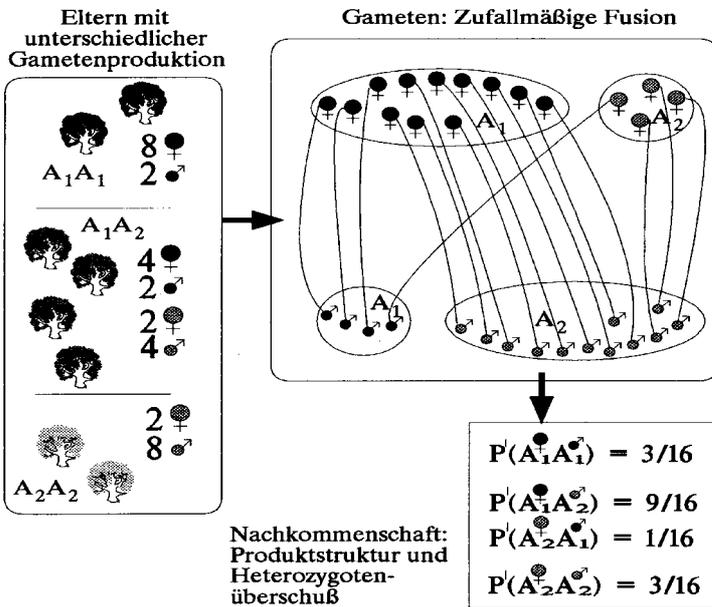
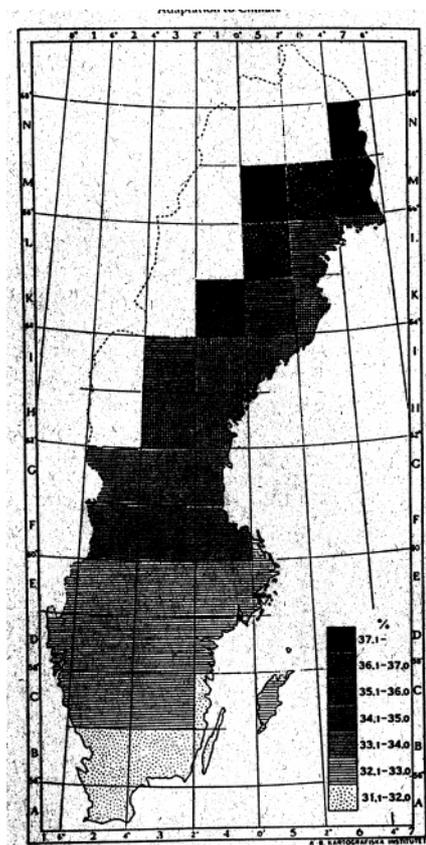
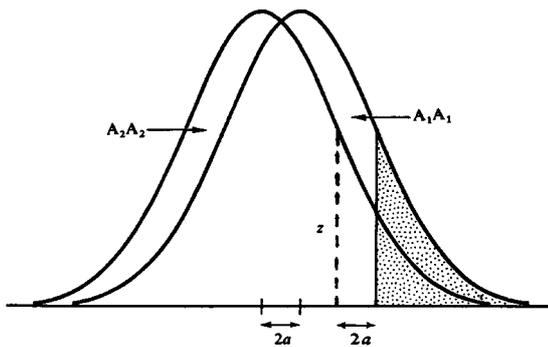


Teil A



Einleitung - Übersicht



Das genetische System

Das Ökosystem Wald besteht aus Stoff- und Energieflüssen. Weniger bekannt ist, dass auch **Flüsse genetischer Information in Raum und Zeit** eine wichtige Rolle in diesem Ökosystem spielen. Beispielsweise werden Gene via Pollen oder Samen transportiert, es wird neue genetische Information erzeugt, modifiziert und von Generation zu Generation weitergegeben. Auf diese Weise können sich die Elemente des Ökosystems wie beispielsweise die Bäume entwickeln oder verändern und sich dadurch an ihre Umwelt laufend anpassen. Diesen Teil des Ökosystems bezeichnet man als **das genetische System**. Es umfasst alle Mechanismen der:

- Erzeugung (Mutation)
- Bewahrung (das Überleben bestimmter Genotypen bis zur Reproduktion)
- Modifikation, und (Rekombination der Gene bei der Reproduktion)
- Weitergabe (Fortpflanzung)

genetischer Information oder Variation. Das genetische System ist grundlegend für das Überleben von Arten und mithin des gesamten Ökosystems, denn es bietet die Voraussetzung für **Veränderung, Anpassung und damit Evolution** der Arten. Es ist Grundlage aller Stoff- und Energieflüsse. Das genetische System entwickelt sich nicht isoliert sondern in Koevolution mit anderen Arten, beispielsweise mit Parasiten oder Symbionten.

Notwendigkeit der Anpassung - genetische Basis der Anpassungsfähigkeit

Populationen von Arten sind ständig und vielfach unvorhersehbaren Änderungen der Umweltbedingungen ausgesetzt, an die sie sich anpassen müssen, wenn sie überleben wollen. **Die Notwendigkeit zur Anpassung hat zwei hauptsächliche Ursachen:** Eine zeitlich und eine räumlich bedingte Ursache:

Die **zeitlich bedingte Ursache** ergibt sich aus Umweltschwankungen im Laufe der Zeit. Um zu überleben muss ein Individuum Umweltschwankungen, die im Laufe seiner Lebensdauer auftreten, aushalten können. Dies geschieht durch regulatorische Anpassung physiologischer Prozesse. Um zu überleben und sich weiter zu entwickeln muss eine Population sich zudem über Generationen an langfristige Umweltveränderungen anpassen können. Dies geschieht durch Veränderungen der genetischen Struktur über die verschiedenen Generationen (Evolution).

Die **räumlich bedingte Ursache** ergibt sich aus der Variation der Umweltbedingungen im Raum. In einem bestimmten Gebiet kommen unterschiedlichste Umweltbedingungen vor, die vornehmlich zu zwei verschiedenen Reaktionen der Arten führen:

- zu interspezifischer Variation d.h. dass in verschiedenen Umweltbedingungen verschiedene Arten zu finden sind, da sie sich in ihren Ansprüchen an die Umwelt unterscheiden
- zu intraspezifischer Variation d.h. in verschiedenen Umwelten kommen verschiedene Populationen derselben Art vor, die über verschiedene genetische Strukturen verfügen, so dass sie an die unterschiedlichen Bedingungen angepasst sind

Arten der Anpassung

Wie erwähnt, gibt es zwei Formen der Anpassung: **Regulatorische und genetische Anpassung:**

- Individuen können sich an Umweltschwankungen durch regulatorische Steuerung ihrer physiologischen Prozesse im Rahmen ihrer Reaktionsnorm anpassen. Übersteigt die

Umweltschwankung diese Reaktionsnorm, so überlebt das Individuum nicht. Beispielsweise können Pflanzen in einem bestimmten Temperaturbereich leben, indem sie ihre Lebensprozesse entsprechend regulieren. Oberhalb und unterhalb gewisser Grenzwerte ist ein Überleben nicht mehr möglich. Regulatorische Anpassung ist ein Weg, kurzfristige Umweltveränderungen zu überstehen. Einzelne Individuen sind allerdings nur in begrenztem Umfang dazu befähigt, durch Änderung ihrer Erscheinungsform (ihres Phänotyps) auch unter veränderten Umweltbedingungen zu überleben und zu reproduzieren. Deshalb braucht es die zweite Form der Anpassung, die genetische Anpassung.

- Anpassung an räumlich verschiedene Umwelten oder an langfristige Umweltveränderungen ist nur durch genetische Anpassung möglich d.h. durch eine Veränderung der genetischen Zusammensetzung. Dieser Anpassungsprozess basiert auf genetischen Unterschieden zwischen den Individuen einer Population. Für eine bestimmte Umweltsituation ungeeignete Individuen (mit einer bestimmten Kombination von Genen = Genotypen) scheiden aus und geeignete Individuen überleben und geben ihre Gene an die nächste Generation weiter. Man nennt diesen Prozess Selektion. Durch die natürliche Selektion ändert sich die genetische Struktur der Population und es kommt zu einer Anpassung an die entsprechende Umwelt. Eine Anpassung durch Veränderung der genetischen Zusammensetzung ist um so eher möglich, je grösser die Anzahl an unterschiedlichen Genotypen ist, weil dadurch die Wahrscheinlichkeit steigt, dass in der Population auch Genotypen vorhanden sind, die für eine neue Umweltsituation geeignet sind. Die Anpassungsfähigkeit ist daher eine Funktion der genetischen Vielfalt einer Population.

Die Population als Basis der genetischen Anpassung

Nehmen wir einmal an, dass ein einziger Genotyp d.h. ein Individuum mit einer bestimmten Ausstattung von Erbanlagen (Genen) ausreichen würde, um die Anpassung an all die verschiedenen Umweltbedingungen zu gewährleisten. Ein solcher Genotyp müsste dann all jene Gene enthalten, die notwendig sind, um auf die vielfältigen Umweltaforderungen reagieren zu können. In jedem Individuum müsste also eine immens grosse genetische Vielfalt (Anzahl verschiedener Gene) vorhanden sein. Aus energetischen Gründen ist dies weder möglich noch sinnvoll. Die Energie, die für die Regulation all dieser Gene und für die Aufrechterhaltung der durch diese Gene gesteuerten Funktionen und Prozesse gebraucht würde, könnte durch die Umweltbedingungen kaum jemals zur Verfügung gestellt werden. Daraus ergibt sich, dass die Anpassungsfähigkeit eines Individuums an unterschiedliche Umweltbedingungen dadurch begrenzt ist, dass seine genetische Vielfalt (Anzahl Gene) nicht beliebig gross sein kann. Eine Spezialisierung der Anpassungsfähigkeit mit einer beschränkten individuellen genetischen Vielfalt ist also notwendig. Anders ausgedrückt ist es also aus energetischen Gründen sinnvoller, die genetische Vielfalt auf möglichst viele unterschiedliche, spezialisierte Individuen zu verteilen als die individuelle Vielfalt zu maximieren. Durch diese Verteilung auf viele unterschiedliche Genotypen (mit verschiedensten Kombinationen an Genen) entsteht ein weiterer enormer Vorteil: Bei der Paarung und sexuellen Reproduktion kann die genetische Information beliebig neu kombiniert werden. Es können so immer wieder neue Kombinationen (Genotypen) erzeugt und erprobt werden.

Durch eine hohe Vielfalt an Genotypen mit unterschiedlichsten Kombinationen der Gene (geschaffen durch die unzähligen Kombinationsmöglichkeiten bei der Reproduktion -> kaum ein Genotyp ist identisch mit einem anderen!) entsteht die Basis für die genetische Anpassungsfähigkeit einer Population an verschiedene Umweltbedingungen. Je höher die genetische Vielfalt, um so anpassungsfähiger und widerstandsfähiger ist eine Population.

Ein Beispiel für die Bedeutung der genetischen Vielfalt für die Anpassungsfähigkeit

Sex hält den Staat gesund

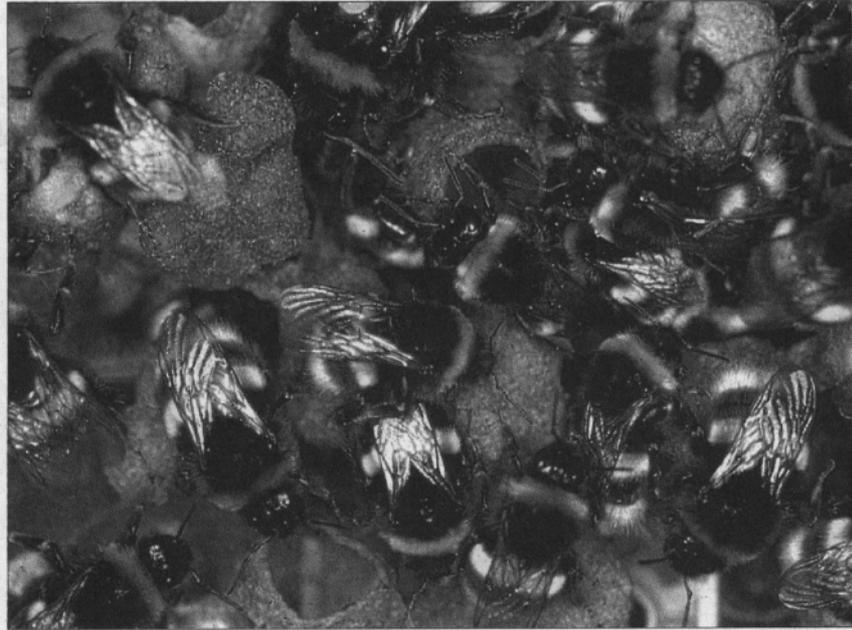
Durch häufigen Partnerwechsel können sich viele Krankheiten schneller ausbreiten. Nicht so bei den Hummeln, wie Zürcher Forscher jetzt herausfanden.

Von **Klaus Koch**

«Hochzeitsflug» ist eigentlich keine passende Bezeichnung für die Lebensphase, die eine Bienenkönigin vor der Gründung eines eigenen Staates durchsteht. Mit mehr als 20 Männchen paart sich die Durchschnittsprinzessin: Diese weniger bekannte Variante des sprichwörtlichen Bienenfleisses kostet die Tiere nicht nur Zeit und Energie, sondern viele auch das Leben, weil sie auf der Suche nach weiteren Begattungspartnern gefressen werden. Warum die Tiere dieses Risiko eingehen, obwohl der Samen eines einzigen Männchens völlig zur Gründung eines Staates ausreichen würde, war für Evolutionsbiologen bisher ein Rätsel.

Weniger Krankheiten

Jetzt beschreiben die Zoologen Boris Baer und Paul Schmid-Hempel von der ETH Zürich in der neuesten Ausgabe des Wissenschaftsmagazins «Nature», warum sich für soziale Insektenarten wie Bienen oder Hummeln der Partnerwechsel lohnt (Bd. 397, S. 151, 1999). Wenn die Königin bei der Befruchtung ihrer Eier auf Samen



Vielmännerei zahlt sich bei sozialen Insektenarten aus.

von verschiedenen Männchen zurückreifen kann, sind die aus den Eiern heranwachsenden Arbeiterinnen nur Halbschwester. Dieser grössere genetische Unterschied erschwert Parasiten und Krankheiten die Ausbreitung.

Polygame Hummeln

Den Effekt haben die Forscher an Hummelkolonien untersucht, deren Königinnen sie im Labor künstlich befruchtet hatten. Zwölf

Hummelweibchen erhielten den Samen (etwa) eines Männchens, sieben weitere ein Samengemisch von vier Männchen. Die Samenvielfalt liess sich am Gesundheitszustand der Staaten ablesen, die die Weibchen anschliessend gründeten: In den genetisch gemischten Völkern war die Belastung durch Parasiten und Krankheiten um 30 bis 50 Prozent verringert. Eine Folge der besseren «Volksgesundheit» war, dass die genetisch vielfältigeren Staaten

mehr junge Königinnen und Männchen aufziehen konnten – im Durchschnitt 258 statt 219. Dieser Gewinn an fortpflanzungsfähigen Nachkommen kompensiert die Verluste, die der riskantere Hochzeitsflug mit sich bringt.

Quelle: Tages-Anzeiger vom 14.1.1999

Dies ist auch ein schönes Beispiel, welches die Koevolution der Arten (Wirt/Parasit) illustriert!

Angepasstheit, Anpassung und Anpassungsfähigkeit:

In Bezug auf Anpassung müssen drei Begriffe klar unterschieden werden:

Unter **Angepasstheit** versteht man das Vorhandensein von Merkmalsausprägungen, die das Überleben und Reproduzieren unter gegebenen Umweltbedingungen ermöglichen. Die Merkmalsausprägungen ihrerseits sind das Ergebnis von Genen im Zusammenwirken mit der Umwelt. Angepasstheit ist folglich ein Zustand. Genetische Angepasstheit bedeutet also den Besitz von vererbbaaren Merkmalen, die Überlebens- und Reproduktionsfähigkeit verleihen.

Unter **Anpassung** versteht man den Vorgang, welcher bestimmte Merkmalsausprägungen und Gene hervorbringt. Dieser Vorgang ist mit einer Veränderung der genetischen Struktur einer Population verbunden und ist eine Folge der natürlichen Selektion. Die verschiedenen Genotypen einer Population unterscheiden sich im Bezug auf die Merkmalsausprägungen. Entsprechend unterscheiden sie sich auch in Bezug auf ihre Fähigkeit zu überleben und zu

reproduzieren. Gewisse Genotypen überleben besser als andere und geben ihre Gene folglich vermehrt an die folgende Generation weiter, so dass sich die genetische Zusammensetzung allmählich verändert. Gene, welche die Überlebenschance ihres Trägers erhöhen (man nenn sie auch Gene mit einer höheren Fitness) nehmen in ihrer Häufigkeit zu, während Gene mit geringer Fitness in ihrer Häufigkeit zurückgehen.

Unter **Anpassungsfähigkeit** versteht man das Potential eines Genotyps bzw. einer Population, sich an Umweltveränderungen anpassen zu können. Der Besitz von Genen legt dabei die Bedingungen fest, an welche Anpassung möglich ist. Beim einzelnen Genotyp legen die Gene die Reaktionsnorm fest, innerhalb welcher er sich durch regulatorische Prozesse an Umweltschwankungen anzupassen vermag. Bei Populationen ist es die genetische Vielfalt, welche die Anpassungsfähigkeit über die Generationen festlegt und Evolution ermöglicht. Die Vielfalt an Genen innerhalb einer Population bestimmt die Anzahl verschiedener Genotypen, die bei der Reproduktion gebildet werden können und die der natürlichen Selektion zur Verfügung stehen.

Beispiel: Korrelation zwischen genetischer Variation und Evolutionsrate in experimentellen Populationen von *Drosophila*

Table 22.1

Correlation between the amount of genetic variation and the rate of evolution in experimental populations of *Drosophila serrata* from Popondetta, New Guinea, and Sydney, Australia. The rate of evolution was measured by the rate at which the number of flies increased in the populations over about 25 generations. Figure 22.2 shows the data for the experiment at 25°C.

Population	Mean Number of Flies in Population	Mean Increase in Number of Flies per Generation
Experiment at 25°C		
Single strain (Popondetta)	1862 ± 79	31.5 ± 13.8
Mixed strain (Popondetta × Sydney)	2750 ± 112	58.5 ± 17.4
Experiment at 19°C		
Single strain (Popondetta)	1724 ± 58	25.2 ± 9.9
Mixed strain (Popondetta × Sydney)	2677 ± 102	61.2 ± 13.8

*Evolution von zwei verschiedenen Laborpopulationen von *Drosophila* über 25 Generationen in zwei verschiedenen Umwelten. Die „single strain“ Population hatte zu Beginn weniger genetische Variation als die „mixed strain“-Population. Beide Populationen nahmen in der Populationsgrösse zu, die Zunahme war jedoch deutlich grösser bei der vielfältigeren Population. Die Wachstumsrate ist Ausdruck für die Anpassungsfähigkeit der Population an die experimentelle Laborumwelt!*

Aus AYALA und KIGER 1984

Fazit:

Überleben und Reproduzieren d.h. die Sicherung des Fortbestand der Art, hängen also von Genen ab. Das genetische System ist daher die Grundlage jeglichen Lebens. Insbesondere die Anpassungsfähigkeit und die Möglichkeit zur Evolution sind grundlegende Eigenschaften für die Entwicklung von Arten und Populationen. Entsprechend bildet das genetische System einen fundamentalen Bestandteil jedes Ökosystems. Dies gilt in ganz besonderem Mass für das Ökosystem Wald, weil es sich dabei um ein sehr artenreiches und komplexes Ökosys-

tem handelt. Bäume, die wichtigsten Elemente dieses Ökosystems, sind ausgesprochen langlebige Organismen, die in ihrem Leben vielfältigsten Umweltbedingungen ausgesetzt sind, an die sie sich anpassen müssen, um zu überleben.

Ursachen der Anpassung:

Die Ursachen für den genetischen Anpassungsprozess sind Umweltfaktoren und deren räumliche und zeitliche Variation. Diese Variation führt zu verschiedenen genetischen Strukturen an verschiedenen Orten oder zu verschiedenen Zeiten.

Räumliche Variation der Umweltfaktoren über die geographische Breite oder die Meereshöhe führt beispielsweise zu:

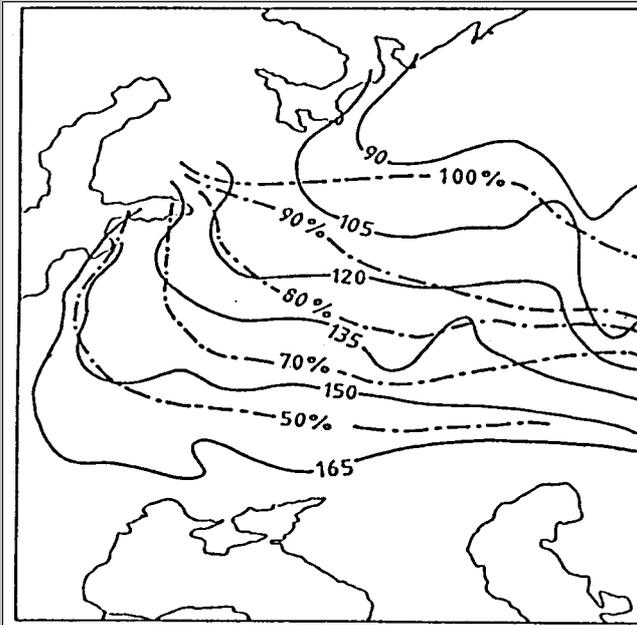
- unterschiedlicher Dauer der Vegetationsperiode, der Tageslänge, Maximal und Minimaltemperaturen und der Temperatursummen
- unterschiedlichen Rhythmen im Temperatur-, Feuchtigkeits- und Strahlungsregime

Unzählige Untersuchungsergebnisse belegen eine strenge Abhängigkeit des Wachstums, der physiologischen Prozesse und der Phänologie von diesen Umweltfaktoren. Dass eine erhebliche genetische Fixierung dieser Merkmale als Folge von langandauernden Anpassungsprozessen vorliegt, zeigt sich daran, dass das Verhalten der Nachkommen sehr stark dem der Mutterbäume entspricht und sich selbst in anderen Umwelten nicht ändert. Ein Beispiel soll dies illustrieren: Verschiebt man Nachkommen von Populationen aus höheren Meereshöhen in tiefere Lagen, so zeigt sich diese erbliche Fixierung im langsamen Wachstum. Trotz günstigeren Umweltbedingungen in der Tieflage (längere Vegetationszeit, grössere Temperatursumme) sind die Hochlagen-Nachkommen nicht in der Lage, gleich gut zu wachsen wie Tieflagen-Herkünfte; sie erreichen kaum die Hälfte der Höhe der Tieflagen-Herkünfte. Dies ist eine Folge der starken genetischen Fixierung ihrer Phänologie und ihres Wachstumsrhythmus: Hochlagen-Herkünfte sind an eine kurze Vegetationsdauer und an einen frühen Winterbeginn angepasst. Weil diese Anpassung genetisch fixiert ist, schliessen sie ihr Wachstum auch unter den günstigen Bedingungen der tiefen Lage sehr früh ab und bleiben daher klein.

Räumliche Anpassungsmuster spiegeln folglich die Variation wichtiger Umweltfaktoren wider. Oft beobachtet man daher **klinale Variationsmuster** bei überlebenswichtigen Merkmalen wie etwa Austrieb und Vegetationsabschluss, Trockensubstanzgehalt der Nadeln (Frosthärte) oder Wuchskraft (Vegetationszeitlänge, Wuchsrhythmus). Unter klinaler Variation versteht man eine kontinuierliche Änderung des Merkmals in Abhängigkeit einer Umweltvariablen, also zum Beispiel die Wuchskraft in Abhängigkeit der Meereshöhe oder der geographischen Breite. Als **ökotypisch** bezeichnet man hingegen Variation, die gebietsweise strukturiert ist. Unter Ökotyp versteht man eine Population, die sich genetisch von den Nachbarpopulationen unterscheidet, weil die selektiven Kräfte ihres Habitats eine derart ausgeprägte Wirkung haben, dass sie genetische Veränderungen bewirken.

Nachfolgend sind einige Beispiele für solche genetischen Anpassungsmuster an die Umweltbedingungen dargestellt:

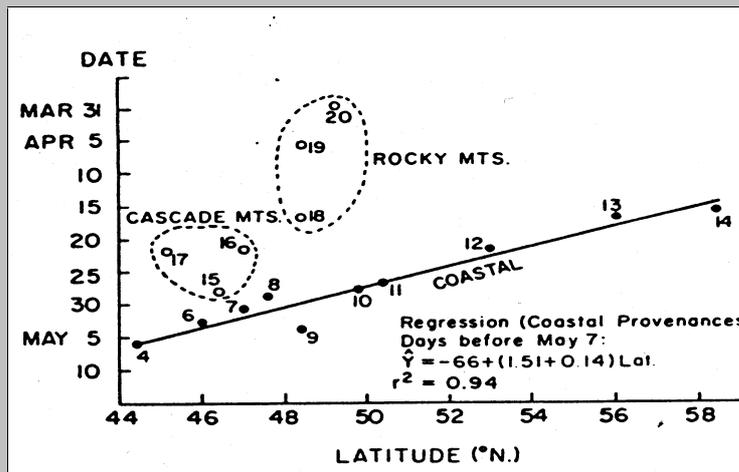
Beispiel 1: Klimale Variation des Vegetationsabschlusses bei Föhre



Die gestrichelten Linien geben den Anteil an Sämlingen wider, die am Versuchsstandort in Ungarn anfangs September bereits Knospen gebildet haben. Der Vegetationsabschluss ist eine Anpassung an die Vegetationsperiode, wie ein Vergleich mit den ausgezogenen Linien zeigt. Diese Linien stellen die Anzahl frostfreier Tage im Jahr dar. Herkünfte aus dem Norden mit lediglich 90 frostfreien Tagen d.h. einer kurzen Vegetationsperiode haben ihr Wachstum anfangs September bereits gänzlich eingestellt während Herkünfte aus dem Süden mit 165 frostfreien Tagen ihr Wachstum erst teilweise eingestellt haben.

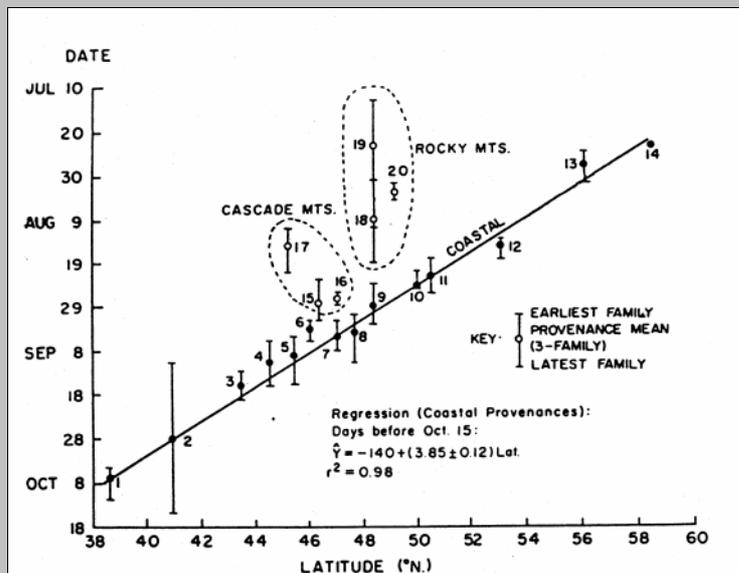
Aus MATYAS 1996

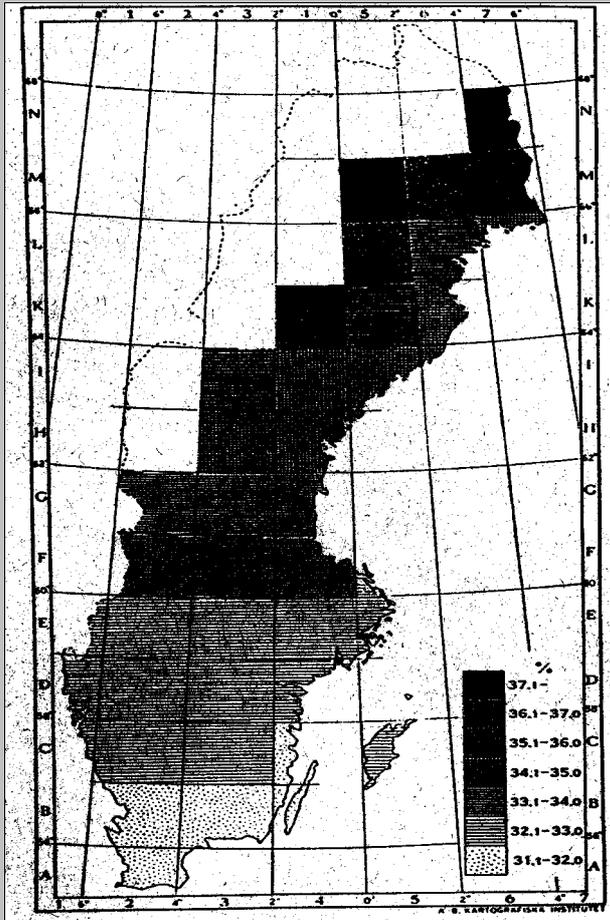
Beispiel 2: Vegetationsbeginn und -abschluss bei Tsuga heterophylla an der Westküste der USA in Abhängigkeit von der geographischen Breite (und Meereshöhe)



Klinale Variation des Austriebs: Nördliche Herkünfte beginnen am Versuchsstandort (ca. 45 °) ihr Wachstum sehr früh, da sie bei einer geringeren Temperatursumme auszutreiben beginnen (Anpassung an eine kurze Vegetationsperiode). Nördliche Herkünfte schliessen am Versuchsstandort (ca. 45 Grad) sehr früh, südliche sehr spät mit ihrem Wachstum ab. In den Rocky-Mountains und den Kaskaden ist derselbe klinale Zusammenhang mit der Meereshöhe zu beobachten.

Aus KUSER und CHING 1980



Beispiel 3: Variation des Trockensubstanzgehaltes der Nadeln bei Föhre in Skandinavien

Die Darstellung zeigt die geographische Variation im Trockensubstanzgehalt (TG) der Nadeln von verschiedenen Föhrenherkünften. Zu beobachten ist eine klinale Variation von Süden nach Norden mit der geographischen Breite des Herkunftsortes. Herkünfte aus dem Süden weisen einen geringeren TG auf als Herkünfte im Norden. Dies erklärt sich damit, dass die Frosthärte der Nadeln mit zunehmendem TG zunimmt. Es handelt sich daher um eine Anpassung an die Kälte bzw. an die Frostereignisse des Herkunftsortes.

Aus STERN und ROCHE 1974

Anpassungsfähigkeit von Baumpopulationen: Besonderheiten – genetische Konsequenzen - Mechanismen

Nachdem wir die Notwendigkeit und die Bedeutung der Anpassungsfähigkeit von Populationen an ihre Umwelt allgemein betrachtet haben, wollen wir nun den Blick speziell auf Baumpopulationen richten.

Besonderheiten von Waldbäumen

Wälder sind äusserst komplexe Ökosysteme mit einer Vielzahl biotischer und abiotischer Einflüsse. Bäume sind äusserst langlebige Organismen; die ältesten Bäume (*Pinus longaeva* in den USA) sind 4' 600 Jahre alt. Diese Langlebigkeit hat zur Folge, dass sie einer enormen zeitlichen Umweltheterogenität ausgesetzt sind. Folglich müssen Bäume über eine grössere Fähigkeit zur Anpassung verfügen als beispielsweise kurzlebige, krautige Pflanzen. Die Ortsgebundenheit der Bäume verunmöglicht zudem, dass sie ungünstigen Umweltbedingungen ausweichen können, was die Anforderungen an die Anpassungsfähigkeit, welche sich aus der Langlebigkeit ergeben, zusätzlich erhöht. Zudem macht die Ortsgebundenheit die Anpassungsfähigkeit von Waldbaumpopulation an räumliche Umweltheterogenität unumgänglich. Dies ist beispielsweise bei Tieren nicht so, weil sie sich durch eine örtliche Veränderung eine ihnen zusagende Umwelt aussuchen können und deshalb weniger Anpassungsfähigkeit benötigen. Ein drittes, für die Anpassung bedeutsames Merkmal von Bäumen ist ihre Iteroparität d.h. dass sie wiederholt fruktifizieren. Hieraus resultiert eine differenzierte

Altersstruktur, welche zur Koexistenz verschiedener, miteinander reproduzierender Anpassungsstadien führt.

Genetische Konsequenzen für die Anpassungsfähigkeit von Baumpopulationen

Aus der Ortsgebundenheit und aus der Tatsache, dass Bäume Träger sehr komplexer Ökosysteme sind und dadurch hoher räumlicher Umweltheterogenität ausgesetzt sind, ergibt sich für Baumpopulationen die Notwendigkeit einer hohen genetischen Vielfalt, denn allein sie ermöglicht eine ausreichende Anpassungsfähigkeit. Eine hohe genetische Vielfalt ist dabei auf zwei Ebenen notwendig. Um auf die zeitliche Umweltheterogenität im Laufe der langen Lebensdauer reagieren zu können, ist zunächst eine hohe individuelle genetische Vielfalt notwendig. Der Besitz verschiedener Genvarianten (Allele) an den einzelnen Genorten, die unterschiedliche Proteine oder Enzyme kodieren, verleiht dem Träger nämlich Vorteile, da die Regulation des Stoffwechsels bei Vorliegen verschiedener Proteine in einem weiteren Bereich möglich ist als wenn nur ein Protein vorhanden ist. Als Beispiel seien hier die Enzyme genannt, deren Varianten (Alloenzyme: Produkte verschiedener Allele eines Genortes) beispielsweise unterschiedliche PH- oder Temperaturoptima aufweisen können. In einem bestimmten PH- oder Temperaturbereich funktioniert das eine Alloenzym optimal, in einem anderen Bereich hingegen das andere. Damit ist bei Vorliegen zweier Varianten¹ eine physiologische Reaktion in einem weiteren Bereich möglich als wenn nur eine Enzymvariante vorliegt. Ein Beispiel soll dies illustrieren:

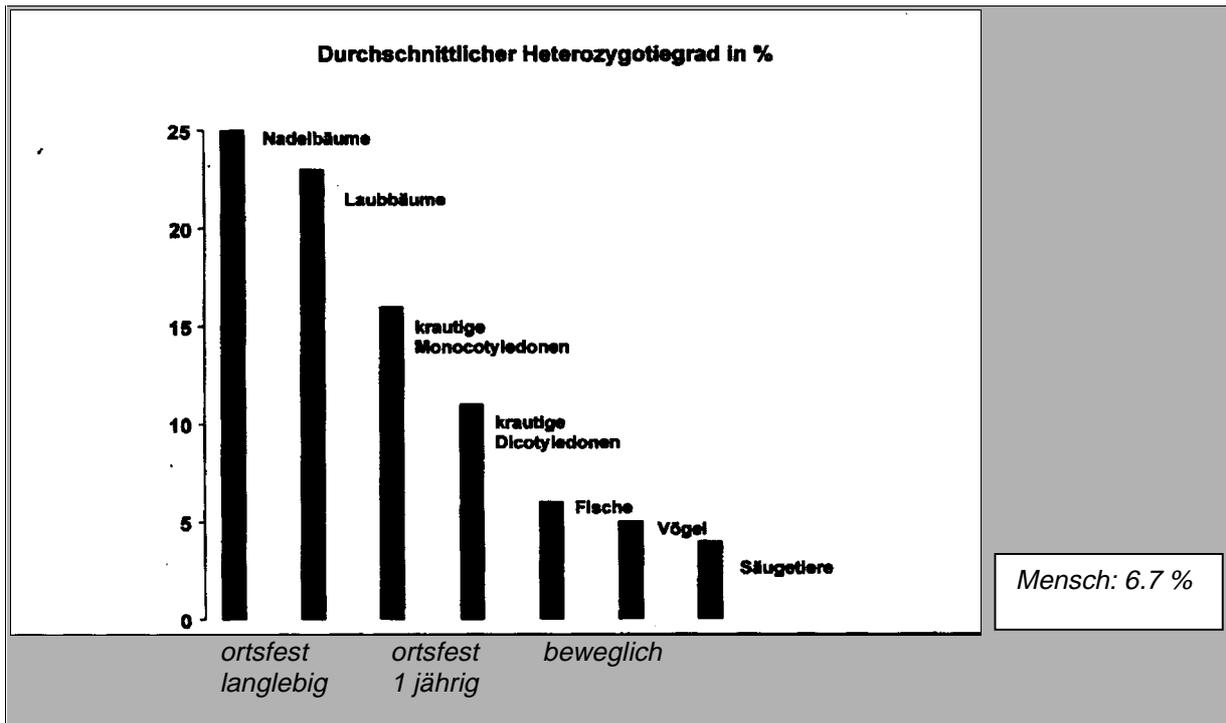
Beispiel: Durchschnittliche Heterozygotie von toleranten und sensiblen Buchen

In sechs Buchenbeständen wurden Individuen, die durch Immission geschädigt waren d.h. starke Kronenverlichtungen aufwiesen (sensibles Kollektiv) und solche, die keine Verlichtungserscheinungen zeigten (tolerantes Kollektiv) mittels Isoenzym-Genmarkern untersucht. Die Berechnung der durchschnittlichen individuellen Heterozygotie ergab deutliche Unterschiede zwischen beiden Kollektiven. Wie die folgende Zusammenstellung zeigt, wiesen die toleranten Individuen eine höhere Heterozygotie auf, was ihnen offensichtlich eine höhere Anpassungsfähigkeit an die Immissionsbelastung verleiht. Aus MÜLLER-STARCK 1993.

Bestand	Heterozygotie tolerantes Kollektiv	Heterozygotie sensibles Kollektiv
Elm	25.4 %	22.6 %
Harz	28.9	22.6
Frankenwald	24.2	19.5
Fichtelgebirge	28.3	20.3
Bayer. Wald	31.4	27.4
Schwarzwald	27.7	22.4
Mittel	27.7 %	22.5 %

Kommen an einem Genort zwei verschiedene Allele vor, so nennt man ihn heterozygot (mischerbig). Eine individuell hohe genetische Vielfalt bedeutet also viele heterozygote Genorte oder anders ausgedrückt eine hohe Heterozygotie des Individuums. Experimentelle Befunde belegen, dass Bäume tatsächlich deutlich höhere Heterozygotiegrade (%-Anteil mischerbige Genorte) aufweisen als andere Lebewesen, was den vorher erwähnten Zusammenhang zwischen Langlebigkeit und Notwendigkeit einer hohen Anpassungsfähigkeit indirekt belegt.

¹ Bäume sind in der Regel diploid d.h. sie haben zwei Chromosomensätze (einen mütterlichen und einen väterlichen) und entsprechend zwei homologe Genorte, an denen deshalb zwei verschiedene Allele vorliegen können, die zwei verschiedene Enzymvarianten produzieren



Ein weiterer Beleg für die Wichtigkeit hoher Heterozygotie bei Bäumen findet sich in der ausgeprägten Inzuchtdepression, die sie zeigen. Durch Inzucht d.h. Selbstbestäubung oder Paarung unter Verwandten wird der Heterozygotiegrad reduziert (*wir werden später sehen warum -> Populationsgenetik*). Diese Reduktion führt zu sehr starken negativen Folgen, die indirekt belegen, dass eine höhere Homozygotie (Gleicherbigkeit) der Anpassungsfähigkeit bei den meisten Baumarten abträglich ist.

Beispiele für die Folgen der Inzucht: Inzuchtdepression (Reduktion der Leistungsfähigkeit):

Als Folge der Selbstbestäubung reduziert sich der Heterozygotiegrad und damit:

- die Zapfen- und Samenbildung bei *Picea pungens* um 20-40 % (CRAM 1984)
- die Höhe im Alter 14 bei *Sequoia sempervirens* um 42 % (LIBBY et al. 1981)
- das Volumen im Alter 60 bei *Picea abies* um 55 % (ERIKSSON et al. 1973)

Allgemein reagieren Nachkommen aus Selbstbefruchtung sensibler auf Umweltveränderungen als fremdbestäubte Nachkommen.

Um auf grosse räumliche Umweltheterogenität oder auf langfristige zeitliche Umweltveränderungen mit Anpassung reagieren zu können, ist zudem eine hohe genetische Vielfalt auf Populationsebene notwendig. Hohe genetische Vielfalt bedeutet in diesem Fall den Besitz vieler Genvarianten (Allele) innerhalb einer Population. Dadurch erhöht sich die Anzahl möglicher Genotypen, die durch Rekombination während der sexuellen Fortpflanzung gebildet werden können und als Folge davon steigt die Anpassungsfähigkeit an räumlich oder zeitlich verschiedene Umweltsituationen. Folgendes Beispiel soll dies illustrieren:

Beispiel: Maximale genotypische Vielfalt in Abhängigkeit der Anzahl Allele in einer Population (Weisstannenbestand Signau, CH)

**Genetische Variation im Samenerntebestand Signau:
Istzustand vs. Risikosituation**

Genlocus	Istzustand			Risikosituation (< 5%)	
	A/L	Genotyp. Vielfalt	Diversität	A/L	Genotyp. Vielfalt
AP-A	4	10	1.581	3	6
AP-C	4	10	1.959	4	10
AP-D	2	3	1.010	1	1
GOT-A	2	3	1.072	1	1
GOT-B	2	3	1.094	1	1
GOT-C	1	1	1.000	1	1
IDH-A	2	3	1.393	2	3
IDH-B	2	3	1.962	2	3
MDH-B	2	3	1.471	2	3
MNR-A	2	3	1.051	1	1
NDH-A	2	3	1.010	1	1
6PGDH-A	2	3	1.471	2	3
6PGDH-B	2	3	1.020	1	1
PGM-A	2	3	1.020	1	1
Mittel	2.21	MPG: 17.7 Mio	1.221	1.64	MPG: 4860
Mittel (CH)	2.11		1.248		

MPG = Maximale potentielle genotypische Vielfalt

Dargestellt ist die Anzahl Allele pro Genort (A/L) an 14 Isoenzym-Genorten (AP-C bis PGM-A) und die genotypische Vielfalt, die mit diesen Allelen bei der Rekombination gebildet werden kann. In der linken Hälfte ist der aktuelle Zustand wiedergegeben. In der rechten Hälfte ist die Situation dargestellt, falls die seltenen Allele (< 5 % Häufigkeit) aus der Population verloren gehen (Risikosituation). Die maximale genotypische Vielfalt (MPG) d.h. die Anzahl an verschiedenen Genotypen, die an den 14 Genorten mit den jeweils vorhandenen Allelen durch Rekombination bei der sexuellen Reproduktion gebildet werden können, hängt sehr stark von der Anzahl Genvarianten in der Population ab. Bei 31 Allelen in der linken Hälfte sind 17.7 Mio. verschiedene Genotypen bildbar, bei 23 Allelen in der rechten Hälfte nur noch 4' 860. Ein Plus von lediglich 8 Allelen erhöht die genotypische Vielfalt also um den Faktor 3' 642!

Aus HUSSENDÖRFER (unveröffentlicht)

Bäume sind aufgrund vieler Untersuchungen auch auf Populationsebene genetisch tatsächlich deutlich vielfältiger als andere Pflanzenarten. Populationen von langlebigen Bäumen haben zum Beispiel einen höheren Anteil heterozygoter Individuen und durchschnittlich mehr Allele pro Genort als kurzlebige Pflanzen.

Mechanismen zur Erhaltung der Anpassungsfähigkeit

Umweltveränderungen sind zumeist unbestimmt, das heisst, sie sind nicht vorhersehbar. Die Population kann daher immer nur darauf reagieren; sie läuft in ihrer Anpassung immer hinter ihrer sich ständig ändernden Umwelt her. Erhaltung der Anpassungsfähigkeit ist damit grundsätzlich ein Problem der Erhaltung genetischer Vielfalt innerhalb der Population. Lediglich bei gleichbleibenden oder sich in festen Zyklen wiederholenden Umweltbedingungen kann eine Population einen Zustand der Angepasstheit erreichen. Daraus ergibt sich auch, dass aus dem gegenwärtigen Zustand der Angepasstheit keine Rückschlüsse auf das Potential zur Erhaltung der Anpassungsfähigkeit möglich sind.

Der Verlust genetischer Variation hat in der Regel eine Reduktion oder gar den Verlust der Anpassungsfähigkeit von Populationen zur Folge. Gründe für den Verlust genetischer Variation sind vor allem:

- Reduktion der Populationsgrösse (zufällige Verluste genetischer Varianten)
- Verminderung des Genflusses (z.B. durch Isolation der Population)
- Existenz unter relativ homogenen Umweltbedingungen. Dies führt zu einer gerichteten natürlichen Selektion und dem Verschwinden gegenwärtig ungeeigneter Genotypen und deren Gene. Anpassung führt also unweigerlich zu einer Reduktion der Anpassungsfähigkeit. Wie kann die Anpassungsfähigkeit trotzdem erhalten werden? Indem die Population auch momentan nicht geeignete Allele in geringer Häufigkeit behält. Obwohl sie gegenwärtig nachteilig sind (eine genetische Last darstellen), können sie in einer anderen Umweltsituation möglicherweise plötzlich vorteilhaft sein. Wir werden bei der Populationsgenetik Beispiele dafür kennenlernen.

Mechanismen, welche der Erhaltung der Anpassungsfähigkeit dienen, sind:

- Genfluss und Migration als Mittel für die Besiedlung neuer Habitate
- Sexualität als Mittel zur Erzeugung hoher genotypischer Vielfalt (Rekombination der Allele)

Die Besiedlung heterogener Habitate erfordert eine grosse Anzahl unterschiedlicher Genotypen, um für jede Umweltbedingung geeignete Genotypen zur Verfügung zu haben. Ist dies der Fall, so entstehen als Folge der Anpassung an die jeweiligen Umweltbedingungen lokal verschiedene genetische Strukturen. Anders ausgedrückt kommt es dadurch zu einer lokalen genetischen Differenzierung der einzelnen Populationen. Hierin nun liegt einer der wichtigsten Mechanismen der Erhaltung genetischer Vielfalt über die Generationen hinweg begründet. Durch Pollenflug findet Paarung zwischen den genetisch differenzierten, unterschiedlichen Individuen statt. Aufgrund der hohen Heterozygotiegrade (viele Genorte mit zwei statt nur einem Allel) entsteht so eine ausgeprägte genetische Variation in der Samenproduktion, weil bei der Bildung von Genotypen sehr viele unterschiedliche Kombinationen möglich sind (*Beispiel Weisstannensamenerntebestand Signau!*). Die Samenverbreitung sorgt zusätzlich für eine Verteilung dieser Variation über das Habitat. Weil die Samenproduktion eines jeden Baumes über die gesamte Lebensspanne zudem sehr gross ist, steht folglich eine sehr grosse genetische Vielfalt zur Verfügung, aus welcher die jeweilige Umwelt die passenden Genotypen für die nächste Generation auswählen kann.

Die Iteroparität und die daraus resultierenden Altersklassenstrukturen sowie individuelle Unterschiede in der Fruktifikation führen neben der lokalen zu einer weiteren genetischen Differenzierung der Population, zur demographisch genetische Differenzierung. Dies ist deshalb so, weil die Anpassungsfähigkeit eines Genotyps an eine bestimmte Umweltbedingung auch davon abhängt, in welchem Lebensstadium diese Umweltbedingung wirksam wird. Als Folge davon sind auch die verschiedenen Altersklassen genetisch verschieden differenziert. Mit anderen Worten kommt es neben einer räumlichen auch zu einer zeitlichen Differenzierung. Paarung zwischen verschiedenen, genetisch differenzierten Altersklassen einer Population erhöht ein weiteres Mal die genetische Vielfalt in der Samenproduktion innerhalb eines Jahres sowie über die Jahre.

Welche Umweltbedingungen und waldbaulichen Massnahmen können für die genetische Vielfalt abträglich sein?

Generell haben alle Einflüsse, welche die räumliche und die demographische genetische Differenzierung oder den Genfluss reduzieren, eine negative Wirkung auf die genetische Vielfalt. Dazu gehören insbesondere:

➤ Immissionsbelastungen

Trotz relativ komplexem Charakter (verschiedene chemische Verbindungen) wirken Immissionsbelastungen im Vergleich etwa zu Temperatur, Niederschlag oder Bodenfaktoren räumlich als homogener Faktor, weil sie in der Regel sehr weiträumig wirken. Immissionsbelastungen wirken damit der genetischen Differenzierung sowohl innerhalb als auch zwischen Populationen entgegen. Gemessen an der Generationendauer von Waldbäumen haben sie sich zudem in sehr kurzer Zeit verstärkt, so dass sie eine starke, schnelle und gerichtete Umweltveränderung darstellen, die eine gerichtete Selektion bewirken. Gerichtete Selektion führt zum Verlust ungeeigneter d.h. sensibler Genotypen und damit zu einer Reduktion der genetischen Vielfalt und einer Verminderung der Anpassungsfähigkeit, wobei nicht absehbar ist, ob eine Anpassung durch die Selektion überhaupt möglich ist

➤ Waldbauliche Massnahmen

Waldbauliche Massnahmen können sich in vielerlei Hinsicht auf die genetische Vielfalt auswirken. Nachfolgend sind einige dieser Auswirkungen aufgeführt:

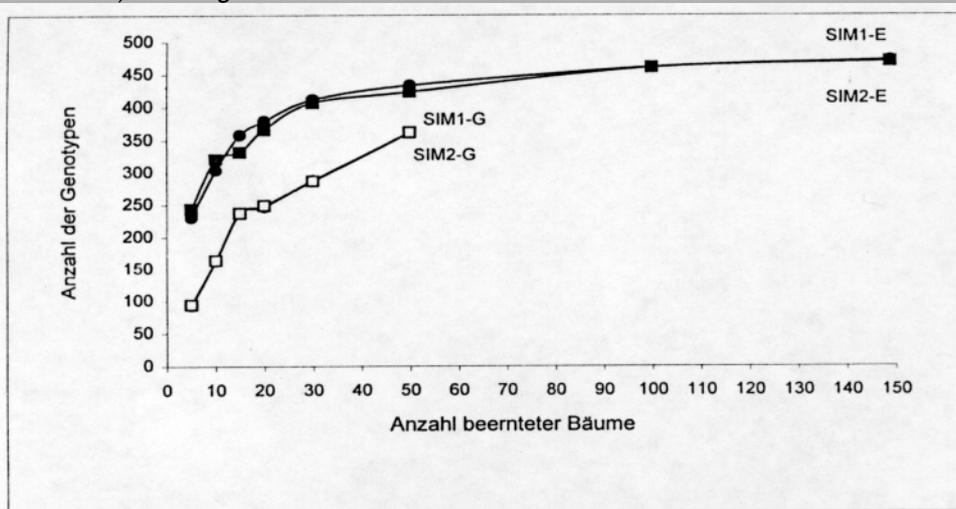
➤ Künstliche Bestandesbegründung: Wird zumeist mit ortsfremdem Saatgut durchgeführt. Dadurch wird der lokale, über Generationen laufende Anpassungsprozess unterbrochen. Oft wird Saatgut von Beständen verwendet, die nicht an den Ort der Verwendung angepasst sind. Saatgut wird zudem nur von einem kleinen Teil der Fläche oder der Bäume geerntet, was eine Einschränkung der Vielfalt mit sich bringt (*siehe Beispiel auf der nächsten Seite*). Die Kriterien für die Auswahl der Samen-erntebestände sind zudem anthropozentrisch d.h. es werden primär wirtschaftlich Kriterien verwendet und nicht Kriterien, die für die Anpassung wichtig sind. Das Saatgut einer einzigen Fruktifikation reicht für die Begründung grosser Flächen; dadurch wird die demographisch genetische Differenzierung eingeschränkt. Verstärkt wird dies dadurch, dass auf grosser Fläche gleichaltrige Populationen begründet werden. Gleichaltrige Reinbestände wachsen unter räumlich vergleichsweise homogenen Bedingungen auf und können sich deshalb lokal vergleichsweise wenig und demographisch genetisch überhaupt nicht differenzieren. Der Anpassung und Differenzierung sind zudem Grenzen gesetzt, weil im Vergleich zu natürlichen Prozessen sehr geringe Pflanzenzahlen verwendet werden (geringe Auslesebasis für die Selektion). Heute wird zunehmend züchterisch verändertes Pflanzenmaterial eingesetzt; dieses Material kann eine erheblich reduzierte genetische Vielfalt aufweisen.

➤ Natürliche Bestandesbegründung: Natürliche Verjüngung lässt eine demographisch genetische Differenzierung zu, vor allem dann, wenn sie kleinflächig erfolgt und über lange Verjüngungszeiträume abläuft. Sie unterbricht die natürlichen Anpassungsprozesse nicht, bezieht in der Regel den Beitrag vieler Bäume in die Nachkommenschaft ein und schafft in den meisten Fällen eine ausreichende Basis für die natürliche Selektion.

➤ Pflege und Durchforstung: Pflegeeingriffe erfolgen anthropozentrisch; als Selektionsmassstab werden nicht anpassungsrelevante Merkmale verwendet, sondern ökonomisch wichtige Eigenschaften wie Wüchsigkeit, Geradschaftigkeit oder Astigkeit. Eine gerichtete Selektion mit möglichem Verlust bestimmter, für die Anpassungsfähigkeit wichtiger Allele ist die Folge solcher Eingriffe.

Beispiel: Samenernte und genetische Vielfalt im Saatgut (und den Folgebeständen)

Bei der Ernte von Saatgut kann nie die gesamte Population beerntet werden. Es ist also immer eine Auswahl an Erntebäumen, von denen das Saatgut gewonnen wird, notwendig. Bei der Saatguternte zieht man also immer eine Stichprobe aus dem Genpool der Ausgangspopulation. Die Art und Weise, wie diese Stichprobe genommen wird, hat aber einen erheblichen Einfluss auf die genetische Vielfalt im gewonnenen Saatgut und damit im Folgebestand. Zwei Dinge sind von zentraler Bedeutung: Die Anzahl der beernteten Mutterbäume und ihre räumliche Verteilung. Es ist einleuchtend, dass die in der Stichprobe enthaltene Anzahl an Genvarianten (sog. Allele) oder Genotypen der Grundgesamtheit mit zunehmender Stichprobengrösse zunimmt. Anders ausgedrückt, je mehr Bäume beerntet werden, umso mehr Genvarianten und verschiedene Genotypen sind im Saatgut ebenfalls enthalten. Insbesondere für selten vorkommende Genvarianten (die nur in wenigen Mutterbäumen vorkommen) ist eine genügend grosse Stichprobe notwendig, damit sie vertreten sind. Die Vielfalt im geernteten Saatgut hängt aber auch vom Pollenfluss ab, da auch jene Bäume, die nicht beerntet worden sind, durch ihren Pollenbeitrag Allele an das Saatgut beisteuern können. Dieser Pollenfluss ist - wie wir später sehen werden - von vielen Faktoren abhängig. Welche Auswirkungen das Vorgehen bei der Saatguternte auf die genetische Vielfalt im Saatgut hat, lässt sich mit Simulationsmodellen abschätzen. Mit solchen Modellen können die Faktoren des Pollenflusses und die genetischen Strukturen von vorhandenen Beständen realistisch abgebildet werden. Nachfolgend ist ein Beispiel von verschiedenen Saatgut-Erntekonzepten in einem Lärchenbestand wiedergegeben. Die Genotypen sämtlicher 150 Bäume dieses Erntebestandes wurden an Isoenzym-Genorten (s. später) charakterisiert d.h. die Anzahl Allele und Genotypen resp. deren Häufigkeit wurde erfasst; anschliessend wurden mit Simulationsmodellen verschiedene Stichprobenverfahren bei der Saatguternte simuliert. In Modell SIM1-E wurde angenommen, dass jeder Baum die gleiche Anzahl männliche und weibliche Gameten bildet, in Modell SIM2-E, dass 10 mal mehr Pollen als Eizellen gebildet werden. In beiden Modellen wurden die Erntebäume zufällig über den gesamten Bestand verteilt ausgewählt (E steht für Einzelbäume). In den Modellen SIM1-G und SIM2-G wurde hingegen angenommen, dass Baumgruppen unterschiedlicher Grösse beerntet werden (G steht für Gruppen; dies geschieht in der Praxis oft, weil es einfacher, billiger und schneller ist!). Die Ergebnisse:



Es zeigt sich, dass die genotypische Vielfalt im beernteten Saatgut bei weniger als 20 Erntebäumen deutlich abnimmt. Es sollten daher, wie in vielen Ländern heute gesetzlich vorgeschrieben, ein Minimum an verschiedene Mutterbäume beerntet werden; dieses Minimum beträgt etwa 20 Bäume. 30 Erntebäume pro Bestand erbringen gute genetische Ergebnisse und dürften in der Praxis bei bestandesbildenden Baumarten noch zu realisieren sein. Ab 40 Bäumen muss der zusätzlich Gewinn an Vielfalt mit einem relativ hohen Aufwand erkaufte werden, der kaum mehr vertretbar ist. Es zeigt sich ferner, dass die Mutterbäume möglichst über den gesamten Bestand verteilt ausgewählt werden sollten. Erntet man Baumgruppen innerhalb des Bestandes, so reduziert sich die genotypische Vielfalt (SIM-G Kurven) deutlich. Dies hängt damit zusammen, dass beisammenstehende Bäume oft eine Verwandtschaft aufweisen (ursprünglich vom gleichen Mutterbaum abstammen) und daher ähnliche Genvarianten in sich tragen.

Aus GEBUREK und MENGEL 1999

Nachhaltigkeit: Auch in Bezug auf das genetische System

Ein wichtiges Ziel der Schweizer Forstwirtschaft ist die Nachhaltigkeit. Damit ist die dauernde Erfüllung sämtlicher Waldleistungen, –funktionen und die Gewährleistung sämtlicher Prozesse und Elemente des Ökosystems gemeint. Die Waldbehandlung soll so erfolgen, dass die Fruchtbarkeit des Bodens, die Stabilität des Ökosystems, der Ertrag (die Menge nutzbares Holz), der Gesundheitszustand und die Funktionserfüllung über die Zeit konstant bleiben und für die folgenden Generationen in gleicher Weise zur Verfügung stehen wie heute. Oftmals wird vergessen, dass die genetische Nachhaltigkeit eine wichtige Komponente bildet, ja sogar die Voraussetzung für die übrigen Bereiche der Nachhaltigkeit darstellt. Gene kann man nicht sehen, weshalb sie einfach zu übersehen sind. Sie sind deshalb nicht minder wichtig. Es war Ziel dieser kurzen Einleitung, die Bedeutung des genetischen Systems für die Stabilität, Entwicklung und Anpassungsfähigkeit von Arten und des Ökosystems als Ganzes aufzuzeigen.

Im Sinne der Nachhaltigkeit muss also der Waldbau heute vermehrt auch die Erhaltung der genetischen Vielfalt als Grundlage für die Anpassungsfähigkeit mit in die Nachhaltigkeitsüberlegungen einbeziehen. Dies ist um so wichtiger, weil in Zukunft an die Anpassungsfähigkeit von Bäumen und des gesamten Ökosystems noch höhere Anforderungen gestellt werden. Die Klimaveränderungen, welche Fachleute als Folge der Erwärmung der Erde durch den Treibhauseffekt prognostizieren, müssen als drastische Veränderung der Umweltverhältnisse betrachtet werden. In ihrer Auswirkung könnten sie mit den Temperaturveränderungen, die zum Beginn oder zur Beendigung der letzten Eiszeiten geführt haben, durchaus vergleichbar sein. Dass solche Umweltveränderungen höchste Anforderungen an die Anpassungsfähigkeit der Arten stellen werden, kann als beinahe sicher angenommen werden.

Kenntnisse in Forstgenetik bilden deshalb heute einen wichtigen Bestandteil der forstlichen Ausbildung. Die wichtigsten Grundlagen sollen in dieser Vorlesung in möglichst einfacher Form vermittelt werden. Für das Verständnis forstgenetischer Prozesse und Zusammenhänge ist es unumgänglich, einen gewissen Grundstock an Wissen zu vermitteln. Anhand von Beispielen aus der Praxis wird versucht, dieses Wissen zu illustrieren und seine Bedeutung für die forstliche Tätigkeit aufzuzeigen.

Die Vorlesungsunterlagen gliedern sich in vier weitere Teile. In Teil B werden die molekularen Grundlagen der Genetik vermittelt. In diesem Teil geht es darum, wie genetische Information gespeichert und weitergegeben wird, wie sie organisiert ist und wie genetische Variation entstehen kann. Teil C befasst sich mit der Frage, wie phänotypische Merkmale an die Nachkommen weitergegeben werden und nach welchen Regeln diese Weitergabe erfolgt. In diesem Teil werden auch Genmarker als eine spezielle Art von Merkmalen behandelt und deren Bedeutung für forstgenetische Fragestellungen aufgezeigt. Teil D befasst sich mit Genen in Populationen. In diesem Teil geht es in erster Linie um die Beschreibung der genetischen Struktur von Populationen, um deren zeitliche Dynamik und um die Einflussfaktoren, die Veränderungen genetischer Strukturen hervorbringen. Im letzten Teil werden quantitative Merkmale genauer betrachtet. Es geht in diesem Teil um die Frage, warum gewisse Merkmale kontinuierlich variieren, welchen Einfluss Gene auf die Ausprägung solcher Merkmale haben und wie man solche Merkmale durch künstliche Selektion in Züchtungsprogrammen beeinflussen kann. Im folgenden sind die wichtigsten Inhalte der Kapitel in einer Übersicht dargestellt:

Teil B: Molekulare Grundlagen der Genetik:

- Speicherung und Transformation der genetischen Information
- Aufbau der DNS – Replikation der DNS
- Realisierung der gespeicherten Information
- Rekombination genetischer Information
- Chromosomen als Träger der DNS
- Veränderung der genetischen Information durch Mutation
- Nachweis von Gen-Mutationen und deren Bedeutung (Genmarker)
- Chromosomen-Mutationen
- Genregulation und Differenzierung

Teil C: Mendelgenetik und Genmarker:

- Vererbungsanalyse phänotypischer Merkmale
- Gregor Mendel und seine klassischen Versuche
- Das Prinzip der Segregation und der unabhängigen Rekombination
- Regeln der Vererbungsanalyse
- Genmarker und ihre Verwendung (Isoenzym-Marker)
- Beispiele für den Einsatz von Genmarkern für forstgenetische Fragestellungen
- Basisverfahren für den Einsatz von biochemischen und molekulargenetischen Genmarkern
- Zwei heute gebräuchliche DNS-Genmarker

Teil D: Populationsgenetik:

- Womit beschäftigt sich die Populationsgenetik?
- Die Population als Objekt der Genetik
- Genetische Vielfalt und Diversität
- Heterozygotenanteil und Heterozygotiegrad
- Die Dynamik genetischer Strukturen
- Paarungssystem
- Hardy-Weinberg-Gesetz und seine Anwendungen
- Abweichungen von der panmiktischen Paarung
- Das Fitnesskonzept
- Selektion
- Anpassung – Anpassungsfähigkeit – Angepasstheit
- Genetische Drift
- Bedeutung von Genfluss und Migration

Teil E: Quantitative Genetik:

- Womit beschäftigt sich die quantitative Genetik?
- Ursachen für die graduelle Variation von Merkmalen
- Durchschnittseffekt, additiver genetischer Wert, Zuchtwert
- Dominanzabweichung und Interaktionsabweichung
- Heritabilität
- Genotyp-Umwelt-Interaktion
- Selektion an quantitativen Merkmalen
- Künstliche Selektion
- Genetischer Gewinn
- Auslesezüchtung bei forstlichen Baumarten
- Ablauf und Elemente eines Züchtungsprogrammes
- Züchtungsziele

-
- Züchtungserfolg – genetischer Gewinn
 - Risiken der Züchtung

Weiterführende Literatur:

Falconer, D.S., 1984: Einführung in die quantitative Genetik. Ulmer Verlag. ETH-BIB: 836 873 – ETH-FOR: O 1589

Hattemer, H.H., Bergmann, F., Ziehe, M., 1993: Einführung in die Genetik für Studierende der Forstwissenschaft. Sauerländer Verlag. ETH-BIB: 855 929 – ETH-FOR: O 1416 ed. 2

Sperlich, D., 1988: Populationsgenetik. Fischer Verlag. ETH-BIB: 814 049: 8 ed. 2

Daneben gibt es eine Vielzahl an Büchern zur allgemeinen Genetik, zur Populationsgenetik, zur ökologischen Genetik, zu Provenienzforschung, zur Züchtung und zu anderen spezifischen Fragen.

Gewisse Vorarbeiten zu diesem Skript stammen von Prof. Dr. F. Scholz und Dr. B. Degen, Bundesforschungsanstalt für Forst und Holzwirtschaft, Grosshansdorf, denen an dieser Stelle Dank gebührt.