) Spiral grain in beech, variability and heredity. *Silvae Genetica* 29, 5-13.
- Thoma S (1995) Genetische Unterschiede zwischen vier Reliktbeständen der Eibe (*Taxus baccata* L.) *Forst und Holz* 50, 19-24.
- Thoma S, Kleinschmit J (1994) Grundlagen für die Erhaltung der Eibe (*Taxus baccata* L.). *Forst und Holz* 49, 147-150.
- Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beumont LJ, Collingham YC, Erasmus BFN, Ferreira de Siqueira M, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley B, van Jaarsveld AS, Midgley GF, Miles L, Ortega-Huerta MA, Peterson AT, Phillips OL, Williams SE (2004) Extinction risk from climate change. *Nature* 427, 145-148.
- Thompson MM (1979) Genetics of incompatibility in *Corylus avellana* L. *Theor. Appl. Genet.* 54, 113-116.
- Trauboth V (2008) Natürliche Eibenverjüngung (*Taxus baccata* L.) im NSG Ibengarten in der Thüringer Rhön. *Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges.* 93, 99-109.
- Tröber U, Brandes E (2005) Untersuchung genetischer Strukturen in Buchen-Beständen (*Fagus sylvatica* L.) des mittleren Erzgebirges. Teil 1: Isoenzym-Genmarker. *Forst und Holz* 60, 190-193.
- Tröber U, Paul M, Kahlert K (2004) Genetische Charakterisierung der Eibe (*Taxus baccata* L.) in Sachsen und Thüringen als Grundlage ihrer Erhaltung. Pp. 275-288 in: Konnert M, Behm A (Hsg) Ergebnisse forstlicher Feldversuche und Laborstudien und ihre Umsetzung in die Praxis. Tagungsber. Forum Genetik-Wald-Forstwirtschaft. Bayer. Amt für forstliche Saat- und Pflanzenzucht Teisendorf. (ISBN 3-00-016567-3)
- Turesson G (1922a) The species and the variety as ecological units. *Hereditas* 3, 100-113.
- Turesson G (1922b) The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas* 3, 211-350.
- Turok J (1995) Genetische Untersuchungen bei der Buche. Genetische Anpassungsprozesse und die Erhaltung von Genressourcen in Buchenwäldern (*Fagus sylvatica* L.). Schriftenreihe d. Landesanst. f. Ökologie, Bodenordnung und Forsten, Landesamt für Agrarordnung Nordrhein-Westfalen, Band 8.
- Turok J, Starke R, Ziehe M, Hattmer HH (1998a) Genetische Differenzierung rheinland-pfälzischer Buchenbestände an Enzym-Genloci. *Allgem. Forst- u. Jagdztg.* 169, 126-135.
- Turok J (1998b) Zusammenarbeit bei der praktischen Umsetzung von internationalen Resolutionen im Bereich forstlicher Genressourcen in Europa.

- Pp. 77-85 in: Geburek Th, Heinze B (Hsg) Erhaltung genetischer Ressourcen im Wald. Ecomed, Landsberg.
- Tzschacksch O (2012a) Zusammenhang zwischen Immissions- und Trockenresistenz der Waldbäume. AFZ/Der Wald 67, 22-25.
- Tzschacksch O (2012b) Globale Erwärmung und Trockenresistenz von Waldbäumen. AFZ/Der Wald 67, 26-28.
- Van der Schoot J, Pospíšková M, Vosman B, Smulders MJM (2000) Development and characterization of microsatellite markers in Black Poplar (*Populus nigra* L.). Theor. Appl. Genet. 101, 317-322.
- Vanden Broeck A, Storme V, Cottrell JE, Boerjan W, Van Bockstaele E, Quataert P, Van Slycken J (2004) Gene flow between cultivated poplars and native black poplar (*Populus nigra* L.): a case study along the river Meuse on the Dutch-Belgian border. Forest Ecology and Management 197, 307-310.
- Vander Mijnsbrugge K, Cox K, Van Slycken J (2005) Conservation approaches for autochthonous woody plants in Flanders. Silvae Genetica 54, 197-206.
- Vane-Wright RI (1996) Identifying priorities for the conservation of biodiversity: systematic biological criteria within a social-political framework. Pp. 309-344 in: Gaston KJ (ed) Biodiversity. A Biology of Numbers and Difference. Blackwell Science, Oxford etc.
- Vaughan SP, Cottrell JE, Moodley DJ, Connolly T, Russell K (2007a) Clonal structure and recruitment in British wild cherry (*Prunus avium* L.). Forest Ecology and Management 242, 419-430.
- Vaughan SP, Cottrell JE, Moodley DJ, Connolly T, Russell K (2007b) Distribution and fine-scale spatial-genetic structure in British wild cherry (*Prunus avium* L.). Heredity 98, 274-283.
- Vavilov NI (1997) Five Continents. International Plant Genetic Resources Institute, Rome.
- Veith M, Bahl A, Seitz A (1999) Populationsgenetik im Naturschutz – Einsatzmöglichkeiten und Fallbeispiele. Pp. 112-126 in: Amler K, Bahl A, Henle K, Kaule G, Poschlod P, Settele J (Hsg) Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Vendramin GG, Hansen OK (2005) Molecular markers for characterizing diversity in forest trees. Pp. 337-368 in: Geburek Th, Turok J (eds) Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe. Arbor Publishers, Zvolen.
- Verga A, Gregorius H-R (2007) Comparing morphological with genetic distances between populations: a new method and its application to the *Prosopis chilensis* – *P. flexuosa* complex. Silvae Genetica 56, 45-51.

- Vogler AP, DeSalle R (1994) Diagnosing units of conservation management. *Conserv. Biol.* 6, 170-178.
- Vornam B, Decarli N, Gailing O (2004a) Spatial distribution of genetic variation in a natural beech stand (*Fagus sylvatica* L.) based on microsatellite markers. *Conservation Genetics* 5, 561-570.
- Vornam B, Franke A (1997) DNA-Analysen von Pappelproben zur Bestimmung ihrer Artzugehörigkeit. *Die Holzzucht* 51, 15-17.
- Vornam B, Gailing O, Finkeldey R (2010) Natürliche Nukleotid-Diversität von Kandidatengenen für den Blattaustrieb der Traubeneiche (*Quercus petraea*). *Forstarchiv* 81, 146-149.
- Vornam B, Gebhardt K (2000) PCR-based markers reveal genetic identity and diversity in subset collections of wild and cultivated apple. *Acta Horticulturae* 530, 463-467.
- Vornam B, Herzog S (1996) cpDNA-Polymorphismus bei der Buche. *Allgem. Forst- u. Jagdztg.* 167, 122-126.
- Vornam B, Herzog S, Preisig-Müller R, Hattemer HH (1994) Restriction fragment length polymorphisms of a chloroplast photosystem II gene from poplar and their use for species identification. *Genome* 37, 747-750.
- Vornam B, Leinemann L, Hattemer HH (2004b) Regulationsmechanismen für die klimatische Anpassung von *Picea abies*. Pp. 289-299 in: Konnert M, Behm A (Hsg) Ergebnisse forstlicher Feldversuche und Laborstudien und ihre Umsetzung in die Praxis. Tagungsber. Forum Genetik-Wald-Forstwirtschaft. Bayer. Amt für forstliche Saat- und Pflanzenzucht Teisendorf. (ISBN 3-00-016567-3).
- Vranckx G, Jacquemyn H, Muys B, Honnay O (2012) Meta-analysis of susceptibility of woody plants to loss of genetic diversity through habitat fragmentation. *Conservation Biology* 26, 228-237.
- Vries SMG de, Kranenborg KG (2002) The impact of Dutch seed stands of oak for Western Europe. P. 100-108 in: Meier-Dinkel, Steiner W (Hsg) Forest Tree Breeding in an Ecologically Oriented Forest Management System. Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Nordwestdeutschen Forstlichen Versuchsanstalt, Band 134. J.D. Sauerländer's Verlag Frankfurt am Main.
- Wadl PA, Hatmaker EA, Fussi B, Scheffler BE, Trigiano RN (2013) Isolation and characterization of microsatellite loci for *Cornus sanguinea* (Cornaceae). *Applications in Plant Sciences* 1(9): 1300012
<https://doi.org/10.3732/apps.1300012>
- Wagenhoff, A. 1986. Altes und Neues über die Eibe im Plessewald. Pp. 215-235, Plesse-Archiv Heft 21-1985. Verlag Erich Goltze GmbH, Göttingen

- Wagner I (1995) Identifikation von Wildapfel (*Malus sylvestris* (L.) MILL.) und Wildbirne (*Pyrus pyraster* (L.) BURGSD.). Voraussetzung zur Generhaltung des einheimischen Wildobstes. Forstarchiv 66, 39-47.
- Wagner I (1996) Zusammenstellung morphologischer Merkmale und ihrer Ausprägungen zur Unterscheidung von Wild- und Kulturform des Apfel (*Malus*) und des Birnbaums (*Pyrus*). Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges. 82, 87-108.
- Wagner I, Tabel U, Schmitt HP, Maurer WD (2004) Genetische Struktur von Wildäpfeln (*Malus sylvestris* (L.) Mill.) aus Rheinland-Pfalz und Nordrhein-Westfalen im Vergleich zu Kulturäpfeln (*Malus × domestica* Borkh.). Pp. 224-229 in: Maurer WD (Hsg) Zwei Jahrzehnte Genressourcen-Forschung in Rheinland-Pfalz. Mitt. Forschungsanst. für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz Nr. 52/04.
- Wagner I, Weeden NF (2001) Genetische Identifizierung von *Malus sylvestris* (L.) Mill. als Voraussetzung für seine nachhaltige Nutzung. Pp. 145-150 in: Wolf H (Red) Nachhaltige Nutzung forstgenetischer Ressourcen. Sächsische Landesanstalt für Forsten, Pirna.
- Walentowski H, Bußler H, Bergmeier E, Blaschke M, Finkeldey R, Gossner MM, Litt T, Müller-Kroehling S, Philippi G, Pop VV, Reif A, Schulze ED, Strätz Ch, Wirth V (2010) Sind die deutschen Waldnaturschutzkonzepte adäquat für die Erhaltung der buchenwaldtypischen Flora und Fauna? Eine kritische Bewertung basierend auf der Herkunft der Waldarten des mitteleuropäischen Tief- und Hügellandes. Forstarchiv 81, 195-217.
- Wang K (2001) Gene flow and mating system in European beech (*Fagus sylvatica* L.). Forstwiss. Diss. Univ. Göttingen. Cuvillier Verlag, Göttingen.
- Wang KS (2004) Gene flow in European beech (*Fagus sylvatica* L.) Genetica 122, 105-113.
- Waples RS (1991) Pacific Salmon, *Oncorhynchus* spp., and the definition of 'species' under the endangered species act. Marine Fisheries Reviews 53, 11-22.
- Waples RS, Gaggiotti (2006) What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. Molecular Ecology 15, 1419-1439.
- Warren CW (2011) Nativeness and nationhood: what species 'belong' in post-devolution Scotland? Pp. 67-79 in: Rotherham ID, Lambert RA (eds) Invasive and Introduced Plants and Animals. Earthscan, London and Washington.
- Wauer A (Red.) Die bayerischen Schwarzpappelvorkommen. LWF Wissen Nr. 64. 68 Seiten, 82 Abb., zahlr. Literaturangaben.
http://www.lwf.bayern.de/mam/cms04/service/dateien/w64_schwarzpappel.pdf

- Weddeling K, Eichen C, Neukirchen M, Ellwanger G, Sachteleben J, Behrens M (2007) Monitoring und Berichtspflichten im Kontext der FFH-Richtlinie: Konzepte zur bundesweiten Erfassung des Erhaltungszustandes von nutzungsabhängigen Arten und Lebensraumtypen. Pp. 177-195 in: Begemann F, Schröder S, Wenkel K-O, Weigel H.J (Hsg) Monitoring und Indikatoren der Agrobiodiversität. Schriftenreihe Agrobiodiversität des Informations- und Koordinationszentrums für Biologische Vielfalt (IBV), Band 27.
- Wehenkel Ch, Martínez-Guerrero JH, Pinedo-Alvarez A, Carrillo A (2012) Adaptive genetische Differenzierung in *Picea chihuahuana* M. verursacht durch unterschiedliche Kupferkonzentrationen im Oberboden. Forstarchiv 83, 48-51.
- Weinberg W (1908) Über den Nachweis der Vererbung beim Menschen. Jahreshefte d. Vereins f. Vaterländ. Naturkunde in Württemberg 64, 369-382.
- Weisgerber H (2006) Probleme und Möglichkeiten bei der Wiederansiedlung der Schwarzpappel. Forst und Holz 61, 498-502.
- Weisgerber H, Holzberg H, Janßen A, Walter P (1996) Erhaltung und Erweiterung der genotypischen Vielfalt bei seltenen Baumarten: Strategien, Ergebnisse und Perspektiven in Hessen. Pp. 78-92 in: Müller-Starck G (Hsg) Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft. ecomed, Landsberg.
- Werder H von (2000) Zertifizierung genetischer Eigenschaften forstlichen Saat- und Pflanzgutes auf der Basis etablierter Methoden der Populationsgenetik. Forstwiss. Diss. Univ. Göttingen.
<http://webdoc.sub.gwdg.de/diss/2000/vwerder/vwerder.zip>
- Wezel G (2011) Forstpflanzen mit überprüfbarer Herkunft – Sechs Jahre ZüF-Verfahren. AFZ./Der Wald 66, 660-663.
- White GM, Boshier DH (2000) Fragmentation in Central American dry forests: genetic impacts on *Swietenia humilis* (Meliaceae). Pp. 293-311 in: Young A, Boshier D, Boyle T (eds) Forest Conservation Genetics. Principles and Practice. CABI, Oxon.
- White TL, Adams WT, Neale DB (2007) Forest Genetics. CABI Publishing International, Wallingford.
- Wickel A (1995) Hat die Weißtanne in Sachsen eine Chance? Pp. 3-4 in Anonymus. Genetik und Waldbau der Weißtanne, Bd. 1. Schriftenreihe der Sächsischen Landesanstalt für Forsten. Graupa.
- Wickneswari R, Lee CT, Muhammad N, Boyle TJB (2000) Impact of logging on genetic diversity in humid tropical forests. P. 171-181 in: Mátyás C (ed) Forest Genetics and Sustainability. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

- Wilhelm E (2005) Micro- and macropropagation of forest trees. Pp. 623-650 in: Geburek Th, Turok J (eds) Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe. Arbora Publishers, Zvolen.
- Williams CG, Hamrick JL, Lewis PO (1995) Multiple-population versus hierarchical conifer breeding programs: a comparison of genetic diversity levels. *Theor. Appl. Genet.* 90, 584-594.
- Wilson BC (1990) Gene-pool-reserves of Douglas fir. *For Ecol Manage* 35, 121-130.
- Wilson EO (1992) *The Diversity of Life*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- Wojciechowski A, Bednorz L (2000) Estimation of mating-compatibility of the wild service tree (*Sorbus torminalis* (L.) Crantz) by observing pollen tube germination. *Journ. Applied Genet.* 41, 253-258.
- Wolf H (2001) Auswirkungen von waldbaulichen Eingriffen auf die genetische Struktur von Durchforstungsbeständen der Fichte, Rotbuche und Stieleiche in Sachsen. Pp. 171-181 in: Wolf H (Red) Nachhaltige Nutzung forstgenetischer Ressourcen. Sächsische Landesanstalt für Forsten, Pirna.
- Wolf H (2005) Forstpflanzenzüchtung in Deutschland – Verlorener Zuschuß oder Zukunftsinvestition. Pp. 33-48 in: Bohnens J (Red) Forstliche Genesourcen als Produktionsfaktor. Hessen-Forst, Hann. Münden.
- Wolf H (2012) Austrieb und Reaktion of Trockenstress von Bestandesnachkommen der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) aus Deutschland im Vergleich zu Provenienzen aus Nordamerika – Erste Ergebnisse. *Forstarchiv* 83, 75-84.
- Wolf H, Braun H (1996) Beiträge der Forstpflanzenzüchtung zur Erhaltung und Erhöhung der genetischen Vielfalt. Pp. 60-77 in: Müller-Starck G (Hsg) Bio-diversität und nachhaltige Forstwirtschaft. ecomed, Landsberg.
- Wolf H, Tröber U (2014) Erhaltung und Wiedereinbringung der Schwarzpappel
https://www.smul.sachsen.de/sbs/download/06_Tag_Sachsenforst_SPA_Wolf.pdf
- Wolf H, Tröber U, Reim S, Weinbrecht L (2016) Beiträge zur Lösung naturschutzfachlicher Aufgaben. Pp. 46-55 in: Liesebach M (Hsg) Forstgenetik und Naturschutz. Thünen-Report 45.
- Wright S (1943) Isolation by distance. *Genetics* 28, 114-138.
- Wulf M (2003) Historisch alte Wälder als potenzielle Wuchsorte gebietseigener („autochthoner“) Gehölze. Das Beispiel Prignitz (Nordwest-Brandenburg). Pp. 105-112 in: Seitz B, Kowarik I (Hrsg) Perspektiven für die Verwendung gebietseigener Gehölze. *Neobiota* 2.

- Yakovlev I, Asante DKA, Fossdal CG, Junttila O, Johnsen Ø (2011) Differential gene expression related to an epigenetic memory affecting climatic adaptation in Norway spruce. *Plant Science* 180, 132-139.
- Yakovlev I, Fossdal CG, Skrøppa T, Olsen JE, Jahren AH, Johnsen Ø (2012) An adaptive epigenetic memory in conifers with important implications for seed production. *Seed Science Research* 22, 63-76.
- Yates F, Cochran WG (1938) The analysis of groups of experiments. *J. Agric. Science XXVIII*, 556-580.
- Young AG, Boyle TJ (2000) Forest fragmentation. Pp. 123-134 in: Young A, Boshier D, Boyle T (eds) *Forest Conservation Genetics. Principles and Practice*. CABI, Oxon.
- Ziehe M (1982) Sexually asymmetric fertility selection and partial self-fertilization. *Silva Fennica* 16, 94-98.
- Ziehe M (2001) Genetische Parameter als Indikatoren für den Verjüngungserfolg der Buche in Rein- und Mischbeständen. Pp. 118-130 in: Beese F. (Hsg) *Indikatoren und Strategien für eine nachhaltige, multifunktionelle Waldnutzung - Fallstudie Waldlandschaft Solling. Teil 2. Forschungszentrum Waldökosysteme der Univ. Göttingen, Band 64*.
- Ziehe M (2004) Genetische Parameter als Indikatoren für den Verjüngungserfolg der Buche in Rein- und Mischbeständen. Pp. 227-249 in: Beese F (Hsg) *Indikatoren und Strategien für eine nachhaltige, multifunktionelle Waldnutzung – Abschlußbericht 1999-2003 zum BMBF-Verbundforschungsvorhaben. Teil 2: Ausführliche Teilvorhabenberichte. Göttingen, Selbstverlag des Forschungszentrums Waldökosysteme der Universität Göttingen*.
- Ziehe M (2007) Genomische Assoziationen durch Selbst- und Fremdbefruchtung und ihre Bedeutung für die Interpretation genetischer Strukturen am Beispiel der Buche (*Fagus sylvatica* L.). *Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Nordwestdeutschen Forstlichen Versuchsanstalt, Band 143*. J.D. Sauerländer's Verlag Frankfurt am Main.
- Ziehe M, Gregorius H-R (1996) Beurteilung der Gefährdung genetischer Ressourcen anhand von Streßmerkmalen. Pp. 300-317 in: Müller-Starck G (Hsg) *Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft*. ecomed, Landsberg.
- Ziehe M, Gregorius H-R, Glock H, Hattemer HH, Herzog S (1989) Gene resources and gene conservation in forest trees: general concepts. Pp. 173-185 in: Scholz F, Gregorius H-R, Rudin D (eds) *Genetic Aspects of Air Pollutants in Forest Tree Populations*. Springer Verlag, Berlin Heidelberg etc.
- Ziehe M, Gregorius H-R, Herzog S (1995) Populationsgröße, genetische Variation und Anpassung – Betrachtungen zu Risiken für die forstliche Praxis bei der Bestandesbegründung. Pp. 180-201 in: Maurer W, Tabel U (Hsg)

- Genetik und Waldbau unter besonderer Berücksichtigung der heimischen Eichenarten. Mitteilungen aus der Forstlichen Versuchsanstalt Rheinland-Pfalz Nr. 34/95.
- Ziehe M, Gregorius H-R, Müller-Starck G (1990) Zur Bedeutung der Heterozygotie für die dynamische Genkonservierung. Pp. 46-57 in: Hattemer HH (Hsg) Erhaltung forstlicher Genressourcen. Schriften aus der forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Niedersächsischen forstlichen Versuchsanstalt, Band 98. J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main.
- Ziehe M, Hattemer HH (1985) Neuere Erkenntnisse über Asymmetrie-Effekte in der sexuellen Reproduktion von Waldbäumen. Allg. Forst- u. Jagdztg. 156, 225-231.
- Ziehe M, Hattemer HH (1988) Genetische Variation und Züchtung von Waldbäumen. Allgem. Forst- u. Jagdztg. 159, 88-92.
- Ziehe M, Hattemer HH (1998) The significance of heterozygosity in tree breeding and gene conservation. Forest Tree Improvement 26, 3-25.
- Ziehe M, Hattemer HH (2002) Target-diameter felling and consequences for genetic structures in a beech stand (*Fagus sylvatica* L.). Pp. 91-105 in: von Gadow K, Nagel J, Saborowski J (eds) Continuous Cover Forestry. Assessment, Analysis, Scenarios. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Ziehe M, Hattemer HH (2004) Auswirkungen räumlicher Verteilungen genetischer Varianten in Buchenbeständen auf dort geerntetes Saatgut. Pp. 102-120 in: Maurer W (Hsg) Zwei Jahrzehnte Genressourcen-Forschung in Rheinland-Pfalz. Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz, Nr. 52/04.
- Ziehe M, Hattemer HH, Müller-Starck R, Müller-Starck G (1999) Genetic structures as indicators for adaptation and adaptational potentials. Pp. 75-89 in: Mátyás Cs (ed) Forest Genetics and Sustainability. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Ziehe M, Müller-Starck G (1991) Changes of genetic variation due to associated selection. Pp. 259-271 in: Müller-Starck G, Ziehe M (eds) Genetic Variation in European Populations of Forest Trees. J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main.
- Ziehe M, Müller-Starck R (2001) Zielstärkennutzung und ihre möglichen Auswirkungen in einer Buchenpopulation. Pp. 182-188 in: Wolf H (Red) Nachhaltige Nutzung forstgenetischer Ressourcen. Sächsische Landesanstalt für Forsten, Pirna.
- Ziehe M, Starke R, Hattemer HH, Turok J (1998) Genotypische Strukturen in Buchen-Altbeständen und ihren Samen. Allgem. Forst- u. Jagdztg. 169, 91-99.

- Zobel B, Talbert J (1984) Applied forest tree improvement. Wiley, New York
- Zobel BJ, van Buijtenen JP (1989) Wood Variation. Its Causes and Control. Springer Verlag, Berlin etc.
- Zucchi H (2010) Naturschutz/Landschaftspflege/Artenschutz/Biotopschutz: Definitionen, Abgrenzungen. Kapitel II-2, Seite 1-12. In: Konold W, Böcker R, Hampicke U (Hsg). Handbuch Naturschutz und Landschaftspflege. Wiley-VC-Verlag, Weinheim.

Register

A

- Abies
 alba 97, 105, 183, 240, 259, 271, 308, 314,
 322, 333, 336, 346, 388, 429, 469
 grandis 105
Absaat 287
Abstammung
 Rekonstruktion 49, 50, 72, 96, 139, 226,
 231, 233, 267, 270, 323, 328
 von Populationen 197, 454
 von Vermehrungsgut 453, 455
Abstand
 gametisch 334
 genetisch 78
 genisch 334, 335
 genotypisch 335
 ökologisch 279
Acer
 campestre 395, 401
 psendoplatanus 249, 259, 429
AFLP-Marker 398
Allee 395, 401, 405
Allel
 anpassungsrelevant 219
 diagnostisch 136
 effektive Anzahl 56, 77, 365
 fitness-liefernd 145
 privat 24, 136, 231, 232
 S- 186, 233, 365
 selten 109, 208, 220
Alloenzym 48, 52, 81, 92
allopatrisch 135

Alnus
 glutinosa 225, 263
Ambrosia artemisifolia 127
Angepasstheit 20, 169, 171, 174, 184, 188,
 198, 217, 432
Anpassung
 epigenetisch 439
 genetisch 428
 physiologisch 147
Anpassungsfähigkeit 110, 129, 320
 genetisch 63, 103, 145, 146, 169, 174, 189
 physiologisch 283
Anpassungskapazität 146, 208
Anpassungspotential 175, 189, 337
Anpassungsprozess 20
 epigenetisch 20
 evolutionär 23, 147
 genetisch 20, 24, 76, 108, 145, 174, 280,
 337
 physiologisch 147
Anpassungssystem 44
Anpassungsfähigkeit 188
Apomixis 34, 351, 369
Arabidopsis thaliana 119
Araucaria
 angustifolia 325
 araucana 105, 214
Arboretum 252, 466
Art
 biologisch 25
 gebietsfremd 126
 invasiv 127, 244
 selten 180, 251, 361, 366, 367, 368, 373
Artendiversität 166
Artenschutz 175, 419, 466

Artenspektrum 154, 175
 Artenverlust 125, 148
 Artenvielfalt 466
 Artreinheit 355, 469, 470
 Aspe s. *Populus tremula* 186
 assisted colonization 145, 244, 284, 320
 Assoziationsanalyse 118, 119, 148
 Aufbewahrung
 von Pollen 242
 von Samen 240
 Ausgangsmaterial 423
 Auslese
 kombiniert 288
 künstlich 275
 von Elternbäumen 287
 von Klonen 289
 von Plusbäumen 286, 359
 von Populationen 278
 von Saatguterntebeständen 291, 446
 Austriebstermin 118, 170
Austrocedrus chilensis 107
 Auswahlkriterien 358
 Auswahlverfahren
 Genessourcen 182, 199, 411
 Saatguterntebestände 444
 Autochthonie 311, 398, 401, 422, 423, 445
 Autokorrelation 44, 204

B

Baum 124
 Begleitart 166, 411
 Bergahorn s. *Acer pseudoplatanus* 249
 Bestand 422
 Bestandesstruktur
 physisch 60, 71, 236, 312
Betula
 sp 37
 verrucosa 250, 385, 429
 Betulaceen 37, 267, 395
 Biodiversität 17
 künstliche 19, 133, 140
 natürliche 128, 151, 153
 Veränderungen in der 121
 Biodiversitätsschutz 151, 152, 159, 162
 Bioindikation 238
Blighia sapida 411
 Bombacaceen 163, 408
Bombacopsis quinata 410
 Buche s. *Fagus sylvatica* 433

Bundesnaturschutzgesetz
 BNatSchG 25, 126 ff, 251, 343, 441,
 466, 473

C

Castanea dentata 129
Casuarina sp. 128
Cedrela odorata 126
 Clusiaceen 408
 Convention on Biological Diversity, CBD
 151, 162, 237, 239, 413
 Cornaceen 37, 394, 395
Cornus
 mas 394
 sanguinea 395, 443
Corylus
 avellana 181, 397, 441
 sp 37
 cpDNA 63, 76, 88, 89, 91, 197, 358, 369,
 397, 398
Crataegus monogyna 443
Cupressus sempervirens 322

D

DARWIN, C. 157, 273
 Dem 79, 80, 85
 Dendrogramm 81, 86, 92, 95
 Dichte
 der Population 235
 des Bestandes 40
 Reduktion der 315
 Differenzierung, genetische 78
 absolut 79
 Altbestand und Nachkommen s.
 Generationenvergleich 27
 der Samen einzelner Bäume 72, 324, 328,
 376, 377, 401
 der Samen verschiedener Jahre 259, 333
 genisch 321
 individueller effektiver Pollenwolken 39,
 40, 64, 323, 325, 327, 375, 377, 405
 mittlere 79
 relativ 83, 109, 199
 von Populationen 19, 24, 42, 89, 95, 107,
 198, 199, 205, 368, 371, 375
 Differenzierung, phänotypische 82, 100,
 104, 216

der Nachkommenschaft verschiedener Jahre 24
 Differenzierungsmaß 79
 Dipteroocarpaceen 154, 163
 Distogramm 44
 Diversität
 allelisch 57, 84
 Arten- 166
 gametisch 59, 335, 346
 genetisch 55, 64
 genisch 59
 genotypisch 32
 klonal 32
 mittlere 59, 63, 70
 Multilocus- 59
 diversity 415
 Domestikation 24, 409, 415
 dominant 52
 Dominanz 275
 Douglasie s. *Pseudotsuga menziesii* 92
 Drehwuchs 190, 446
 Durchforstung 235
 dysgenetischer Effekt 309, 340, 344, 409

E

Eibe s. *Taxus baccata* 184
 Elsbeere s. *Sorbus torminalis* 318
 Elternbaum
 effektiv 185, 227
 Entropie 56
 Enzymgenlocus 48, 60, 85, 97, 104, 109, 304, 434
 Epigenetik 22, 218, 281, 283, 428, 433
 Epityp, Epiallel 21
 Erderwärmung 143, 159
 Erhaltung
 dynamisch 239, 248, 256
ex situ 239, 359, 417
 genetischen Ertragspotentials 169
in situ 217, 416, 462
 statisch 239, 240, 248, 256
 vieler genetischer Varianten 173
 von Anpassungsfähigkeit 174, 463
 Erhaltungsbestand
 künstlich 243, 245, 256, 257
 Ertragsmerkmal 190
 Esche s. *Fraxinus excelsior* 435
 Eucalyptus
delegatensis 189, 215

sp. 128, 137, 292, 293, 296
 EUFORGEN 462
 EU-Richtlinie 1999/105/EG 421
 Evakuierung 243
 Evolution 19
 evolutionärer Faktor 19
 evolutionarily significant unit, ESU 162
 Externpollen
 effektiv 25, 40, 60, 229, 231, 232, 245, 299, 323, 371, 377, 382, 394, 405
 Extinktion 147

F

Fabaceen 386
 Fagaceen 168, 267
 Fagus
sylvatica 43, 60, 94, 101, 114, 116, 200, 229, 231, 234, 236, 238, 261, 271, 285, 330, 337, 339, 340, 429, 433, 469
 Familienstruktur 43, 183, 203, 314, 316, 369
 Feldahorn s. *Acer campestre* 401
 Feldulme s. *Ulmus minor* 318
 Femelschlag 314
 Fertilität 104
 Fichte s. *Picea abies* 20
 Fitness 19, 72, 98, 147, 275
 Fixierungskoeffizient 117, 335, 346
 Fixierungsmaß 82
 Flächenbedarf 221, 234
 Flaschenhals 31, 188, 195, 208
 Flatterulme s. *Ulmus laevis* 318
 Florenverfälschung 128, 136
 Forensik 458, 470
 forstliches Vermehrungsgut 423
 Ausgewählt 424, 445
 ausgewählter Bestände 461
 Beschaffung 358, 359
 Geprüft 297, 357, 424, 444
 Gesetzgebung 349
 herkunftsgesichert 461
 Qualifiziert 424
 Quellengesichert 423
 Forstvermehrungsgutgesetz 134
 FoVG 425
 Forstvermehrungsgut-
 Herkunftsgebietsverordnung (FoVHgV)
 425, 436
 Forstvermehrungsgut-Zulassungsverordnung (FoVZV) 425, 447
 Fragmentierung s. Zerstückelung 132

Fraxinus excelsior 180, 184, 435
Fruchtschale 72, 458

G

Gamet
 effektiv 25, 28, 33
 Multilocus- 59
Gametenbeitrag 147, 334, 384
Gen
 anpassungsrelevant 76, 104, 118, 174, 176
 selektionsneutral 88, 91, 104, 106, 119, 435
Genbank 161, 171, 172, 173, 241, 417, 466
gene diversity 58
Generationenvergleich 24, 27, 29, 79, 96, 185, 313, 314, 331, 333, 335, 336, 346, 375, 446, 454
Generhaltung s. Erhaltung 158, 468
genet 32, 44, 364
genetische Drift 19, 110, 122, 176, 195, 374, 381
genetische Implikationen
 der Bestandsbehandlung 339
 der Forstwirtschaft 124, 307
genetische Last 19, 174, 230, 275, 336, 337, 351
genetisches Gleichgewicht 19, 446
 panmiktisch, Hardy-Weinberg 29
 Selektion 20, 110, 147, 275
genetisches System 26
Genfluss 24, 42, 109, 132, 193, 231, 369, 374, 467
Genflussrate 232
Genkonservierung 158
Genlocus 48
 anpassungsrelevant 263
Genmarker 48
Genzentren 157
Gesamtdifferenzierung 57, 335
Geschlechterverhältnis 184, 240, 374, 382
geschützter Polymorphismus 20, 110
Gleditsia triacanthos 232
Goldene Zahl 224
Grünbrücke 132
Gründereffekt 368
Gruppierungsanalyse 81, 86, 87, 93, 96, 111, 199, 327, 400

H

Habitatschutz 161
Habitatzerstörung 122
Hagenia abyssinica 411
Halbgeschwister 40, 287, 384
Halocarpus bidwillii 196
Haustiere 140, 152, 173, 224
Heracleum montegazzianum 127
Heritabilität 100, 104, 105
Herkunft 279, 282, 432, 453, 455
Herkunftsgebiet 320, 394, 421, 423, 426, 432, 458, 467
Heterozygotenüberschuss 33, 298, 313, 370
Heterozygotenvorteil 20, 33, 98, 103, 110, 113, 115, 116, 147
Heterozygotie 48, 103, 110
 Bedeutung 108, 141
 bedingt 110, 335
 beobachtet 110
 erwartet 59, 109, 112, 196
 maximal 110
Heterozygotiegrad 63, 64, 69, 101, 102, 109, 116, 176, 260, 342, 346
Holznutzung 408
Homozygotenüberschuss 28, 30, 55, 76, 110, 117, 224, 266, 335
Hura crepitans 126
Hybride 135, 369, 371
Hybridisierung 93, 135, 137
Hybridpappel s. *P. × euramericana* 356

I

Identifikation
 von Arten 135, 367
 von Hybriden 135, 137
 von Individuen 366
Immissionen 141
Impatiens glandulifera 127
indigen 216, 422, 423, 429
Indikator
 des Zustands von Populationen 122, 181, 182, 237
Inkompatibilität 316, 365
Inkompatibilitätssystem 30, 186
 gametophytisch 34, 37, 233, 372
 sporophytisch 34, 36
Introgression 135, 244, 355, 356, 359, 365, 366, 367, 384, 469

Inventur

- genetische 29, 42, 48, 60, 63, 72, 119, 136, 137, 166, 223, 401, 434
- Inzucht 31, 122
- Inzuchtdepression 31
- Inzuchtkoeffizient 111, 113, 224, 227
- Inzuchtschäden 158, 224
- Inzuchtvermeidung 36, 37, 253, 292
- Isolation 232, 298, 357, 366, 447
- Isoplethie 37, 38

K

- Kandidatengen 119
- Keimkraftverlust 260
- Kernzone 232
- Kiefer s. *Pinus*
 - sylvestris* 214
- Klimaschutz 152
- Klimawandel 118, 142, 145, 153, 160, 173, 175, 183, 214, 220
- Klin 20, 23, 96, 107, 183, 214, 284
- Klon 21, 32
- Klonanzahl
 - von Mehrklonsorten 296, 298
 - von Samenplantagen 292
- Klonarchiv 247, 255, 357, 365
- Klongemisch 296, 360, 453
- Klonwaldbau 133, 296, 298, 410
- kodominant 36, 48, 52
- Kodominanz 48
- Komplettierung 225, 236, 246, 318, 372, 380, 382, 384, 411, 469
- Konnektivität 26, 133
 - genetisch 132
 - reproduktiv 26
- Konversion 124
- Kopplungsanalyse 118
- Kornelkirsche s. *Cornus mas* 394
- Korrelogramm 44
- Kreuzung 48, 137, 138
- Kreuzungsplan
 - Diallel 287
 - faktoriell 287, 289
 - Polycross 287
- Kulturpflanzen 108, 129, 140, 152, 171, 172, 240
- Kultursorten 129, 135, 139, 193, 230, 361, 366, 367, 398, 445
- Kunstanbau 91

L

- Lagerungsdauer 242
- Landrasse 438
- Langlebigkeit 108, 381
- Lärche s. *Larix* 137
- Larix*
 - europaea* 137
 - kaempferi* 137
- Läuterung 338
- Lebensammlung 252
- long-term rule 225

M

- Malus*
 - domestica* 366
 - sieversii* 366
 - sp. 129, 139
 - sylvestris* 136, 299, 366, 441
- Malvaceen 409
- Mangrovenwald 125, 133, 143
- Mansonia altissima* 410
- Marker
 - genetischer 48, 183, 458
 - molekulargenetischer 52, 60, 76, 109
- Markergen 48
- Markergenlocus 48, 100
- Massenauslese 286
- Meliaceen 408
- menschliche Einwirkungen 123, 124
- Merkmal
 - anpassungsrelevant 21, 99, 106, 107, 116, 118, 188
 - genetisch kontrolliert 99, 119
 - phänotypisch 99, 104, 428, 446
 - physiologisch 104, 119
- Metapopulation 44, 245, 251, 257, 289, 375
- Migration 26, 91, 233, 319
- Mikrosatellit 52, 77, 82, 86, 96, 119, 231, 366, 369, 398
- Mindestanzahl
 - beernteter Bäume 330, 445
- Mindestgröße
 - Genressource 219, 220, 227, 228, 243, 381
 - Klonsamenplantage 248
 - Stichprobe 74, 76, 223
 - von Saatguterntebeständen 445
- Mindesthäufigkeit 76, 219

minimum viable population, MVP 163, 380
 Ministerkonferenz MCPFE 462
 Minorpolymorphismus 55
 Monitoring 127, 144
 genetisch 172, 176, 185, 235, 237, 259,
 292, 302, 312, 313, 382, 393, 408, 416,
 419, 463, 468, 471
 mtDNA 76, 92, 162, 197
 multiple population breeding 197, 289
 Mutation 19

N

Nachbarschaft, effektiv 39, 43, 64, 72, 184,
 406
 Nachfahr 25, 30
 Nachhaltigkeit 463
 der Holzerzeugung 347
 der Nutzung 416, 417
 Generationengerechtigkeit 347, 348, 416
 genetische 348, 467
 Nachkommenschaftsprüfung 275, 287, 288,
 294, 445, 446, 449
 Naturschutz 128, 225, 237, 466
 Naturschutzgebiet 218, 354
 Naturverjüngung 130, 235, 256, 312, 313,
 351, 380, 381
 Neophyt 127, 128, 135, 279, 281, 283, 320,
 386, 431
 Netzernte 72, 330, 331
 Noahs Arche 252

O

Obstgehölz 37, 129, 230, 361, 365
 OECD-Schema 460
 ökologische Grundeinheit 427, 428
 Ortsfestigkeit 108

P

Paarung 27
 korreliert 40, 184, 231, 384
 Präferenz 30
 System 30, 64
 zufallsmäßig 28, 30, 39, 41, 64, 71, 184
 Paarvergleich 52, 100, 189
 Panmixie 28, 110, 184
 Pappelklone 133

Parasiten 128
 Paulownia sp. 410
 Pflanzensortierung 336, 351
 Pflanzung 116, 337, 351
 Phänologie
 der Blüte 40, 71, 270, 295, 299, 405
 der Keimung 257
 der Knospenbildung 21
 des Austriebs 21, 118, 170
 des Wachstums 284, 297
 phänotypische Überlegenheit 190, 446
 Picea
 abies 20, 40, 77, 97, 170, 181, 247, 259,
 297, 301, 322, 332, 336, 338, 359, 429
 Pinaceen 295
 Pinus
 merkusii 295
 nigra 431
 nigra var. *pallasiana* 111, 282
 pinna 23
 radiata 180
 sp. 128
 sylvestris 107, 116, 181, 214, 247, 351
 taeda 304
 Pinus sylvestris 31
 Pithecellobium saman 126
 Plantagensaatgut
 genetische Variation in 269
 Plastizität 147, 171
 Platanus sp. 135
 Plenterwald 346
 Plusbaum 286, 291
 Pollen
 Eigen- 25
 Elimination 37
 Extern- 25
 Fremd- 25
 inkompatibel 34
 kompatibel 36
 semikompatibel 36
 Pollenelimination 186
 Pollenkontamination 229, 232, 298, 462
 Pollenwolke
 individuelle effektive 39, 41, 51, 64
 Pollinatoren 153, 233, 407
 Population 25
 Abgrenzung 42
 allochthon 130, 133, 189, 279, 280, 432,
 436, 437
 autochthon 98, 130, 133, 183, 213, 217,
 279, 280
 Basis- 277, 278, 289

- effektiv unendlich 19, 28
 Empfänger- 24, 229
 endlich 19
 Erhaltungs- 277, 289
 gebietsfremd 126
 heimisch 130, 183
 linear 395, 406
 Mendel- 25
 natürlich 184
 panmiktisch 113
 Produktions- 290
 Spender- 24, 229
 Vermehrungs- 277, 290, 293
 Zucht- 277, 288
- Populationen
 einer Art 25, 180
- Populationsdichte 240, 363, 408
- Populationsgröße 187
 effektiv 30, 122, 154, 163, 187, 195, 226,
 229, 235, 301, 382, 392, 408
 Zensusgröße 195, 226, 228, 382
- Populus
 × *euramericana* 134, 136, 138, 356
deltooides 135, 136, 138
euphratica 141
nigra 135, 136, 138, 168, 184, 355
tremula 33, 186, 241, 289
- Proteaceen 38
- Provenienz 105, 213, 279, 281, 423
- Provenienzversuch 107, 148, 175, 213, 278,
 279, 428
- Prunus
avium 32, 33, 34, 96, 230, 233, 238, 297,
 361, 365, 445, 447
serotina 128
 sp. 129, 139
spinosa 37, 443
- Pseudotsuga
menziesii 92, 128, 170, 216, 296, 359, 431
- Pyrus
communis 367
 sp. 129, 139

Q

- QTL (quantitative trait locus) 117
- Quercus
petraea 118
robur 96, 118, 216, 247, 331, 337, 358
rubra 281
 sp. 118, 137, 233, 405

R

- ramet 32, 361
- Rasse 26, 92, 431
- Rasterstichprobe 94
- Regeneration
 aus Samen 241, 257
 dynamisch 256
- Repräsentativität 80, 81, 95, 329
- Reproduktion
 asexuell 31, 34, 369
 panmiktisch 28, 29, 110
 vegetativ 31, 32, 33, 186, 233, 298, 318,
 367, 369, 370, 395, 397, 398
- Reproduktionsperiode 316
- Reproduktionssystem 27, 132, 184, 267, 407
- Ressource
 biologisch 415
 forstgenetisch 153, 381
 Gen- 155, 164, 177, 234
 genetisch 153, 415
- reziprok
 Anbau 284, 442
 Bestäubung 36
 Kreuzung 138, 287
 Paarung 330
- richness
 allelic 54
 genotypic 32, 396
- Riegelahorn 249, 385
- Risiko
 der Nichtentdeckung 75, 77, 220
 des Verlusts 168, 219, 221, 223
 des Verlusts einer Genressource 245
- Robinia pseudoacacia 128, 281, 386
- Rosaceen 32, 37, 88, 168, 181, 233, 267, 360,
 367, 395, 396, 411
- Roteiche s. *Quercus rubra* 281
- Roter Hartriegel s. *Cornus sanguinea* 395
- Rückstellprobe 454
- Rückwanderung
 nacheiszeitliche 98, 130, 131, 198, 392,
 397, 398, 429, 435
- Rückwanderwege 97

S

- Saat 337
- Saatguterntebestand 350, 445
 allochthon 467

- geprüft 284, 291
 Saatgutquelle 397, 422
 Salicaceen 233
 Samenbank 161
 Samenelter 49, 72, 323, 329, 334, 350
 Samenernte 72, 161, 170, 322, 323, 330, 335, 350, 365, 366, 367, 372, 381, 393, 397, 401, 406, 451, 467
 Samenplantage 21, 422
 Erhaltung- 247, 265, 271, 293, 357, 365, 366, 367, 380, 381, 391, 397
 Hybrid- 137
 Klon- 248, 265, 267, 270, 291, 299, 300, 393
 Sämlings- 265, 294
 Samenschatten 43, 72
 Samenverbreiter 407
 Samenverbreitung 369, 374
 Sandbirke s. *Betula verrucosa* 385
 Sapindaceen 411
 Schirmschlag 313
 Schlüsselart 152, 154, 167, 189, 308
 Schutzgebiet 152, 218, 416
 Schwarzerle s. *Alnus glutinosa* 225
 Schwarzkiefer s. *Pinus nigra* 282
 Schwarzpappel s. *Populus nigra* 135
 Segregation 33, 48, 136, 264
 Segregationsbelastung 275
 Selbstbefruchtung 27, 28, 32, 34, 36, 37, 113, 186, 295, 316, 332, 371, 390, 398, 405, 408
 klonal 266
 Selbstinkompatibilität 37
 Selbststerilität 38
 selective logging 408, 409
 Selektion 20, 203
 Fertilität 28, 226, 233
 gegen Homozygote 20
 gerichtet 20, 185
 Viabilität 28, 104, 185, 235, 260, 312, 332, 346
 Sequoia sempervirens 244
 sexuelle
 Asymmetrie 33, 110, 270
 Symmetrie 28
 S-Genlocus 34, 364
 short-term rule 224
 SLOSS 197, 245
 Sorbus
aria 369
domestica 89
 sp. 252, 350
torminalis 32, 34, 37, 197, 251, 271, 318, 335, 367
 Spaltungsgesetz 49
 Speierling s. *Sorbus domestica* 89
 Stammzertifikat 422, 455
 Sterculiaceen 410
 Stichprobe 75
 repräsentativ 60, 73, 323
 Stichprobennahme 222, 283
 Bäume 60, 94, 100, 200
 Populationen 97
 Samen 62, 72, 94, 200, 331
 Stichprobenumfang 53, 73
 Stieleiche s. *Quercus robur* 216
 Struktur
 allelisch 28
 genetisch 19, 26
 genotypisch 28
 Hardy-Weinberg 29, 33, 55, 59, 76
 phänotypisch 99, 189, 445
 räumlich-genetisch 32, 43, 60, 63, 71, 72, 183, 203, 313, 314, 329, 330, 332, 339, 364, 401
 räumlich-phänotypisch 99
 Swietenia
humilis 408
macrophylla 126
 sympatrisch 137
 Symphonia globulifera 408
- T**
- Taxus
baccata 40, 180, 184, 195, 197, 230, 231, 240, 246, 257, 325, 360, 373, 469
 Tilia
cordata 40, 136, 232
platyphyllos 136
 sp. 137
 Toleranz
 Immissionen 435
 Stress 263
 Trockenheit 105, 119, 189, 214
 Winterfrost 20, 107, 119
 Treibhauseffekt 142, 147
 Triplochiton scleroxylon 409
 Tropenwald 124, 126, 149, 153, 154, 160, 166, 167, 315, 407, 408, 409

U

- Überdominanz 110, 275
- Übereinkommen s. Convention 151
- Übernutzung 122, 244
- Ulmus
 - laevis* 136, 318
 - minor* 136, 318
 - sp. 33, 37, 137, 384
- Umweltänderung 144
- Umweltheterogenität 108
- Umweltsituation
 - von Bäumen und Kulturpflanzen 108
- Umweltverschmutzung 122
- Ursprung 20, 96, 130, 184, 279, 280, 423

V

- Variabilität 47, 187, 415
- Variation 47
 - Aufteilung 82
 - genetisch 18, 19, 24, 109
- Variationsmuster
 - der Umwelt 96, 105
 - genetisch 97, 106, 183, 214, 215
 - geographisch 96, 107, 214, 284
 - klinal 97, 107
 - ökologisch 214
 - ökotypisch 97, 285
 - phänotypisch 215
- Vavilov, N.I. 157
- Verbreitung
 - effektiven Pollens 32, 38, 64, 122, 193, 203, 231, 324, 328, 370, 405
 - von Samen 32, 42, 193, 203, 231, 233, 368
- Vererbungsanalyse 48
- Verfrachtung 129, 279, 282, 310, 319
- Verifikator
 - des Zustands von Populationen 122, 181, 182, 237
- Verjüngungszeitraum 316, 351
- Vermehrung
 - generativ 256
 - vegetativ 186, 249, 250, 298, 382, 409
- Verschiebungsregeln 284, 442
- Verschleppung 122, 127
- Versuchsserie 169, 283, 285, 289, 297, 358, 445
- Verwendungsempfehlung 319, 438, 449, 453

- Viabilität 104, 146
 - Population 38, 163
 - Schätzung der 114
- Vielfalt 415
 - allelische 53
 - Arten- 149
 - erwartete 54
 - gametische 53
 - genetische 53
 - genische 53, 346
 - genotypische 53, 110
- Vogelkirsche s. *Prunus avium* 32
- Vollgeschwister 40, 184, 253, 287, 330, 384

W

- Wahlund-Effekt 85, 110
- Wald 124
- Waldbau 235
- Waldrückgang 124
- Wanderung
 - von Populationen 145
- Washingtonia filifera 197
- Wasserverbrauch 118
- Weißtanne s. *Abies alba* 183
- Wiedereinführung 417
- Wildapfel s. *Malus sylvestris* 136
- Wildbirne s. *Pyrus communis* 139
- Wildling 246, 351, 382, 384
- Windrichtung 42
- Winterlinde s. *Tilia cordata* 232
- Wuchsbezirk 428
- Wuchsform 190, 285
- Wuchsgebiet 428
- Wurzelbrut 31

Z

- Zelkova
 - abelicea* 186, 521
 - sicula* 186
- Zerstückelung 122, 132, 408, 468
- Zertifizierung, genetische 154, 425, 455, 470
- Ziel
 - der Generhaltung 169, 174, 176
 - der Züchtung 274, 290, 355
- Zielart 153, 154, 167
- Zielstärkennutzung 340, 409

Ziergehölze 230
Züchtung 140, 175, 274
Züchtungsfortschritt 276, 289, 297, 446
Zuchtwert 287
Zulassung 257, 424, 445

Zuordnung
von Individuen zu reinen Arten 138
von Populationen zu Rassen 92, 170, 458
von Samen zu Sameneltern 72, 458
Zwieselwuchs 190, 446

Verzeichnis der Beispiele

- 2- 1 Berechnung der allelischen Diversität von Populationen
- 2- 2 Genetische Inventuren in einer Buchenpopulation
- 2- 3 Berechnung der relativen Differenzierung von Populationen
- 2- 4 Populationen des Speierlings in Ungarn
- 2- 5 Populationen und Rassen der Douglasie
- 2- 6 Genetische Differenzierung von Buchenpopulationen und ihren Samen
- 2- 7 Klinale Variation an einem Enzymgenlocus der Weißtanne
- 2- 8 Genetische Differenzierung toleranter und sensibler Bäume in immissionsgeschädigten Buchenpopulationen
- 2- 9 Trockenheitstoleranz von Provenienzen einer Tannenart
- 2-10 Trockenheitstoleranz von Populationen einer Araukarienart
- 2-11 Bestandesstruktur und Heterozygotiegrad bei einer Kiefernart
- 2-12 Bedeutung des Heterozygotiegrads für Samenkeimung und Überleben von Sämlingen der Buche

- 3- 1 Verteilung von Pappelpflanzgut auf Klone
- 3- 2 Introgression zwischen europäischer und nordamerikanischer Schwarzpappel

-
- 5- 1 Millennium-Samenbank für die Flora der Welt
 - 5- 2 Westdeutsche Bestände der Douglasie
 - 5- 3 Spätreibende Fichten
 - 5- 4 Internationale Genbank für samenvermehrte Nutzpflanzen
 - 5- 5 Genbank für knollenvermehrte Nutzpflanzen

 - 6- 1 Befunde zur genetischen Kontrolliertheit des Zwieselwuchses der Buche
 - 6- 2 Populationsumfang und genetische Diversität bei einer Koniferenart
 - 6- 3 Auswahl von Genressourcen der Buche in Rheinland-Pfalz
 - 6- 4 Provenienzversuch mit einer Eukalyptenart
 - 6- 5 Deutsche und niederländische Provenienzen der Stieleiche

 - 7- 1 Berechnung der reproduktionseffektiven Größe einer Population
 - 7- 2 Behandlung von Genressourcen der Buche in Rheinland-Pfalz

 - 8- 1 Klonsortimente von Redwood
 - 8- 2 Künstliche Erhaltungsbestände in Schweden
 - 8- 3 Erhaltung des Riegelahorns

 - 9- 1 Keimung von Eibensamen
 - 9- 2 Genetische Prozesse bei Lagerung und Keimung der Samen verschiedener Baumarten
 - 9- 3 Selektion während der Lagerung und Keimung von Bucheckern
 - 9- 4 Selektion während der Lagerung und Keimung von Erlensamen
 - 9- 5 Reproduktionssystem in Klonsamenplantagen der Kiefer

 - 10- 1 Feldversuchsserie mit Buchenprovenienzen
 - 10- 2 Kombinierte Auslese bei Aspenfamilien
 - 10- 3 Saatgut aus einem Bestand und einer Sämlingssamenplantage einer Kiefernart
 - 10- 4 Raschwüchsige Klone der Vogelkirsche
 - 10- 5 Raschwüchsige Fichtenklone
 - 10- 6 Saatgut aus Beständen und Klonsamenplantagen von Koniferen

 - 11- 1 Naturverjüngung von Weißtanne
 - 11- 2 Natur- und Kunstbestände der mittelmeerischen Zypresse
 - 11- 3 Genetische Differenzierung der Samen einzelner Fichten
 - 11- 4 Samen einer Lindenpopulation
 - 11- 5 Ergebnisse der Ernte von Buchensaatgut
 - 11- 6 Nachkommenschaft eines Fichtenbestands
 - 11- 7 Ergebnis der Ernte von Weißtannensamen
 - 11- 8 Samen eines Elsbeerenbestands
 - 11- 9 Pflanzensortierung bei Fichte und Weißtanne

-
- 11-10 Zielstärkennutzung von Buche
 - 11-11 Genetische Variation der Weißtanne in Altersklassenwald und Plenterwald

 - 12- 1 Artreine Europäische Schwarzpappel
 - 12- 2 Stieleiche slawonischen Ursprungs
 - 12- 3 Einheimische Douglasienbestände
 - 12- 4 Altbestände der Fichte im Sauerland
 - 12- 5 Wiederausbreitung der Vogelkirsche
 - 12- 6 Wiederansiedlung des Europäischen Wildapfels
 - 12- 7 Wiederansiedlung der Europäischen Wildbirne
 - 12- 8 Wiederausbreitung der Elsbeere
 - 12- 9 Wiederausbreitung der Eibe
 - 12-10 Sandbirke mit besonderer Holztextur
 - 12-11 Geradschäftige Robinie
 - 12-12 Weißtanne in Mittel- und Ostdeutschland
 - 12-13 Landschaftsgehölze: Roter Hartriegel
 - 12-14 Landschaftsgehölze: Schlehe
 - 12-15 Landschaftsgehölze: Hasel
 - 12-16 Samen zweier Alleen von Feldahorn

 - 13- 1 Generhaltung bei *Hagenia abyssinica*

 - 14- 1 Regionale genetische Strukturen der Buche

Der Einfluss des Menschen auf Waldbaumpopulationen weltweit, insbesondere in Mitteleuropa, hat sich bereits heute auf deren genetische Variation ausgewirkt. Genetische Information geht verloren, weil immer mehr Bäume von immer weniger Eltern abstammen. Einige Baumarten sind selten geworden oder in reproduktiv isolierte Populationen zerstückelt.

Populationen anderer Arten wurden mit Vermehrungsgut gepflanzt, welches über ökologische Gradienten hinweg verschoben oder durch Introgression aus benachbarten Populationen ursprünglich allopatrischer Arten verändert wurde. Das Ausmaß genetischer Variation in Populationen und deren Differenzierung wird durch Parameter charakterisiert, die für die Planung von Maßnahmen der Erhaltung angemessen großer Genressourcen *in situ* oder *ex situ* unentbehrlich sind. Genetische Auswirkungen weithin angewandter forstlicher Maßnahmen einschließlich der Züchtung auf erwünschte Merkmale werden analysiert. Zum Schluss werden genetische Implikationen von Gesetzen betrachtet. In der Öffentlichkeit erfährt die Erhaltung genetischer Ressourcen derzeit leider noch wenig Aufmerksamkeit, obgleich sie das Fundament nachhaltigen Artenschutzes liefert.