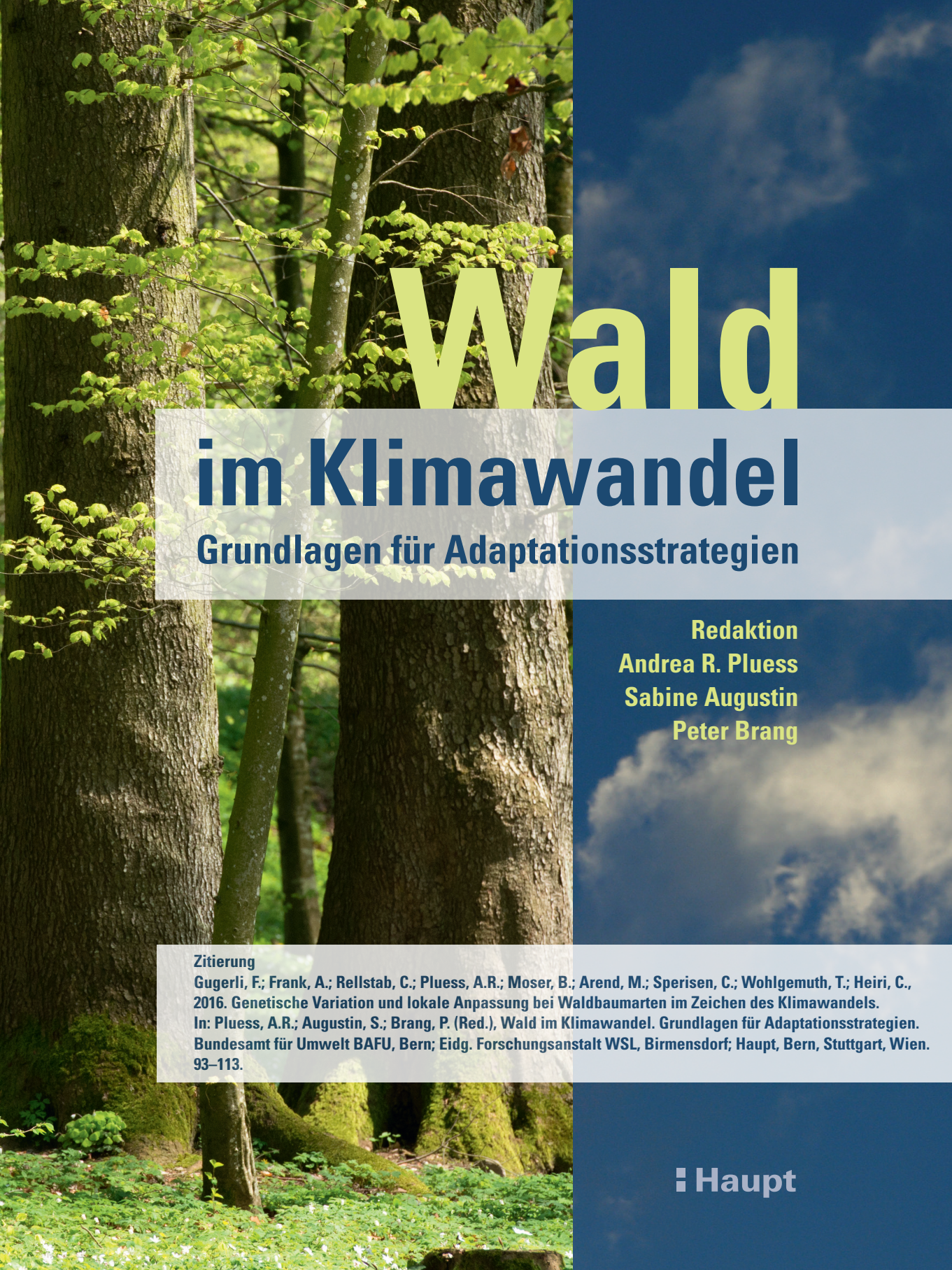


Wald im Klimawandel

Grundlagen für Adaptationsstrategien

Redaktion
Andrea R. Pluess
Sabine Augustin
Peter Brang

Zitierung
Gugerli, F.; Frank, A.; Rellstab, C.; Pluess, A.R.; Moser, B.; Arend, M.; Sperisen, C.; Wohlgemuth, T.; Heiri, C., 2016. Genetische Variation und lokale Anpassung bei Waldbaumarten im Zeichen des Klimawandels. In: Pluess, A.R.; Augustin, S.; Brang, P. (Red.), Wald im Klimawandel. Grundlagen für Adaptationsstrategien. Bundesamt für Umwelt BAFU, Bern; Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf; Haupt, Bern, Stuttgart, Wien. 93–113.

Haupt

3.2 Genetische Variation und lokale Anpassung bei Waldbaumarten im Zeichen des Klimawandels

Felix Gugerli[1], Aline Frank[1], Christian Rellstab[1], Andrea R. Pluess[1,2], Barbara Moser[1], Matthias Arend[1], Christoph Sperisen[1], Thomas Wohlgemuth[1] und Caroline Heiri[1]

[1] Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, Birmensdorf
[2] Eidg. Technische Hochschule ETH Zürich, Zürich

Korrespondenz: felix.gugerli@wsl.ch

Anpassung an lokale Umweltbedingungen wird durch verschiedene Prozesse beeinflusst, wobei das Einwirken natürlicher Selektion auf vorhandene genetische Variation eine wichtige Rolle spielt. Quantitativ-genetische und molekular-genetische Ansätze zeigen, welche Umweltfaktoren selektiv auf welche Merkmale beziehungsweise Gene wirken. In diesem Kapitel wird für wichtige Baumarten in der Schweiz die Anpassung an heutige und vergangene Standortbedingungen wie Klima, Topografie und Bodeneigenschaften dargestellt und deren Anpassungspotenzial an veränderte Klimabedingungen abgeschätzt. Genökologische Studien mit Fichte, Tanne, Buche und Waldföhre zeigten, dass Provenienzen je nach Baumart unterschiedlich stark differenziert und durch verschiedene Klimafaktoren beeinflusst sind. Auf molekularer Ebene wurde bei drei Eichenarten und bei der Buche Variation in ausgesuchten Genen gefunden, die einen Zusammenhang mit verschiedenen Umweltfaktoren aufweisen. Beide methodischen Ansätze zeigen, dass in den Schweizer Provenienzen der untersuchten Waldbaumarten grosse genetische Variation vorhanden ist, die als Basis für die Anpassung an sich verändernde Umweltbedingungen dient. Zudem weisen die molekular-genetischen Ansätze auf einen hohen Genfluss hin, der zur Ausbreitung vorteilhafter Genotypen (durch Pollen und Samen) beiträgt. Aufgrund der Beziehung zwischen genetischer Variation und Umweltvariation lässt sich abschätzen, dass beispielsweise die Stieleiche gegenüber zunehmender Temperatur als besser gewappnet erscheint als Trauben- oder Flaumeiche. Weil jedoch viele Faktoren und Prozesse auf die lokale Anpassung wirken, sind solche Abschätzungen noch mit vielen Unsicherheiten behaftet. Es wird deshalb empfohlen, waldbauliche Strategien zu wählen, die die natürlichen Prozesse fördern und so genetische Vielfalt erhalten und Genfluss begünstigen. Dadurch wird lokale Anpassung weiterhin ermöglicht, sodass die heutigen Bestände und die ihnen zugewiesenen Waldfunktionen erhalten bleiben.

< Dreijährige Tanne in einem quantitativ-genetischen Experiment. Foto: A. Frank.

Lokale Anpassung

Genetische Prozesse

Organismen stehen in ständigem Austausch mit ihrer Umwelt. Da sich diese mit der Zeit verändert, sind Anpassungen an die sich verändernden Bedingungen unerlässlich. Dabei sind verschiedene Mechanismen involviert, die für einzelne Individuen oder Populationen, im Endeffekt aber für ganze Arten entscheidend sind: phänotypische Plastizität, natürliche Selektion, aber auch Genfluss und Migration sowie genetische Drift. Diese Prozesse wirken auf die genetische Vielfalt einer Population und führen unter bestimmten Voraussetzungen zu lokaler Anpassung (Abb. 3.2.1).

Auf individueller Ebene spielt die phänotypische Plastizität eine wichtige Rolle, die es insbesondere langlebigen Organismen wie Bäumen ermöglicht, mit tageszeitlichen, saisonalen, jährlichen, oft auch jahrhundertelangen Umweltveränderungen umzugehen. Auch wenn der Umfang der plastischen Reaktionsfähigkeit teilweise genetisch bedingt ist, findet diese Form der Anpassung ohne genetische Veränderung statt. Auf der Ebene einer Population hingegen ist die vorhandene genetische Variation eine Grundvoraussetzung, damit Selektion zu lokaler Anpassung führen kann. Derjenige Teil des Erbguts, welcher der Selektion ausgesetzt ist, wird als anpassungsrelevante (adaptive) genetische Variation bezeichnet. In unterschiedlichen Umwelten sind verschiedene Genvarianten (Allele) vorteilhaft, sodass Populationen je nach Umweltbedingungen unterschiedliche Häufigkeiten dieser Allele aufweisen. Nehmen wir als Beispiel ein Gen A, das auf Trockenstress reagiert und bei dem die zwei Allele T (trocken) und F (feucht) vorkommen. Individuen mit dem Allel T zeigen höhere Trockenheitsresistenz als Individuen mit dem Allel F. Deshalb enthalten Populationen an trockenen Standorten mehr Individuen mit Allel T, in Populationen an feuchten Standorten überwiegt hingegen Allel F. Wird nun ein Standort über die Zeit trockener, so erwarten wir eine Zunahme von Individuen mit Allel T, weil nun T-tragende gegenüber F-tragenden Individuen eine höhere Fitness aufweisen. Die Population passt sich also durch Selektion an die neuen Umweltbedingungen an. Selektion wirkt zumeist in den allerfrühesten Lebensphasen, während phänotypische Plastizität bei Adulten eine wichtigere Rolle spielt. Allerdings ist die Bandbreite lokaler Anpassung durch die

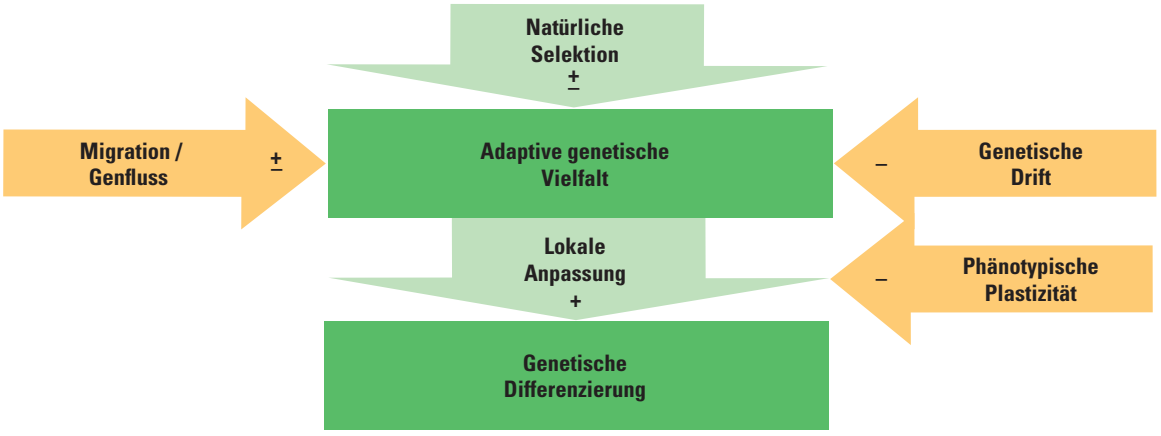


Abbildung 3.2.1. Vereinfachte schematische Darstellung der durch Pfeile symbolisierten Prozesse, die im Zusammenhang mit lokaler Anpassung auf genetische Vielfalt und Differenzierung wirken (+ verweist auf fördernden Einfluss, – auf hemmenden Einfluss). Vergleiche dazu auch Box 3.2.2.

vorhandene genetische Variation («standing genetic variation») vorgegeben. Das Anpassungspotenzial wird erweitert, wenn in einer Population durch Mutation ein neues Allel entsteht, das den Individuen unter den gegebenen (neuen) Umweltbedingungen höhere Fitness verleiht, als es die bisher vorhandenen Allele vermögen. Allerdings sind Mutationen selten, weshalb sie kaum zur Anpassung an die schnell fortschreitende Klimaänderung beitragen dürften, und die wenigsten wirken sich positiv auf die Fitness aus. Zudem braucht es meistens mehrere Generationen, bis sich eine neue, vorteilhafte Mutation durchsetzen kann. Das oft komplexe Zusammenwirken von Genen erschwert die kurzfristige Etablierung neuer Mutationen zusätzlich. Somit ist es wahrscheinlicher, dass «neue» Allele durch Genfluss (bei Pflanzen: Pollen- oder Samenausbreitung) an einen Standort gelangen, wo sie vorher selten oder gar nicht vorkamen. Ist die Ausbreitungsrate jedoch zu gering, können Populationen bei sich rasch verändernden Standortbedingungen lokal oder regional verschwinden. Samenausbreitung kann jedoch auch zur räumlichen Verschiebung des Verbreitungsgebiets einer Art führen (Migration), wodurch dieses den neuen Umweltbedingungen angeglichen wird.

Methodische Ansätze zur Untersuchung lokaler Anpassung

Lokale Anpassung ist dann gegeben, wenn Individuen einer Population unter den lokalen Umweltbedingungen eine höhere Fitness aufweisen als Individuen, die aus einer Population mit anderen Umweltbedingungen stammen (Kawecki und Ebert 2004). Um lokale Anpassung nachzuweisen, ist es notwendig, die individuelle Fitness der Versuchsorganismen zu erfassen, indem quantitative Merkmale wie Wachstum, Überleben oder Fortpflanzungserfolg gemessen werden. Die Variation in solchen phänotypischen Merkmalen weist eine plastische und eine genetisch bedingte Komponente auf. Überwiegen die genetischen Unterschiede, so spricht man von lokaler Anpassung. Viele als quantitativ-genetisch bezeichnete Studien bei Baumarten zeigten, dass populationsspezifische Unterschiede in fitnessrelevanten Merkmalen mit Umweltgradienten korrelieren (Savolainen *et al.* 2007; Alberto *et al.* 2013a). Standortfaktoren wie Temperatur und Niederschlag übten lokal einen Selektionsdruck auf Populationen aus, was zu lokaler Anpassung führte. Vereinfacht gesagt, heisst das, dass nur Individuen, die an einem Standort unter den herrschenden Umweltbedingungen bis zum adulten Baum überlebten, ihr Erbgut an die nachfolgende Generation weitergeben konnten. Dies führte zu umweltbedingten Unterschieden in adaptiven Merkmalen zwischen Populationen. Es gibt bereits viele Untersuchungen zur lokalen Anpassung bei unterschiedlichsten Organismen, darunter auch viele Studien zu Baumarten. Hervorzuheben sind die zahlreichen Provenienzversuche, also Untersuchungen zu quantitativ-genetischen Unterschieden zwischen verschiedenen Herkünften. Solche Studien haben eine lange Tradition in der Schweiz (Nägeli 1943) wie auch weltweit (Langlet 1971). In diesen gross angelegten Experimenten werden Provenienzen möglichst aus dem gesamten Verbreitungsgebiet einer Baumart an mehreren Standorten angepflanzt, über viele Jahre hinweg vermessen und die quantitativ-genetischen Unterschiede zwischen den Provenienzen bestimmt.

Komplementär zum quantitativ-genetischen Ansatz werden mit molekular-genetischen Methoden die Regionen im Erbgut gesucht, die der Anpassung zugrunde liegen. Hierzu bestehen sehr unterschiedliche analytische Ansätze, wobei wir uns hier im Wesentlichen auf die Umweltassoziationsanalysen konzentrieren. Diese Methode sucht nach dem statistischen Zusammenhang zwischen Umweltgradienten und Allelhäufigkeiten – wie oben am Beispiel des Trockenheitsgradienten beschrieben.

Die jüngste Entwicklung molekular-genetischer Methoden ermöglichte es, molekulare Grundlagen zu Baumarten zu erarbeiten, um den für allfällige

phänotypische Merkmalsunterschiede verantwortlichen Genen auf die Schliche zu kommen. Demzufolge bestehen von vielen ökonomisch wichtigen Baumarten auch umfangreiche DNA-Sequenzen. Seit TUSKAN *et al.* (2006) das erste vollständige Erbgut einer Baumart, der westlichen Balsam-Pappel *(Populus trichocarpa),* publiziert hatten, sind weitere ganze Genome entschlüsselt worden, wie dasjenige der Fichte (*Picea abies;* NYSTEDT *et al.* 2013) und der Stieleiche (*Quercus robur*; PLOMION *et al.* 2016). Da es sich bei Umweltassoziationsstudien angesichts der sehr zahlreichen Gene und der unzähligen Umweltfaktoren um die sprichwörtliche Suche nach der Nadel im Heuhaufen handelt, werden verschiedene Möglichkeiten genutzt, um die Erfolgschancen dieser Suche zu erhöhen. Zum Beispiel kann man auf bereits gut untersuchte Gene mit bekannter biologischer Funktion und Wirkung fokussieren, wie dies weiter unten am Beispiel von Eiche (*Quercus* sp.) und Buche *(Fagus sylvatica)* ausgeführt wird.

Kernfragen zur genetischen Vielfalt von Bäumen

Unabhängig vom methodischen Ansatz bleiben die Kernfragen dieselben: Wie gross ist die genetische Vielfalt einer Art, und wie ist diese innerhalb und zwischen Provenienzen verteilt? In welchem Bezug stehen phänotypische Merkmale, Gene und Umweltfaktoren, die bei der lokalen Anpassung involviert sind? Welche Provenienzen sind an die heutigen Umweltbedingungen angepasst? Im Kontext des raschen Klimawandels kommen neue Fragen hinzu: Wo befinden sich zukünftig die geeigneten Habitate einer Art (vgl. auch Kap. 3.7, ZIMMERMANN *et al.* 2016), und kann die betreffende Art überhaupt in diese neuen Habitate vordringen? Das vorliegende Kapitel geht spezifisch auf solche Fragen ein, insbesondere auf die Angepasstheit von Bäumen an ein zukünftig wärmeres und trockeneres Klima – dies im Wissen darum, dass der Fortbestand von heutigen Provenienzen vom Wechselspiel der genetischen Variation mit unzähligen abiotischen (z. B. Klima, Boden, Topografie, aber auch extremen Wetterereignissen) und biotischen (z. B. Insekten-, Pilzbefall usw.) Faktoren abhängen wird.

Quantitativ-genetische Variation und lokale Anpassung

Quantitativ-genetische Studien (vgl. Box 3.2.1) zeigen, dass phänotypische Merkmale innerhalb von Baumarten genetisch bedingt variieren, was in morphologischen und physiologischen Eigenschaften zum Ausdruck kommt (NAMKOONG 1979). Dabei entfällt der grösste Anteil der gesamten Variation auf Unterschiede zwischen einzelnen Bäumen einer Provenienz; aber auch zwischen Provenienzen wurden erhebliche Anteile phänotypischer Variation gefunden. Grosse Unterschiede zwischen Provenienzen zeigten sich insbesondere im Wachstum und in der Phänologie (Bsp. in Abb. 3.2.3) sowie in der Frosthärte (Übersicht in: HOWE *et al.* 2003; ALBERTO *et al.* 2013 a). Viele Studien, im Folgenden als genökologische Studien bezeichnet, fanden Korrelationen zwischen phänotypischer Variation und Umweltgradienten wie der Höhenlage (Bsp. in Abb. 3.2.4) oder der geografischen Breite (SAVOLAINEN *et al.* 2007; ALBERTO *et al.* 2013 a). Solche Zusammenhänge deuten auf vergangene Differenzierungsprozesse hin.

Die meisten genökologischen Studien wurden mit Baumarten und Provenienzen aus den gemässigten Breiten Europas und Nordamerikas durchgeführt (AITKEN 2004). Für Schweizer Provenienzen lag bisher nur wenig Information zum Umfang ihrer adaptiven Variation und zum Grad einer allfälligen lokalen Anpassung vor. Bisherige Arbeiten beschränkten sich auf weit verbreitete Baumarten wie Fichte und Tanne *(Abies alba)* und bezogen sich auf eine bestimmte Region, zum Beispiel Mittelland und Jura (BOSSEL 1983; FOUVY und JEANTET 1997), auf einzelne Höhengradienten (VITASSE *et al.* 2013), oder umfassten nur wenige Provenienzen (ENGLER

Box 3.2.1. Experimentelle Ansätze zur Bestimmung quantitativ-genetischer Differenzierung

Der Phänotyp von lebenden Organismen wird durch ihren Genotyp in Kombination mit der lokalen Umwelt bestimmt (Kawecki und Ebert 2004). Quantitativ-genetische Methoden ermöglichen es, die genetische Variation in phänotypischen Merkmalen zu erfassen, ohne die dafür verantwortlichen Gene zu kennen. Beobachtet man den Phänotyp einer grossen Anzahl Individuen aus Populationen von verschiedenen Standorten unter einheitlichen Umweltbedingungen, zum Beispiel im Gewächshaus oder im Versuchsgarten (Abb. 3.2.2), kann der Anteil genetisch bedingter Variation bestimmt werden.

In der Forstwissenschaft bilden meist Provenienzversuche (Herkunftsversuche) die Grundlage für quantitativ-genetische Experimente. Sie haben sich bewährt zur Untersuchung verschiedenster Merkmale, zum Beispiel der Stammqualität, des Zuwachses oder der Resistenz gegenüber Krankheiten und Schädlingen. In den letzten Jahren stieg zudem infolge des Klimawandels das Interesse an Merkmalen, die hinsichtlich der Anpassungsfähigkeit von Baumarten wichtig sind, zum Beispiel die Phänologie oder die Reaktion auf Trockenheit und Frost.

Die Genökologie geht noch einen Schritt weiter und bringt die beobachtete genetische Variation mit der Umwelt in Verbindung. Lokale Anpassung kann direkt untersucht werden, wenn Pflanzen aus Populationen mit unterschiedlichen Umweltbedingungen an mehreren verschiedenen Standorten (idealerweise reziprok) gepflanzt werden (Kawecki und Ebert 2004; Savolainen *et al.* 2007): Populationen gelten als lokal angepasst, wenn sie an ihrem Herkunftsstandort die höchste relative Fitness, zum Beispiel den grössten Höhenzuwachs, aufweisen. Dasselbe Studiendesign erlaubt auch Aussagen zur phänotypischen Plastizität (Alberto *et al.* 2013 a). Geht es hingegen darum, die genetische Struktur einer Baumart mit quantitativen Methoden möglichst präzise zu beschreiben, und ist primär die Identifizierung von adaptiven Merkmalen und selektiven Umweltfaktoren das Ziel, werden die Nachkommen vieler verschiedener Populationen in einem oder wenigen Versuchsgärten untersucht (z. B. St Clair *et al.* 2005; Vitasse *et al.* 2009; Frank *et al.* in Vorb. b). Dieser zweite genökologische Ansatz liefert via Merkmal-Umwelt-Korrelationen Hinweise auf lokale Anpassung, allerdings keine Beweise dafür. Dank der grossen Anzahl untersuchter Populationen erlaubt dieser Ansatz aber, eine Voraussage zur lokal optimalen Merkmalsausprägung unter zukünftigen Klimabedingungen zu machen und somit das Anpassungspotenzial abzuschätzen (St Clair und Howe 2007).

Als Grundlage quantitativ-genetischer Studien dienen Nachkommenschaften autochthoner Populationen, deren Phänotyp entweder in langfristig angelegten Feldversuchen oder in kurzfristigen Sämlingsexperimenten erfasst wird. Die meisten Experimente mit Waldbäumen werden aus praktischen Gründen mit Sämlingen und Jungpflanzen durchgeführt, weil solche Experimente innerhalb weniger Jahre Ergebnisse liefern, wenig Platz benötigen und die Kosten tiefer sind, als wenn mit Adultbäumen experimentiert wird. Zudem sind Experimente mit jungen Bäumen aus ökologischer Sicht äusserst relevant, da die frühen Entwicklungsstadien in der Natur sehr hohem Selektionsdruck ausgeliefert sind.

Abbildung 3.2.2. Versuchsgarten für genökologische Studien mit 77 bis 92 Provenienzen von Fichte, Tanne und Buche in je 16 Blöcken in Frank *et al.* (in Vorb. a, b).

1905; HERZOG und ROTACH 1990; COMMARMOT 1997). Dank aktuellen genökologischen Studien kann nun für Fichte, Tanne, Buche und Waldföhre *(Pinus sylvestris)* ein detaillierteres Bild zur Situation in der Schweiz gezeichnet werden (MOSER *et al.* 2015; AREND *et al.* 2016a; FRANK *et al.* in Vorb. a, b). Im Folgenden werden Beispiele quantitativ-genetischer Studien an diesen für die Schweiz wichtigen Baumarten zusammengefasst und genökologische Zusammenhänge erläutert.

Fichte, Tanne und Waldföhre

Bereits ENGLER (1905) beobachtete bei seiner reziproken Verpflanzung von Sämlingen aus dem Schweizer Mittelland und den Alpen deutliche Unterschiede in Wachstum und Morphologie zwischen Fichtenprovenienzen, was er als Hinweis für lokale genetische Anpassung an die Höhenlage interpretierte. Für die Tanne fand er hingegen keine genetisch bedingten Provenienzunterschiede. Ver-

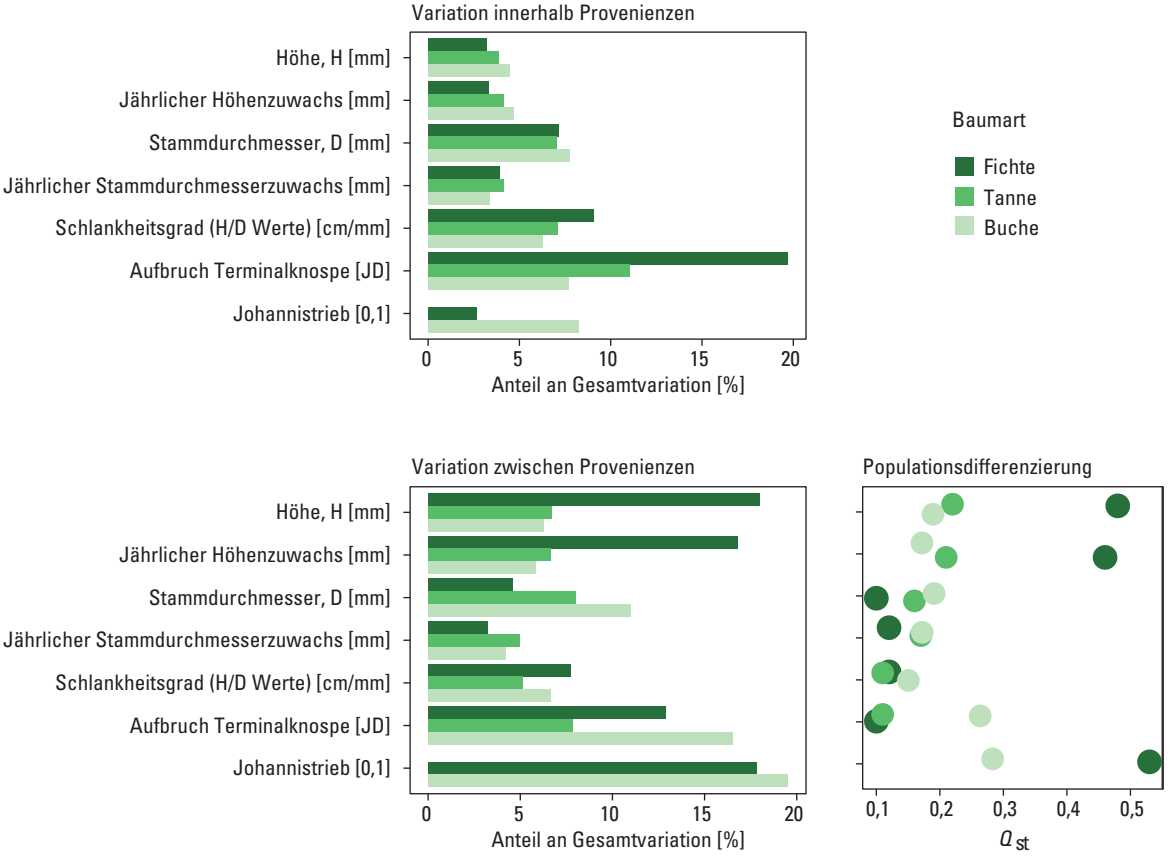


Abbildung 3.2.3. Genetische Variation innerhalb und zwischen Provenienzen sowie quantitative Populationsdifferenzierung (Q_{st}) von 92 Fichten-, 90 Tannen- und 77 Buchenprovenienzen aus der gesamten Schweiz. Wachstums- und Phänologiemerkmale wurden an vierjährigen Nachkommen der Fichten und Tannen respektive dreijährigen Nachkommen der Buchen erfasst. Johannistriebe bildeten nur die Fichte und die Buche, bei der Tanne wurde kein zweiter Austrieb innerhalb einer Saison beobachtet. Verändert aus FRANK *et al.* (in Vorb. a, b).

schiedene Studien aus der Schweiz und Europa bestätigten dieses Bild der starken Differenzierung in adaptiven Merkmalen bei der Fichte (Bossel 1983; Holzer 1993; Skroppa und Magnussen 1993; Fouvy und Jeantet 1997; Kapeller *et al.* 2012; Schueler *et al.* 2013) gegenüber einer schwachen Differenzierung bei der Tanne (Larsen 1986; Herzog und Rotach 1990; Vitasse *et al.* 2009). Dies beobachteten auch Frank *et al.* (in Vorb. b), die im Versuchsgarten das Wachstum und die Phänologie an Sämlingen von rund 90 autochthonen Fichten- und Tannenprovenienzen aus der ganzen Schweiz untersuchten. Anders als bei der Tanne zeigte sich bei der Fichte eine generell hohe Variation zwischen Provenienzen. Insbesondere das Höhenwachstum wie auch die Fähigkeit, in einer Vegetationsperiode Johannistriebe zu bilden, waren unterschiedlich (Abb. 3.2.3) und scheinen genetisch gesteuert zu sein. Auch im Knospenaufbruch wies die Fichte einen grösseren Anteil an Variation zwischen Provenienzen auf als die Tanne. Allerdings war in diesem Merkmal die Variation innerhalb der Provenienzen grösser als zwischen Provenienzen, was zu einer geringen Differenzierung führte (Abb. 3.2.3).

In Bezug auf das Wachstum der Fichte fanden Frank *et al.* (in Vorb. b) deutliche Hinweise auf lokale Anpassung: Die Variation zwischen Provenienzen im Zuwachs korrelierte beispielsweise stark mit der Höhenlage und der Temperatur am Herkunftsort der Provenienz (Abb. 3.2.4). Im Ge-

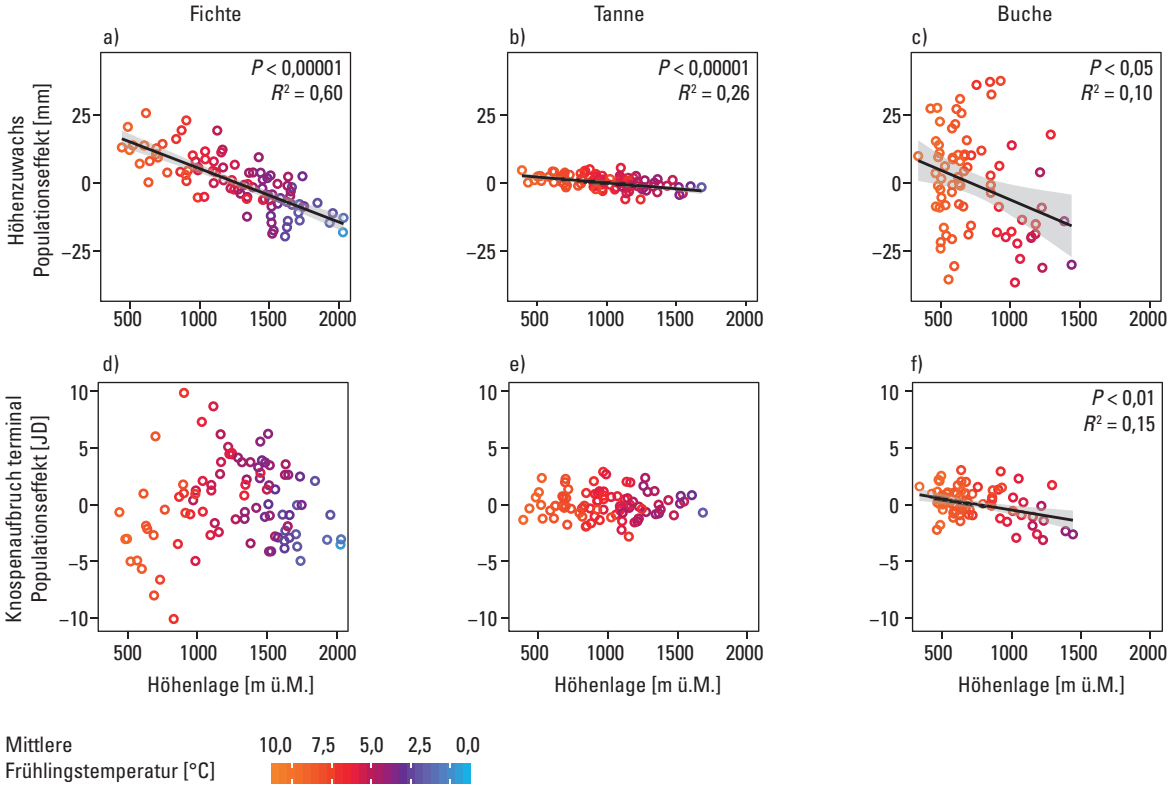


Abbildung 3.2.4. Baumarten-spezifische Zusammenhänge der Populationsvariation im jährlichen Höhenzuwachs und im Knospenaufbruch mit der Höhenlage von 77 bis 92 Herkunftsstandorten. Gemessen wurden vierjährige Fichten (a, d) und Tannen (b, e) sowie dreijährige Buchen (c, f), die in einem gemeinsamen Versuchsgarten während der Jahre 2013 (Fichte und Tanne) und 2014 (Buche) untersucht wurden. *P*-Werte und R^2 geben die Güte der signifikanten linearen Modelle an, JD (Julian Day) ist der Tag des Jahres ab 1. Januar. Verändert aus Frank *et al.* (in Vorb. a, b).

gensatz dazu waren die Phänotyp-Umwelt-Korrelationen für die Tanne weniger zahlreich, deutlich schwächer und für Temperatur und Wasserverfügbarkeit ähnlich ausgeprägt. Die stärkste Korrelation mit einer Klimavariable wurde bei der Tanne für die Pflanzenhöhe mit der Sommertrockenheitsdauer gefunden (FRANK *et al.* in Vorb. b). Dieser Unterschied zwischen den Anpassungsmustern von Fichte und Tanne zeigt, dass neben der Stärke der Beziehungen von Merkmalsvariation und Umwelt auch die selektiven Faktoren zwischen Baumarten variieren können.

MOSER *et al.* (2015) konzentrierten sich in ihrer Studie zum Etablierungserfolg (Keimung, Überleben und frühes Wachstum) der Fichte und Waldföhre auf je zwei Provenienzen von besonders trockenen Standorten im Rheintal (GR) und Rhonetal (VS). Diese wurden unter natürlichen Bedingungen in Bestandeslücken ausgesät und mit Provenienzen aus Osteuropa (Österreich, Rumänien) und für die Waldföhre auch aus Bulgarien, Griechenland und Spanien verglichen, wo im Sommer weniger Niederschläge fallen als in den trockensten Gebieten der Schweiz. Dabei zeigte sich, dass die Provenienz der Samen den Etablierungserfolg und das Wachstum in den ersten zwei Jahren nach der Keimung nur wenig beeinflusste. Während sich in trockenen Jahren bei allen Provenienzen nur wenige, sehr kleine Keimlinge etablieren konnten, schnitten in feuchten Jahren die Schweizer Fichten- und Waldföhrenprovenienzen in Bezug auf Keimungserfolg und Anzahl überlebender Keimlinge besser ab als die Provenienzen aus Ost- und Südeuropa. Dies kann als Zeichen für lokale Anpassung gewertet werden.

Föhrenarten (*Pinus* sp.) sind vermutlich die am häufigsten quantitativ-genetisch untersuchten Baumarten weltweit (NAMKOONG 1979). Für verschiedene Föhrenarten ist bekannt, dass sie ähnlich der Fichte in adaptiven Merkmalen stark differenziert sind (HOWE *et al.* 2003). So fanden sich zum Beispiel in einem gross und langfristig angelegten europäischen Provenienzversuch bei 18-jährigen Waldföhren deutliche Wachstumsunterschiede, die mit der geografischen Breite respektive der Temperatur der Herkunftsorte korreliert waren (REICH und OLEKSYN 2008). In Bezug auf Trockenheit wurden sowohl im Gewächshaus wie auch im Versuchsgarten Anpassungen an Trockenheit bei südlichen Provenienzen (Spanien, Frankreich) nachgewiesen (RICHTER *et al.* 2012; TAEGER *et al.* 2013). Die mediterranen Provenienzen hatten ein deutlich geringeres Sprosswachstum, kombiniert mit längeren Wurzeln, weshalb sie trockenere Bedingungen besser überlebten. Allerdings zeigte der Aussaatversuch von MOSER *et al.* (2015) in den trockensten Lagen des Rheintals, dass diese Unterschiede unter natürlichen Bedingungen kaum zum Tragen kommen, da Frühlingsniederschläge und Standortbedingungen wie die Wasserspeicherkapazität des Bodens den Etablierungserfolg stärker beeinflussen.

Buche, Eiche und weitere Laubbaumarten

Für die Buche sind erhebliche Provenienzunterschiede in anpassungsrelevanten Merkmalen dokumentiert. Unterschiede fanden sich beispielsweise in der Phänologie und im Wachstum verschiedener Provenienzen entlang von Höhengradienten in den Schweizer Alpen und den Pyrenäen (VITASSE *et al.* 2009, 2013). Dabei korrelierten sowohl Pflanzenhöhe wie auch Knospenaufbruch der Sämlinge mit den untersuchten höhenbedingten Temperaturgradienten: Sämlinge von Provenienzen aus tiefen, das heisst wärmeren Lagen trieben unabhängig von der Höhenlage der Versuchsflächen später aus, wuchsen aber stärker als Hochlagenprovenienzen. Dasselbe Muster zeigte auch die Studie von FRANK *et al.* (in Vorb. a), bei der die Nachkommen von 77 Schweizer Buchenprovenienzen hinsichtlich Wachstum und Phänologie untersucht wurden (Abb. 3.2.4). Die Variation in den erfassten adaptiven Merkmalen zwischen den Populationen war dabei am höchsten für Knospenaufbruch und Johannistrieb (Abb. 3.2.3) und korrelierte nicht nur mit der Temperatur, sondern auch

mit der Wasserverfügbarkeit. Den Einfluss von Trockenheit auf die Buche zeigten auch PEUKE *et al.* (2002), die in Deutschland provenienzbedingte Unterschiede in der Reaktion auf Trockenstress dokumentierten. Ebenso sind in den inneralpinen Trockentälern der Schweiz Provenienzen von trockenen Standorten physiologisch weniger durch Trockenheit limitiert und erholen sich schneller als ortsnahe Provenienzen feuchter Standorte, was auf lokale Anpassung an Trockenheit hinweist (AREND *et al.* 2016 b; siehe auch Kap. 3.1, AREND *et al.* 2016 a).

Bei der Traubeneiche *(Quercus petraea)* konnten VITASSE *et al.* (2009) in den Pyrenäen signifikante Provenienzunterschiede im Wachstum und in der Phänologie sowie potenzielle Anpassungsmuster an die Höhenlage aufzeigen. In einer Studie mit Provenienzen von Traubeneiche, Stieleiche und Flaumeiche *(Q. pubescens)* aus der Schweiz und Italien fanden AREND *et al.* (2011) ebenfalls grosse Unterschiede in der Reaktion auf Trockenheit und Temperaturerhöhung. Die beobachteten Muster widerspiegelten jedoch keine lokale Anpassung, sondern wurden als genetische Unterschiede aufgrund der Rückwanderungsgeschichte nach der letzten Eiszeit interpretiert. Auch weitreichender Genfluss zwischen Populationen, genetische Drift und phänotypische Plastizität können grundsätzlich dafür verantwortlich sein, dass trotz selektiver Umwelteinflüsse keine Anzeichen für lokale Anpassung gefunden wurden (Abb. 3.2.1).

Weitere Schweizer Laubbaumarten zeigen ebenfalls genetische Variation, die mit Umweltfaktoren in Zusammenhang gebracht werden konnten. Beispielsweise beobachteten VITASSE *et al.* (2009, 2013) bei sieben Laubbaumarten, dass Hochlagenprovenienzen, auch wenn sie in Tieflagen gepflanzt werden, später austrieben als Tieflagenprovenienzen, was als Anpassung zur Vermeidung von Spätfrösten in Hochlagen interpretiert wurde. Dies steht im Kontrast zu Beobachtungen an der Buche, bei der Hochlagenprovenienzen früher austrieben. Zusammenhänge zwischen provenienzbedingter Variation und der Umwelt können also nicht ohne Weiteres zwischen Arten übertragen werden, da die Phänologie von Baumarten unterschiedlich gesteuert wird: Einige Arten werden primär durch das saisonal bedingte Verhältnis zwischen Tag- und Nachtlänge (Photoperiodizität) beeinflusst, andere durch Temperatursummen oder durch eine Kombination von beidem (CHUINE *et al.* 2010; KÖRNER und BASLER 2010 a, b).

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass quantitativ-genetische Studien für viele Waldbäume ein hohes Mass an Variation in adaptiven Merkmalen aufzeigen, sowohl innerhalb als auch zwischen Provenienzen. Es wurden Hinweise für klimatische Anpassungen gefunden, was darauf hindeutet, dass Provenienzen ausserhalb ihres lokalen Klimas möglicherweise geringere Fitness aufweisen. Es könnte aber ebenso sein, dass unter zukünftigen Bedingungen sich die Fitness, zum Beispiel in Bezug auf die Samenzahl, sogar erhöht, sei es weil es wärmer wird und dadurch die Vegetationszeit verlängert wird, oder weil mehr Nährstoffe zur Verfügung stehen. Entsprechende experimentelle Daten können aber in einem Versuch mit Jungpflanzen nicht erhoben werden. Zudem sind die Variationsmuster und deren Zusammenhänge mit der lokalen Umwelt artspezifisch und können daher kaum verallgemeinert werden. Prognosen bleiben also mit grosser Unsicherheit behaftet.

Anpassung an lokale Umweltbedingungen auf molekular-genetischer Ebene

Die Anpassung an lokale Umweltbedingungen kann auch auf molekular-genetischer Ebene untersucht werden. Die Idee dahinter ist, dass die phänotypischen Merkmale (inkl. der Fitness) genetisch kontrolliert sind. Somit hinterlässt die Selektion und damit die lokale Anpassung auch Spuren auf genetischer Ebene (BARRETT und HOEKSTRA 2011; SCHOVILLE *et al.* 2012).

Die genetische Variation kann mit vielen unterschiedlichen Arten von molekularen Markern beschrieben werden. Heute werden dafür zuneh-

mend einzelne variable Nukleotide in der DNA-Sequenz («single-nucleotide polymorphisms», SNP) untersucht. Die DNA-Sequenz beidseits dieser SNPs kann dazu benutzt werden, das zugehörige Gen und dessen biologische Funktion zu bestimmen. Dies wurde bislang vor allem bei Modell-Arten oder bei nahe verwandten Arten gemacht. Weil bestimmte Gene in unterschiedlichen Organismen meist die gleiche Funktion haben, lässt sich das resultierende Wissen auf andere Arten übertragen (Groover 2005). Zum Aufschwung von SNPs als molekularen Markern hat die Entwicklung von neuen Sequenzier-Technologien, zusammengefasst unter dem Begriff «next-generation sequencing» (NGS), beigetragen, die es ermöglichen, Tausende bis Millionen von SNPs zu charakterisieren.

Zu den Forschungsansätzen, die sich mit den molekularen Anzeichen von lokaler Anpassung beschäftigen, gehört die Populationsgenomik (Hohenlohe *et al.* 2010; Barrett und Hoekstra 2011) und die Landschaftsgenomik (Sork *et al.* 2013; Rellstab *et al.* 2015). Während bei der Populationsgenomik grundsätzlich nur genetische Daten verwendet werden, berücksichtigt die Landschaftsgenomik zusätzlich standörtliche Umweltdaten (Details dazu in Box 3.2.2). Aufgrund aktueller Studien zur Landschaftsgenomik von Eiche und Buche legen wir hier den Fokus auf diesen Ansatz.

Landschaftsgenomik bei Bäumen

Wegen ihres kommerziellen Werts, ihrer Rolle als strukturbildende Arten in Ökosystemen und ihrer langen Lebensdauer wurden Waldbäume schon oft mit populations- und landschaftsgenomischen Ansätzen untersucht (Neale und Kremer 2011; Bragg *et al.* 2015). Eine der ersten Studien (Eckert *et al.* 2009) zeigte, dass die Winterhärte der Douglasie *(Pseudotsuga menziesii)* und die Allelhäufigkeiten in 30 SNPs mit der Temperatur des Herkunftsstandorts korrelierten, und konnte damit den Zusammenhang zwischen Umwelt, Phänotyp und Genotyp darlegen. Bei der Weihrauch-Kiefer *(Pinus taeda)* wurden Studien mit Provenienzen aus dem gesamten Verbreitungsgebiet und vielen genetischen Markern durchgeführt (Eckert *et al.* 2010 a, b). Diese zeigten, dass eine grosse Anzahl Gene, die mit abiotischem Stress zu tun haben, mit geografischen und klimatischen Variablen (insbesondere Trockenheit) assoziiert sind. Die grosse Herausforderung bei Waldbäumen, insbesondere bei Nadelbäumen, ist die oft enorme Grösse des Genoms (Neale und Kremer 2011). Darum beschränkten sich bisher die meisten Untersuchungen auf bestimmte Gene, sogenannte Kandidatengene. Eine Ausnahme bildete bis vor Kurzem die bereits erwähnte, vollständig sequenzierte westliche Balsam-Pappel. Darauf aufbauend, konnten Geraldes *et al.* (2014) zeigen, dass genetische Variation, die mit Klimafaktoren korrelierte, vor allem in jenen Genen zu finden ist, die beim Tag-Nacht-Rhythmus und der Reaktion auf unterschiedliche Wellenlängen des Rot-Anteils im Licht eine wichtige Rolle spielen. Vermehrt werden jetzt Referenzgenome von Waldbäumen publiziert (Bragg *et al.* 2015), was die Planung und Interpretation von landschaftsgenomischen Studien substanziell erleichtert.

Lokale Anpassung bei Eichen in der Schweiz

Einige der europäischen Eichen-Arten, insbesondere die hier näher beschriebenen Trauben-, Flaum- und Stieleichen, können sich untereinander kreuzen und besetzen unterschiedliche ökologische Nischen. Sie sind daher hinsichtlich der Artbildung und Hybridisierung ausführlich untersucht worden. Deshalb sind inzwischen umfangreiche genomische Daten verfügbar (Lepoittevin *et al.* 2015; Lesur *et al.* 2015); seit Kurzem auch die vollständige Genomsequenz der Stieleiche (Plomion *et al.* 2016). Im Schweizer Wald machen die Eichen nur gut 2 % des Holzvorrats aus (Cioldi *et al.* 2010). Möglicherweise wird sich aber dieser Anteil in Mitteleuropa in Zukunft erhöhen (Hanewinkel *et al.* 2013), weil die Eichen, insbesondere

Box 3.2.2. Molekulare Methoden zur Untersuchung adaptiver genetischer Variation

Die natürliche Selektion hinterlässt meist nur in einem kleinen Teil des Genoms Spuren, nämlich in den Genen, die sich je nach Umweltbedingungen auf die Fitness ihrer Träger auswirken. Diese Bereiche des Genoms nennt man adaptiv. Daneben gibt es aber Prozesse, die auf das gesamte Genom wirken und deshalb als neutral bezeichnet werden. Dazu gehören zufällige Veränderung von Allel-Frequenzen (d. h. genetische Drift) und Genfluss.

Wenn wir davon ausgehen, dass ein gewisses Allel an einer Stelle (Locus) des Genoms unter bestimmten Umweltbedingungen einen Fitness-Vorteil bringt, dann sollten die Bäume mit diesem vorteilhaften Allel diejenigen Bäume, die ein unvorteilhaftes Allel haben, mit der Zeit verdrängen (Hohenlohe *et al.* 2010). Solche evolutiven Änderungen der Allelhäufigkeiten in einer Population können auf verschiedene Arten entstehen: Entweder taucht eine neues, vorteilhaftes Allel durch Genfluss oder Mutation auf, das sich schnell in der Population durchsetzt; oder in der Population vorhandene Allele «standing genetic variation» werden aufgrund von Änderungen der Umweltbedingungen (z. B. Klima) häufiger, weil sie unter den neuen Bedingungen vorteilhaft werden.

Die meisten methodischen Ansätze der Populationsgenomik basieren auf der beschriebenen Idee der markanten Veränderung von Allel-Häufigkeiten als Ausdruck von Selektion, die zu lokaler Anpassung führt. In der Populationsgenomik besonders populär ist die Suche nach Stellen im Genom, deren Allel-Häufigkeiten zwischen Populationen sich stark unterscheiden (Ausreisser-Loci). Dazu wird normalweise an allen untersuchten Loci die genetische Differenzierung innerhalb und zwischen Populationen berechnet und einem Null-Modell ohne natürliche Selektion gegenübergestellt (z. B. Beaumont und Balding 2004; Foll und Gaggiotti 2008). Die gefundenen Ausreisser-Loci bzw. Gene, in denen sie sich befinden, sind Kandidaten für Stellen im Genom, die eine wichtige Rolle bei der lokalen Anpassung spielen. Zwar identifiziert man dadurch anpassungsrelevante Stellen im Genom, aber es kann nicht eruiert werden, welcher (Umwelt-)Faktor die beobachtete grosse genetische Differenzierung verursacht hat.

Dieser Einschränkung begegnet die Landschaftsgenomik, indem sie genetische Variation und standortspezifische Umweltdaten entlang von Umweltgradienten in sogenannten Umweltassoziationsstudien verbindet (Sork *et al.* 2013; Rellstab *et al.* 2015). Damit kann man einerseits herausfinden, welche Stellen des Genoms bei der lokalen Anpassung eine wichtige Rolle spielen (was übrigens auch aus Assoziationen zwischen Phänotyp und genetischer Variation möglich ist). Zusätzlich zeigen landschaftsgenomische Analysen, welche Umweltfaktoren die lokale Anpassung in diesen Genen oder ganz generell antreiben. Es können, ähnlich wie bei den oben beschriebenen populationsgenomischen Methoden, zufällige Genomabschnitte analysiert werden, oder man fokussiert auf Kandidatengene, deren Funktion und Rolle bei lokaler Anpassung bekannt sind. Als Umweltfaktoren können dabei alle für die Art relevanten Parameter hinzugezogen werden. Bei Pflanzen sind das typischerweise abiotische Parameter wie das Klima (Temperatur, Niederschlag, Sonnenstrahlung usw.), Topografie (Hangneigung, Höhe, Exposition usw.) und Bodeneigenschaften (Bodentrockenheit, pH, C/N-Verhältnis usw.), aber auch biotische Faktoren wie Pathogene, Frassfeinde oder dominante Arten im Bestand (eine Übersicht findet man in Rellstab *et al.* 2015). Das Prinzip der Umweltassoziationsstudien ist fast immer das gleiche: Die Suche nach signifikanten Korrelationen zwischen den Umweltfaktoren und der Frequenz oder Präsenz von Allelen an verschiedenen Loci von Individuen oder Populationen.

Trauben- und Flaumeiche, als trockenheitsresistent und an höhere Temperaturen angepasst gelten (Ellenberg 1996). Homolka *et al.* (2013) fanden mehrere Gene in der Trauben- und der Stieleiche, die bei der Anpassung an Trockenheit eine Rolle spielen könnten. Ausserdem zeigte diese Studie, dass die Traubeneiche im Vergleich zur Stieleiche eine höhere genetische Variation aufweist. Dies deutet auf ein höheres Anpassungspotenzial bezüglich des trockeneren Klimas, wie es in Zukunft erwartet wird. Alberto *et al.* (2013 b) bestimmten in der Traubeneiche über 20 Gene, die mutmasslich an der lokalen Anpassung entlang von Klimagradienten (Temperatur und Niederschlag) beteiligt sind.

Adaptive genetische Variation der drei oben genannten Eichenarten wurde auch in der Schweiz untersucht und mit einer Vielzahl von Umweltfaktoren (Topografie, Klima und Boden) in Bezug gesetzt (Rellstab *et al.* in Vorb.). Dazu wurden 95 ausgewählte Genom-Regionen in 71 Provenienzen der drei Eichenarten sequenziert und die daraus resul-

tierenden > 3500 SNPs analysiert. Zahlreiche Gene enthielten SNPs, die mit einem Umweltfaktor korreliert sind und vermutlich eine Rolle bei der lokalen Anpassung der drei Eichenarten spielen (Abb. 3.2.5 und 3.2.6). Die Häufigkeiten, mit denen einzelne Umweltfaktoren mit den Kandidatengenen assoziierten, unterschieden sich zwischen den Arten sehr stark (Abb. 3.2.6). So wies zum Beispiel die Stieleiche fast 30 Genom-Regionen auf, die mit dem Sommerniederschlag assoziiert waren, während bei der Flaumeiche keine einzige solche Assoziation vorkam. Trotzdem fanden sich bei allen drei Arten die meisten Assoziationen bei temperatur- und niederschlagsbezogenen Faktoren sowie dem Tongehalt im Boden. Bei einer artübergreifenden Analyse resultierten die häufigsten Assoziationen mit Hangneigung, Bodendurchlüftung, mittlerer Jahrestemperatur, Kohlenstoff/Stickstoff-Verhältnis im Boden und Frosttage während der Vegetationszeit.

Eine Abschätzung der potenziellen Angepasstheit zeigt, dass die untersuchten Eichenprovenienzen und -arten nur in beschränktem Mass bereits an zukünftige Umweltbedingungen (mittlere Lufttemperatur, Anzahl Regentage im Sommer und Standortwasserbilanz) angepasst sind (RELLSTAB *et al.* in Vorb.). Die gefundenen Korrelationen legen nahe, dass für gute Angepasstheit zum Teil beträchtliche Änderungen der Allelfrequenzen nötig sind (bis zu 50 % in den einzelnen Provenienzen und bis zu durchschnittlich 30 % in den einzelnen Arten). Die Stieleiche scheint genetisch am besten an die wärmeren Temperaturen, die für das Jahr 2100 modelliert wurden, angepasst zu sein. Die Traubeneiche und in geringerem Masse auch die Flaumeiche scheinen am besten auf die zunehmende Trockenheit vorbereitet zu sein.

Zusammenfassend kann man feststellen, dass die Eichen angesichts der vielen gefundenen SNPs über grosse potenziell adaptive genetische Variation verfügen. Die Umweltfaktoren und Gene, die bei der Anpassung involviert sind, unterscheiden sich aber zwischen den Arten beträchtlich. Die multifaktoriellen Prozesse, die zumeist viele Gene betreffen, machen es schwierig, generelle Schlussfolgerungen zu ziehen und klare Prognosen für die Zukunft zu machen. Ausserdem sind kleinstandörtliche Verhältnisse in den Beständen oft wichtig,

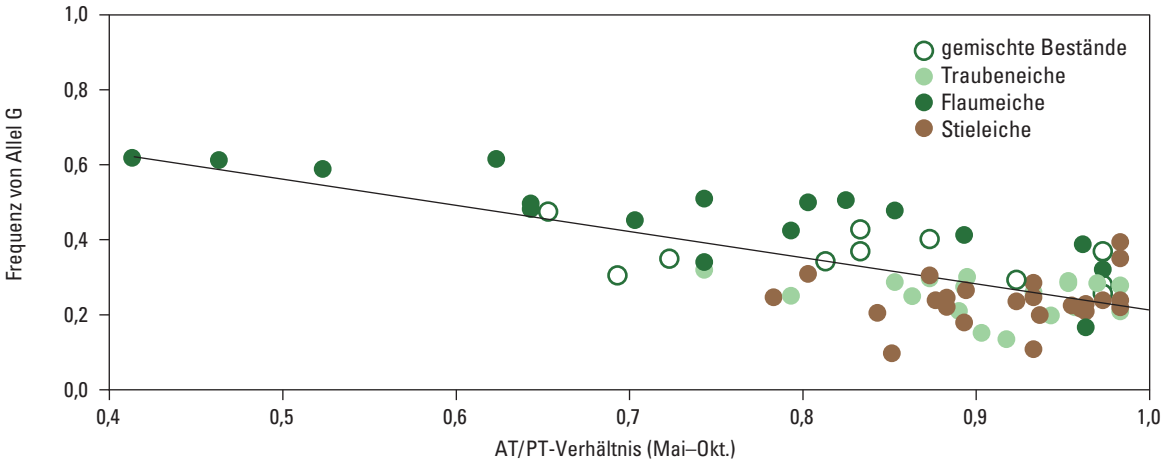


Abbildung 3.2.5. Beispiel eines A/G-SNPs (variable Position in der DNA-Sequenz mit den beiden Allelen A und G) im Gen Xyloglucan Endotransglucosylase/Hydrolase 9, der in 71 Eichenprovenienzen der Schweiz mit dem Bodentrockenheitsindex AT / PT-Verhältnis (Mai–Okt.; aktuelle/potenzielle Transpiration) korreliert. Dieses Gen spielt im Metabolismus von Kohlenhydraten eine Rolle. Die Darstellung vernachlässigt die neutrale genetische Struktur, welche bei der statistischen Analyse aber berücksichtigt ist.

können aber in solchen grossräumigen Studien kaum berücksichtigt werden. Zum Beispiel gibt es in der Schweiz zahlreiche Mischbestände von Trauben- und Stieleichen, trotzdem findet man dort die Stieleiche, die ihre Standortvorteile an bodenfeuchten bis vernässten Stellen hat, häufig kleinräumig von der Traubeneiche abgegrenzt, die an eher trockenen Standorten wächst (GUGERLI *et al.* 2007). Die benötigten genetischen und phänotypischen Anpassungen für einzelne Provenienzen an ihren Standorten werden zum Teil beträchtlich sein (RELLSTAB *et al.* in Vorb.). Es ist daher anzunehmen, dass die autochthonen Eichenbestände von besser angepassten Provenienzen, zum Beispiel aus nahe gelegenen, wärmeren oder trockeneren Gebieten, Konkurrenz bekommen werden. So leben heute Stieleichenprovenienzen im Tessin unter Temperaturbedingungen, die wohl zukünftig nördlich der Alpen vorherrschen werden. Allerdings muss der entsprechende Standort auch bezüglich Wasserverfügbarkeit die artspezifischen Ansprüche erfüllen, damit sich diese Provenienzen durchsetzen können. Da die drei Eichenarten unterschiedliche Standortvorlieben und Anpassungspotenziale haben, ist davon auszugehen, dass sich ihre Areale verschieben werden. Zum Beispiel ist

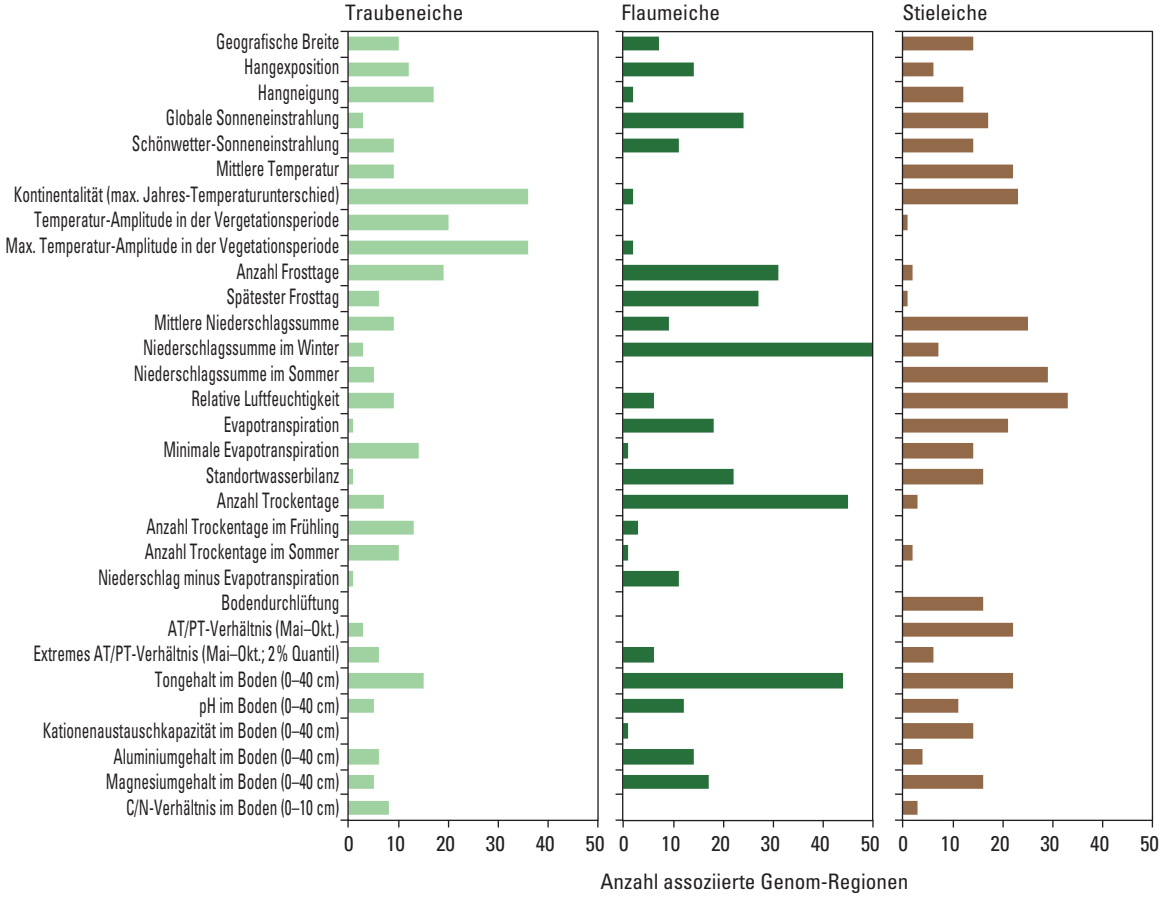


Abbildung 3.2.6. Häufigkeit der Umweltfaktoren, die in den drei untersuchten Eichenarten mit den 95 getesteten Genom-Regionen assoziiert sind.

bei zunehmender Trockenheit an bisherigen Stieleichenstandorten auf der Alpennordseite teilweise eine Artverschiebung Richtung Trauben- und Flaumeiche zu erwarten (HANEWINKEL *et al.* 2013).

Lokale Anpassung bei der Buche in der Schweiz

Die Buche ist in der Schweiz mit einem Anteil von 18 % am Holzvorrat die häufigste Laubbaumart (CIOLDI *et al.* 2010) und hat aufgrund ihrer strukturbildenden Bedeutung einen grossen ökologischen Stellenwert. Es wird befürchtet, dass sich ihr Verbreitungsgebiet durch das zukünftig trockenere Klima deutlich verkleinern könnte (MEIER *et al.* 2011). Allerdings fanden PLUESS und WEBER (2012) Hinweise zur lokalen Anpassung an die Wasserverfügbarkeit, indem sie mit einer Ausreisser-Analyse (Box 3.2.2) Orte im Genom identifizierten, die sich zwischen nahe beieinander liegenden Paaren von Buchenprovenienzen an je einem trockenen und feuchten Standort stark unterschieden. Um weitere Umweltfaktoren zu testen und Gene zu identifizieren, die unter Selektion sind, wurden Kandidatengene untersucht, von denen bekannt ist, dass sie mit abiotischem Stress wie Trockenheit oder hohen Temperaturen zusammenhängen (z. B. LALAGÜE *et al.* 2014). In 78 Buchenprovenienzen, von denen ein Teil bereits in der Analyse quantitativer Merkmale von FRANK *et al.* (in Vorb. a) untersucht wurden, genotypisierten PLUESS *et al.* (2016) 144 SNPs aus 52 Kandidatengenen und prüften Assoziationen mit 87 Umweltfaktoren. Sie fanden zehn Gene, die insgesamt 16 SNPs enthielten, deren Allel-Frequenzen vor allem in Abhängigkeit mit Temperatur, Niederschlag und Trockenheit variieren und somit auf lokale Anpassung hinweisen (Abb. 3.2.7). Dabei waren bei der trockenheitsempfindlichen Buche Indikatoren der Wasserverfügbarkeit stärker mit den Allelhäufigkeiten assoziiert als solche der Temperatur. Andere Faktoren wie Topografie, Strahlung oder Bodenparameter korrelierten fast nie. Diejenigen Gene, die SNPs mit signifikanten Assoziationen enthielten, können in sechs Funk-

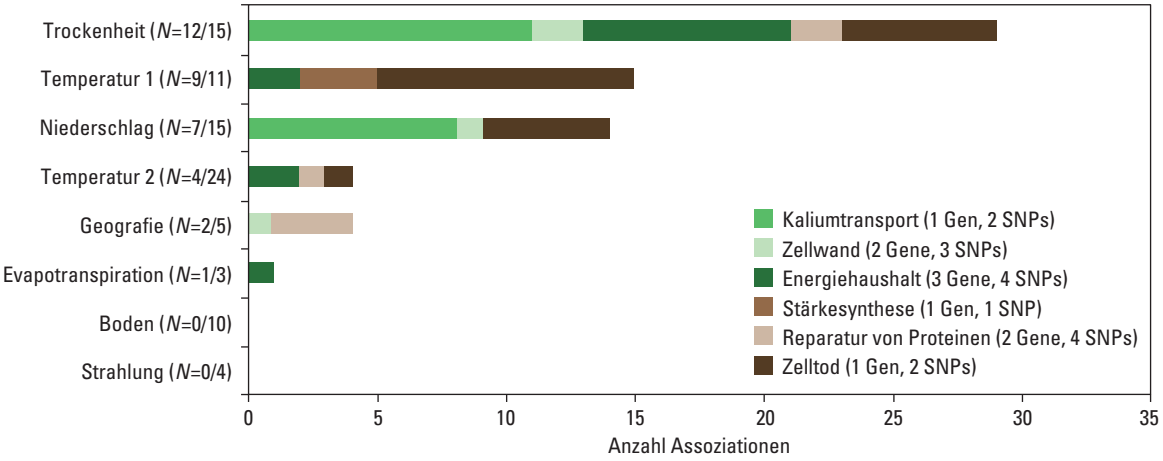


Abbildung 3.2.7. Anzahl Umweltassoziationen von total 16 SNPs in zehn Genen in 78 Buchenprovenienzen. Für die Darstellung wurden die Gene in sechs Funktionsklassen gruppiert (s. Legende; Anzahl Gene bzw. SNPs mit signifikanten Assoziationen) und die untersuchten Umweltfaktoren in acht Klassen eingeteilt (N_{total} = 87; s. Achsenbeschriftung; *N* Faktoren pro Klasse mit signifikanten Assoziationen/total untersuchte Faktoren), wobei Trockenheitsindizes eine Kombination von Bodenwerten und Niederschlag beinhalten, Temperatur 1 für Temperaturmittelwerte und Variation in verschiedenen Jahreszeiten und Temperatur 2 für physiologisch interessante Temperaturen wie zum Beispiel Wärmesumme steht. Für weitere Details siehe PLUESS *et al.* (2016).

tionsklassen eingeteilt werden (Abb. 3.2.7). Dass diese Gene in Abhängigkeit von Umweltfaktoren variieren können, wurde in Modell-Organismen gezeigt und konnte in der vorliegenden Studie meist bestätigt werden. PLUESS *et al.* (2016) konnten zudem zeigen, dass der Pollen- und Samenaustausch bei der Buche innerhalb der Schweiz häufig und weitreichend ist. Dass trotzdem genetische Differenzierung in Kandidatengenen gefunden wurde, lässt vermuten, dass der lokale Selektionsdruck stark ist. Adaptive Allele, die zum Beispiel für die Anpassung an Trockenheit wichtig sind, können sich dank dem gefundenen Genfluss im Laufe der Zeit in der Landschaft ausbreiten.

Anpassungspotenzial gegenüber Klimawandel

Baumarten stellen in gewisser Hinsicht einen Sonderfall in der Pflanzenwelt dar, weil sie in einem grossflächigen Lebensraum nicht nur strukturbildend und somit ökologisch wichtig sind, sondern auch eine grosse sozioökonomische Bedeutung haben. Dank ihrer grossen genetischen Vielfalt wird vermutet, dass viele weit verbreitete Baumarten ein grosses Anpassungspotenzial aufweisen. Es ist jedoch schwierig vorauszusagen, wie sie sich an die zukünftigen Klimabedingungen anpassen können. Genetische Untersuchungen helfen, den Zusammenhang zwischen phänotypischen Merkmalen, genetischer Variation und Umwelt besser zu verstehen. Dieses Wissen kann dazu dienen, das Anpassungspotenzial von Baumarten an den Klimawandel besser abzuschätzen und die mögliche Entwicklung (lokale Anpassung aufgrund vorhandener genetischer Variation, Veränderung der Verbreitungsgebiete, Ausbreitung von Allelen) einer bestimmten Art mithilfe von Simulationsmodellen zu beschreiben. Zudem können Erkenntnisse aus genökologischen Studien zur Herleitung waldbaulicher Handlungsoptionen – einschliesslich Verpflanzungen über das aktuelle Verbreitungsgebiet hinaus – herangezogen werden, um die kontinuierliche Gewährleistung wichtiger Waldfunktionen auch unter einem sich ändernden Klima sicherzustellen. Dabei bleibt jedoch eine beträchtliche statistische Unsicherheit hinsichtlich der Ursachen (Klimamodelle) und der Wirkung (Anpassung bzw. Ausbreitung von Baumpopulationen) bestehen, die bei der Umsetzung der Resultate berücksichtigt werden muss. Ausserdem sind die adaptiven Bereiche häufig über das ganze Genom verteilt (ECKERT *et al.* 2010 a; STEANE *et al.* 2014), was darauf hindeutet, dass viele Gene mit relativ kleiner Wirkung in die Anpassung involviert sind (PRITCHARD und DI RIENZO 2010).

Aus den vorgestellten Resultaten lassen sich Erkenntnisse ableiten, die nicht in allen Fällen neu, aber für die zukünftige Waldbewirtschaftung von Bedeutung sind. Die durchgeführten Studien bestätigten, dass häufige, weit verbreitete Baumarten eine grosse genetische Vielfalt und damit ein umfangreiches Anpassungspotenzial aufweisen (siehe auch GAILING 2010), und zwar bereits innerhalb eines relativ kleinen Verbreitungsgebietes wie der Schweiz. Dies ist eine wichtige Voraussetzung im Hinblick auf die zukünftige Entwicklung der Waldbestände. Die Ergebnisse der Untersuchungen lassen erkennen, welche phänotypischen Merkmale besonders grosse Unterschiede aufweisen und somit zu einem grossen Teil genetisch bedingt sind (z. B. Höhenzuwachs, Knospenaufbruch; Abb. 3.2.4). Ebenso konnten spezifische Gene identifiziert werden, deren Variation in direktem Zusammenhang mit Umweltgradienten steht (Bsp. in Abb. 3.2.5). Solche Gene sind vor allem dann interessant, wenn sie auch in anderen Studien derselben Art einen gleichen Zusammenhang aufweisen, sodass sie bei der Auswahl von Provenienzen für Pflanzungen diagnostisch verwendet werden können.

Nebst den in der lokalen Anpassung involvierten Merkmalen und Genen weisen die dargestellten Resultate auch auf die Umweltfaktoren hin, die eine ausgeprägte Rolle in Anpassungsprozessen spielen: Es sind dies Temperatur, Niederschlag und Trockenheit, welche sich im Zusammenhang

mit Bodeneigenschaften auf die Wasserverfügbarkeit auswirken. Nicht vergessen darf man zudem, dass nebst den untersuchten abiotischen Faktoren auch andere Einflüsse wichtig sind, zum Beispiel Extremereignisse, und dass sämtliche biotischen Einflüsse ausser Acht gelassen wurden, die zur Komplexität der Reaktionen von Waldbeständen auf den Klimawandel beitragen.

Weil das Anpassungspotenzial von Baumarten zu einem grossen Teil durch ihre genetische Variation bestimmt wird, sind Arten mit hoher genetischer Variation zwischen Provenienzen und einer engen Korrelation dieser Variation mit der lokalen Umwelt (z. B. phänologische Merkmale der Fichte) heute zwar gut an ihren Standort angepasst. Sie besitzen dafür ein erhöhtes Risiko, an das zukünftige lokale Klima schlecht angepasst zu sein (Aitken 2004). Grossräumig betrachtet, kann die hohe Vielfalt an lokal unterschiedlich angepassten Provenienzen hingegen auch ein Vorteil sein: Weitreichender Genfluss (Abb. 3.2.1; Gerber *et al.* 2014; Holderegger *et al.* 2015) ermöglicht die Ausbreitung von Allelen über grosse Distanzen, auch über Gebirgszüge hinweg (Mátyás und Sperisen 2001). Dadurch können sich vorteilhafte Allele zwischen Provenienzen klimatisch unterschiedlicher Standorte austauschen (Holderegger *et al.* 2015). Baumarten mit geringer Populationsdifferenzierung und einem geringen Grad an lokaler Anpassung (z. B. Tanne) wird ein kleineres Risiko zugeschrieben, durch Klimaänderungen in Zukunft schlecht an ihre lokale Umwelt angepasst zu sein. Ein grosses Reservoir an unterschiedlich angepassten Provenienzen gibt es für diese Baumarten hingegen nicht, zumindest innerhalb der durch Genfluss erreichbaren Entfernung (vgl. dazu Ruosch *et al.* 2016). Baumarten mit einem hohen Anteil genetischer Variation innerhalb von Provenienzen besitzen bereits *in situ* ein grosses Potenzial für zukünftige evolutive Anpassungsprozesse: Ein hoher Anteil genetischer Variation innerhalb von Provenienzen, wie zum Beispiel für Schweizer Fichten und Tannen im Knospenaufbruch beobachtet (Abb. 3.2.3), bietet vielfältige phänotypische Ausprägungen, von denen manche unter veränderten Standortbedingungen vorteilhaft sind und durch natürliche Selektion gefördert werden könnten. Aber auch hierzu ist zu beachten, dass hohe genetische Vielfalt unter gewissen Bedingungen Fehlanpassung und erhöhte genetische Last bedeuten kann (Kopp und Matuszewski 2014).

Eine insbesondere in Nordamerika viel diskutierte Strategie, um die Folgen der Klimaveränderung abzufedern, zielt darauf ab, Arten bereits jetzt an Orte zu pflanzen, wo sie in Zukunft das ihnen entsprechende Klima vorfinden werden («assisted migration»; McLachlan *et al.* 2007). Sinngemäss wird dieses Konzept auch auf innerartlicher Ebene angewandt («assisted gene flow»; Kreyling *et al.* 2011; McLane und Aitken 2012). Dies würde bedeuten, aufgrund von Modellierung zu bestimmen, wo eine Art beziehungsweise eine Provenienz unter zukünftigen Umweltbedingungen vorkommen könnte und entsprechende Jungpflanzen dort auszubringen. Was auf den ersten Blick einfach erscheint, birgt vielerlei Hindernisse und Unwägbarkeiten. Diese Art von prospektiver Waldbewirtschaftung ist mit grossen Unsicherheiten behaftet, und die hier vorgestellten Untersuchungen und Resultate bieten noch keine ausreichenden Entscheidungsgrundlagen. Jedoch weisen die beschriebenen Resultate darauf hin, welches evolutive Potenzial in den untersuchten Provenienzen vorhanden ist und wie sich Arten diesbezüglich voneinander unterscheiden. Dies ermöglicht es, bei allfälligen Pflanzungen Saatgut aus einer genetisch vielfältigen oder auch aus verschiedenen Provenienzen auszuwählen, oder gar eine andere Baumartenzusammensetzung in Betracht zu ziehen (siehe auch Kap. 5.2, Sperisen *et al.* 2016).

Schlussfolgerungen

In diesem Kapitel wurden zwei in der aktuellen genetischen Forschung wichtige, methodisch komplementäre Ansätze vorgestellt. Während quantitativ-genetische Studien den Zusammenhang

zwischen Genetik und Umwelt von phänotypischen Merkmalen ausgehend erkunden, entschlüsseln Umweltassoziationsanalysen die Regionen im Erbgut, welche für die lokale Anpassung eine wichtige Rolle spielen. Beiden Methoden fehlt jedoch je ein Bestandteil, um die Dreierbeziehung Phänotyp–Genotyp–Umwelt zu verstehen (SORK *et al.* 2013). Demzufolge müssen genökologische Studien nach den Genen suchen, welche für die gefundenen phänotypischen Unterschiede verantwortlich sind, und Umweltassoziationsanalysen sollten aufzeigen, dass die gefundenen Beziehungen nicht nur korrelativ, sondern kausal sind und einen Fitnessvorteil bringen. Entsprechende Experimente sind aufwendig und bisher äusserst selten, jedoch teils in Bearbeitung und lassen interessante Ergebnisse erwarten (ECKERT *et al.* 2009). Wie weit diese sich vom Versuchsgarten auf natürliche Standorte übertragen lassen, bleibt jedoch abzuwarten.

Auch wenn noch vieles unklar ist und wir gerne genauere Voraussagen machen möchten, ist eines sicher: Die Umwelt verändert sich, und die darin lebenden Organismen passen sich in irgendeiner Weise an die jeweiligen Bedingungen an – sei es durch Plastizität, lokale Anpassung (Veränderung von Allelhäufigkeiten oder Mutationen), Migration – oder sie sterben bei anhaltend ungünstigen Standortbedingungen lokal aus. Auch die langlebigen Baumarten werden sich an die durch den Klimawandel bedingten Umweltveränderungen auf genetischer Ebene anpassen, so wie es in diesem Kapitel für die Eichenarten der Schweiz skizziert wurde. Die offene Frage ist jedoch, welche Provenienzen oder gar Arten mit den schnellen Umweltänderungen nicht Schritt halten können. Besonders gefährdet dürften seltene Baumarten sein, die aufgrund geringer Populationsgrösse durch zunehmend häufigere Extremereignisse wie lange Trockenperioden oder Stürme bedroht sind. Auch Baumarten, bei denen die genetische Vielfalt durch die Einschränkung ihres Lebensraums reduziert wurde, dürften schlechte Voraussetzungen haben, um mit der Klimaänderung mitzuhalten. Bei diesen Arten, zum Beispiel der Schwarzpappel *(Populus nigra),* ist die Grundlage der potenziellen Anpassung, nämlich die genetische Variation, beschränkt. Ein wichtiges Ziel muss deshalb sein, der noch vorhandenen genetischen Vielfalt Sorge zu tragen und darauf hin zu wirken, dass natürliche Prozesse, die der Erhaltung genetischer Vielfalt dienen, möglichst ungehindert ablaufen können (vgl. dazu auch Kap. 5.2, SPERISEN *et al.* 2016). Solange ausreichend Spielraum in Form von genetischer Vielfalt und Genfluss vorhanden ist, bleiben auch entsprechendes Anpassungspotenzial durch natürliche Selektion und damit die skizzierten Handlungsoptionen für menschliches Eingreifen bestehen.

Danksagung

Wir danken für die finanzielle Unterstützung der folgenden Projekte (Projektleitung; Mitautoren, Mitautorinnen des Kap. 3.2) durch das Forschungsprogramm «Wald und Klimawandel» des Bundesamts für Umwelt (BAFU) und der Eidg. Forschungsanstalt WSL: «Adapt» (P. Brang/C. Heiri; A. Frank, C. Sperisen); «QuercAdapt» (F. Gugerli; C. Rellstab, C. Sperisen); «TroLiFa» (B. Moser, T. Wohlgemuth). Weitere Beiträge der Autoren und Autorinnen wurden durch das Bundesamt für Umwelt BAFU («BuKlim»; M. Arend), das Amt für Wald des Kantons Graubünden («TroLiFa»; B. Moser, T. Wohlgemuth) und den Fonds zur Förderung forstlicher Forschung, ETH (A.R. Pluess) ermöglicht. Die verwendeten Klimadaten wurden im Rahmen des Forschungsprogramms durch J. Remund (Meteotest) zur Verfügung gestellt. Ebenso verdankt sind die folgenden Beiträge: Ökologische Genetik/Störungsökologie WSL für Feld- und Laborarbeit; Genetic Diversity Centre (GDC) der ETH Zürich für Bioinformatik; L. Walthert und Team für Beprobung und bodenkundliche Laborarbeit; S. Braun (IAP) für Bodendaten aus dem Interkantonalen Walddauerbeobachtungsprogramm; A. Burkart mit Versuchsgarten-Mitarbeitenden für Aufzucht/Pflanzung; Forstdienste/Eigentümer und Eigentümerinnen für Sammelerlaubnis und Zurverfügungstellung der Versuchsflächen.

Literatur

Aitken, S.N., 2004. Genetics and genetic resources: genecology and adaptation of forest trees. In: Burley, J. (ed.), Encyclopedia of Forest Sciences. Elsevier, Oxford, 197–204.

Alberto, F.J.; Aitken, S.N.; Alía, R.; González-Martínez, S.C.; Hänninen, H.; Kremer, A.; Lefèvre, F.; Lenormand, T.; Yeaman, S.; Whetten, R.; Savolainen, O., 2013 a. Potential for evolutionary responses to climate change – evidence from tree populations. Glob. Chang. Biol. 19, 1645–1661.

Alberto, F.J.; Derory, J.; Boury, C.; Frigerio, J.-M.; Zimmermann, N.E.; Kremer, A., 2013 b. Imprints of natural selection along environmental gradients in phenology-related genes of *Quercus petraea.* Genetics 195, 495–512.

Arend, M.; Kuster, T.; Günthardt-Goerg, M.S.; Dobbertin, M., 2011. Provenance-specific growth responses to drought and air warming in three European oak species (*Quercus robur, Q. petraea* and *Q. pubescens*). Tree Physiol. 31, 287–297.

Arend, M.; Braun, S.; Buttler, A.; Siegwolf, R.T.W.; Signarbieux, C.; Körner, C., 2016. Ökophysiologie: Reaktionen von Waldbäumen auf Klimaänderungen. In: Pluess, A.R.; Augustin, S.; Brang, P. (Red.), Wald im Klimawandel. Grundlagen für Adaptationsstrategien. Bundesamt für Umwelt BAFU, Bern; Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf; Haupt, Bern, Stuttgart, Wien. 77–91.

Arend, M.; Sever, K.; Pflug, E.; Gessler, A.; Schaub, M., 2016 b. Seasonal photosynthetic response of European beech to severe summer drought: Limitation, recovery and post-drought stimulation. Agric. For. Meteorol. 220, 83–89.

Barrett, R.D.H.; Hoekstra, H.E., 2011. Molecular spandrels: tests of adaptation at the genetic level. Nat. Rev. Genet. 12, 767–780.

Beaumont, M.A.; Balding, D.J., 2004. Identifying adaptive genetic divergence among populations from genome scans. Mol. Ecol. 13, 969–980.

Bossel, F., 1983. Tests comparatifs de provenances vaudoises d'épicéa. Schweiz. Z. Forstwes. 134, 339–360.

Bragg, J.G.; Supple, M.A.; Andrew, R.L.; Borevitz, J.O., 2015. Genomic variation across landscapes: insights and applications. New Phytol. 207, 953–967.

Chuine, I.; Morin, X.; Bugmann, H., 2010. Warming, photoperiods, and tree phenology. Science 329, 277–278.

Cioldi, F.; Baltensweiler, A.; Brändli, U.; Duc, P.; Ginzler, C.; Herold Bonardi, A.; Thürig, E.; Ulmer, U., 2010. Waldressourcen. In: Brändli, U.-B. (Red.), Schweizerisches Landesforstinventar. Ergebnisse der dritten Erhebung 2004–2006. Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf; Bundesamt für Umwelt, BAFU, Bern. 31–113.

Commarmot, B., 1997. Anbauversuch mit kalabrischen Tannen in verschiedenen Höhenlagen – erste Ergebnisse. Schweiz. Z. Forstwes. 148, 353–365.

Eckert, A.J.; Bower, A.D.; Wegrzyn, J.L.; Pande, B.; Jermstad, K.D.; Krutovsky, K.V.; Clair, J.B.S.; Neale, D.B., 2009. Asssociation genetics of Coastal Douglas Fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii,* Pinaceae). I. Cold-hardiness related traits. Genetics 182, 1289–1302.

Eckert, A.J.; Bower, A.D.; González-Martínez, S.C.; Wegrzyn, J.L.; Coop, G.; Neale, D.B., 2010 a. Back to nature: ecological genomics of loblolly pine (*Pinus taeda,* Pinaceae). Mol. Ecol. 19, 3789–3805.

Eckert, A.J.; van Heerwaarden, J.; Wegrzyn, J.L.; Nelson, C.D.; Ross-Ibarra, J.; González-Martínez, S.C.; Neale, D.B., 2010 b. Patterns of population structure and environmental associations to aridity across the range of loblolly pine (*Pinus taeda* L., Pinaceae). Genetics 185, 969–982.

Ellenberg, H., 1996. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Ulmer, Stuttgart. 1095 S.

Engler, A., 1905. Einfluss der Provenienz des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewächse. Erste Mitteilung. Mitt. Eidgenöss. Forsch.anst. Wald Schnee Landsch. 8, 81–236.

Foll, M., Gaggiotti, O., 2008. A genome-scan method to identify selected loci appropriate for both dominant and codominant markers: a Bayesian perspective. Genetics 180, 977–993.

Fouvy, P.; Jeantet, G., 1997. Provenances vaudoises d'épicéa: bilan de 30 ans de tests comparatifs. Schweiz. Z. Forstwes. 148, 103–130.

Frank, A.; Pluess, A.R.; Howe, G.T.; Sperisen, C.; Heiri, C., in Vorb. a. Quantitative genetic differentiation and phenotypic plasticity of European beech in a heterogeneous landscape: indications for past climate adaptation.

Frank, A.; Sperisen, C.; Howe, G.T.; Brang, P.; Walthert, L.; St Clair, J.B.; Heiri, C., in Vorb. b. Distinct genecological patterns in seedings of Norway spruce and silver fir from a mountainous landscape.

Gailing, O., 2010. Erfassung der adaptiven genetischen Variation der Eiche im Hinblick auf den Klimawandel. Schweiz. Z. Forstwes. 161, 216–222.

Geraldes, A.; Farzaneh, N.; Grassa, C.J.; McKown, A.D.; Guy, R.D.; Mansfield, S.D.; Douglas, C.J.; Cronk, Q.C.B., 2014. Landscape genomics of *Populus trichocarpa:* The role of hybridization, limited gene flow, and natural selection in shaping patterns of population structure. Evolution 68, 3260–3280.

Gerber, S.; Chadœuf, J.; Gugerli, F.; Lascoux, M.; Buiteveld, J.; Cottrell, J.E.; Dounavi, A.; Fineschi, S.; Forrest, L.L.; Fogelqvist, J.; Goicoechea, P.G.; Jensen, J.S.; Salvini, D.; Vendramin, G.G.; Kremer, A., 2014. High rates of gene flow by pollen and seed in oak populations across Europe. PLoS ONE 9, e85130.

Groover, A.T., 2005. What genes make a tree a tree? Trends Plant Sci. 10, 210–214.

Gugerli, F.; Walser, J.-C.; Dounavi, K.; Holderegger, R.; Finkeldey, R., 2007. Coincidence of small-scale spatial discontinuities in leaf morphology and nuclear microsatellite variation of *Quercus petraea* and *Q. robur* in a mixed forest. Ann. Bot. 99, 713–722.

Hanewinkel, M.; Cullmann, D.A.; Schelhaas, M.-J.; Nabuurs, G.-J.; Zimmermann, N.E., 2013. Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. Nat. Clim. Chang. 3, 203–207.

Herzog, M.; Rotach, P., 1990. Trockenresistenz und Immissionshärte der Weisstanne (*Abies alba* Mill.). Frühtestuntersuchungen mit vier Provenienzen. Schweiz. Z. Forstwes. 141, 989–1010.

Hohenlohe, P.A.; Phillips, P.C.; Cresko, W.A., 2010. Using population genomics to detect selection in natural populations: key concepts and methodological considerations. Int. J. Plant Sci. 171, 1059–1071.

Holderegger, R.; Bolliger, M.; Gugerli, F., 2015. Wie weit fliegen Pollenkörner? Wald Holz 3/15, 31–33.

Holzer, K., 1993. The evolution of alpine Norway spruce during immigration into high altitudes and its consequences. Proceedings of the IUFRO (S2.2-11) Symposium, Latvia, 68–78.

Homolka, A.; Schueler, S.; Burg, K.; Fluch, S.; Kremer, A., 2013. Insights into drought adaptation of two European oak species revealed by nucleotide diversity of candidate genes. Tree Genet. Genomes 9, 1179–1192.

Howe, G.T.; Aitken, S.N.; Neale, D.B.; Jermstad, K.D.; Wheeler, N.C.; Chen, T.H.H., 2003. From genotype to phenotype: unraveling the complexities of cold adaptation in forest trees. Can. J. Bot. 81, 1247–1266.

Kapeller, S.; Lexer, M.J.; Geburek, T.; Hiebl, J.; Schueler, S., 2012. Intraspecific variation in climate response of Norway spruce in the eastern Alpine range: Selecting appropriate provenances for future climate. For. Ecol. Manage. 271, 46–57.

Kawecki, T.J.; Ebert, D., 2004. Conceptual issues in local adaptation. Ecol. Lett. 7, 1225–1241.

Kopp, M.; Matuszewski, S., 2014. Rapid evolution of quantitative traits: theoretical perspectives. Evol. Appl. 7, 169–191.

Körner, C.; Basler, D., 2010 a. Phenology under global warming. Science 327, 1461–1462.

Körner, C.; Basler, D., 2010 b. Warming, photoperiods, and tree phenology – response. Science 329, 278.

Kreyling, J.; Bittner, T.; Jaeschke, A.; Jentsch, A.; Steinbauer, M.J.; Beierkuhnlein, C., 2011. Assisted colonization: a question of focal units and recipient localities. Restor. Ecol. 19, 433–440.

Lalagüe, H.; Csilléry, K.; Oddou-Muratorio, S.; Safrana, J.; de Quattro, C.; Fady, B.; González-Martínez, S.C.; Vendramin, G.G., 2014. Nucleotide diversity and linkage disequilibrium at 58 stress response and phenology candidate genes in a European beech (*Fagus sylvatica* L.) population from southeastern France. Tree Genet. Genomes 10, 15–26.

Langlet, O., 1971. Two hundred years genecology. Taxon 20, 653–722.

Larsen, J.B., 1986. Die geographische Variation der Weisstanne (*Abies alba* Mill.). Wachstumsentwicklung und Frostresistenz. Forstwiss. Cent.bl. 105, 396–406.

Lepoittevin, C.; Chancerel, E.; Villate, L.; Bodénès, C.; Lang, T.; Lesur, I.; Boury, C.; Ehrenmann, F.; Zelenika, D.; Boland, A.; Besse, C.; Garnier-Géré, P.; Plomion, C.; Kremer, A., 2015. Single-nucleotide polymorphism discovery and high-density SNP array development for genetic analysis in European white oaks. Mol. Ecol. Resour. 15, 1446–1459.

Lesur, I.; Le Provost, G.; Bento, P.; Da Silva, C.; Leplé, J.-C.; Murat, F.; Ueno, S.; Bartholomé, J.; Lalanne, C.; Ehrenmann, F.; Noirot, C.; Burban, C.; Léger, V.; Amselem, J.; Belser, C.; Quesneville, H.; Stierschneider, M.; Fluch, S.; Feldhahn, L.; Tarkka, M.; Herrmann, S.; Buscot, F.; Klopp, C.; Kremer, A.; Salse, J.; Aury, J.-M.; Plomion, C., 2015. The oak gene expression atlas: insights into Fagaceae genome evolution and the discovery of genes regulated during bud dormancy release. BMC Genomics 16, 112.

Mátyás, G.; Sperisen, C., 2001. Chloroplast DNA polymorphisms provide evidence for postglacial recolonisation of oaks (*Quercus* spp.) across the Swiss Alps. Theor. Appl. Genet. 102, 12–20.

McLane, S.C.; Aitken, S.N., 2012. Whitebark pine *(Pinus albicaulis)* assisted migration potential: testing establishment north of the species range. Ecol. Appl. 22, 142–153.

McLachlan, J.S.; Hellmann, J.J.; Schwartz, M.W., 2007. A framework for debate of assisted migration in an era of climate change. Conserv. Biol. 21, 297–302.

Meier, E.S.; Edwards, T.C.; Jr., Kienast, F.; Dobbertin, M.; Zimmermann, N.E., 2011. Co-occurrence patterns of trees along macro-climatic gradients and their potential influence on the present and future distribution of *Fagus sylvatica* L. J. Biogeogr. 38, 371–382.

Moser, B.; Metslaid, M.; Walthert, L.; Wasem, U.; Wohlgemuth, T., 2015. Verjüngungspotenzial verschiedener Waldföhren- und Fichtenherkünfte bei variabler Trockenheit. Schweiz. Z. Forstwes. 166, 399–407.

Nägeli, W., 1943. Über die Provenienzversuche der forstlichen Versuchsanstalt. Beih. Z Schweiz. Forstver. 21, 80–96.

Namkoong, G., 1979. Introduction to quantitative genetics in forestry. Forest Service, United States Department of Agriculture Washington. Technical Bulletin No. 1588. 342 pp.

Neale, D.B.; Kremer, A., 2011. Forest tree genomics: growing resources and applications. Nat. Rev. Genet. 12, 111–122.

Nystedt, B.; Street, N.R.; Wetterbom, A.; Zuccolo, A.; Lin, Y.-C.; Scofield, D.G.; Vezzi, F.; Delhomme, N.; Giacomello, S.; Alexeyenko, A.; Vicedomini, R.; Sahlin, K.; Sherwood, E.; Elfstrand, M.; Gramzow, L.; Holmberg, K.; Hällman, J.; Keech, O.; Klasson, L.; Koriabine, M.; Kucukoglu, M.; Käller, M.; Luthman, J.; Lysholm, F.; Niittylä, T.; Olson, Å.; Rilakovic, N.; Ritland, C.; Rosselló, J.A.; Sena, J.; Svensson, T.; Talavera-López, C.; Theissen, G.; Tuominen, H.; Vanneste, K.; Wu, Z.-Q.; Zhang, B.; Zerbe, P.; Arvestad, L.; Bhalerao, R.; Bohlmann, J.; Bousquet, J.; Garcia Gil, R.; Hvidsten, T.R.; de Jong, P.; MacKay, J.; Morgante, M.; Ritland, K.; Sundberg, B.; Lee Thompson, S.; Van de Peer, Y.; Andersson, B.; Nilsson, O.; Ingvarsson, P.K.; Lundeberg, J.; Jansson, S., 2013. The Norway spruce genome sequence and conifer genome evolution. Nature 497, 579–584.

Peuke, A.D.; Schraml, C.; Hartung, W.; Rennenberg, H., 2002. Identification of drought-sensitive beech ecotypes by physiological parameters. New Phytol. 154, 373–387.

Plomion, C.; Aury, J.-M.; Amselem, J.; Alaeitabar, T.; Barbe, V.; Belser, C.; Bergès, H.; Bodénès, C.; Boudet, N.; Boury, C.; Canaguier, A.; Couloux, A.; Da Silva, C.; Duplessis, S.; Ehrenmann, F.; Estrada-Mairey, B.; Fouteau, S.; Francillonne, N.; Gaspin, C.; Guichard, C.; Klopp, C.; Labadie, K.; Lalanne, C.; Le Clainche, I.; Leplé, J.-C.; Le Provost, G.; Leroy, T.; Lesur, I.; Martin, F.; Mercier, J.; Michotey, C.; Murat, F.; Salin, F.; Steinbach, D.; Faivre-Rampant, P.; Wincker, P.; Salse, J.; Quesneville, H.; Kremer, A., 2016. Decoding the oak genome: public release of sequence data, assembly, annotation and publication strategies. Mol. Ecol. Resour. 16, 254–265.

Pluess, A.R.; Weber, P., 2012. Drought-adaptation potential in *Fagus sylvatica*: linking moisture availability with genetic diversity and dendrochronology. PLoS ONE 7, e33636.

Pluess, A.R.; Frank, A.; Heiri, C.; Lalagüe, H.; Vendramin, G.G.; Oddou-Muratorio, S., 2016. Genome – environment association study suggests local adaptation to climate at the regional scale in *Fagus sylvatica*. New Phytol. 210, 589–601.

Pritchard, J.K.; Di Rienzo, A., 2010. Adaptation – not by sweeps alone. Nat. Rev. Genet. 11, 665–667.

Reich, P.B.; Oleksyn, J., 2008. Climate warming will reduce growth and survival of Scots pine except in the far north. Ecol. Lett. 11, 588–597.

Rellstab, C.; Gugerli, F.; Eckert, A.J.; Hancock, A.M.; Holderegger, R., 2015. A practical guide to environmental association analysis in landscape genomics. Mol. Ecol. 24, 4348–4370.

Rellstab, C.; Zoller, S.; Walthert, L.; Bodénès, C.; Lesur, I.; Pluess, A.R.; Sperisen, C.; Kremer, A.; Gugerli, F., in Vorb. Signatures of local adaptation in candidate genes of oaks (*Quercus* spp.) with respect to present and future climatic conditions.

Richter, S.; Kipfer, T.; Wohlgemuth, T.; Guerrero, C.C.; Ghazoul, J.; Moser, B., 2012. Phenotypic plasticity facilitates resistance to climate change in a highly variable environment. Oecologia 169, 269–279.

Ruosch, M.; Spahni, R.; Joos, F.; Henne, P.D.; van der Knaap, W.O.; Tinner, W., 2016. Past and future evolution of *Abies alba* forests in Europe – comparison of a dynamic vegetation model with palaeo data and observations. Glob. Chang. Biol. 22, 727–740.

Savolainen, O.; Pyhäjärvi, T.; Knürr, T., 2007. Gene flow and local adaptation in trees. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 38, 595–619.

Schoville, S.D.; Bonin, A.; François, O.; Lobreaux, S.; Melodelima, C.; Manel, S., 2012. Adaptive genetic variation on the landscape: methods and cases. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 43, 23–43.

Schueler, S.; Kapeller, S.; Konrad, H.; Geburek, T.; Mengl, M.; Bozzano, M.; Koskela, J.; Lefèvre, F.; Hubert, J.; Kraigher, H.; Longauer, R.; Olrik, D.C., 2013. Adaptive genetic diversity of trees for forest conservation in a future climate: a case study on Norway spruce in Austria. Biodiv. Conserv. 22, 1151–1166.

Skroppa, T.; Magnussen, S., 1993. Provenance variation in shoot growth components of Norway spruce. Silvae Genet. 42, 111–120.

Sork, V.L.; Aitken, S.N.; Dyer, R.J.; Eckert, A.J.; Legendre, P.; Neale, D.B., 2013. Putting the landscape into the genomics of trees: approaches for understanding local adaptation and population responses to changing climate. Tree Genet. Genomes 9, 901–911.

Sperisen, C.; Pluess, A.R.; Arend, M.; Brang, P.; Gugerli, F.; Heiri, C., 2016. Erhaltung genetischer Ressourcen im Schweizer Wald – heutige Situation und Handlungsbedarf angesichts des Klimawandels. In: Pluess, A.R.; Augustin, S.; Brang, P. (Red.), Wald im Klimawandel. Grundlagen für Adaptationsstrategien. Bundesamt für Umwelt BAFU, Bern; Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf; Haupt, Bern, Stuttgart, Wien. 367–383.

St Clair, J.B.; Howe, G.T., 2007. Genetic maladaptation of coastal Douglas-fir seedlings to future climates. Glob. Chang. Biol. 13, 1441–1454.

St Clair, J.B.; Mandel, N.L.; Vance-Borland, K.W., 2005. Genecology of Douglas fir in western Oregon and Washington. Ann. Bot. 96, 1199–1214.

Steane, D.A.; Potts, B.M.; McLean, E.; Prober, S.M.; Stock, W.D.; Vaillancourt, R.E.; Byrne, M., 2014. Genome-wide scans detect adaptation to aridity in a widespread forest tree species. Mol. Ecol. 23, 2500–2513.

Taeger, S.; Fussi, B.; Konnert, M.; Menzel, A., 2013. Large-scale genetic structure and drought-induced effects on

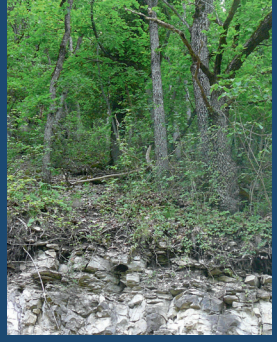
European Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings. Eur. J. For. Res. 132, 481–496.

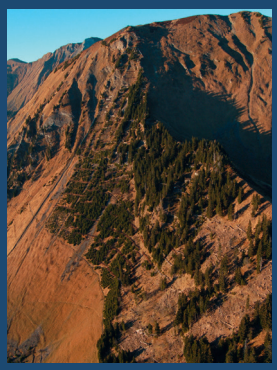
Tuskan, G.A.; DiFazio, S.; Jansson, S.; Bohlmann, J.; Grigoriev, I.; Hellsten, U.; Putnam, N.; Ralph, S.; Rombauts, S.; Salamov, A.; Schein, J.; Sterck, L.; Aerts, A.; Bhalerao, R.R.; Bhalerao, R.P.; Blaudez, D.; Boerjan, W.; Brun, A.; Brunner, A.; Busov, V.; Campbell, M.; Carlson, J.; Chalot, M.; Chapman, J.; Chen, G.-L.; Cooper, D.; Coutinho, P.M.; Couturier, J.; Covert, S.; Cronk, Q.; Cunningham, R.; Davis, J.; Degroeve, S.; Déjardin, A.; dePamphilis, C.; Detter, J.; Dirks, B.; Dubchak, I.; Duplessis, S.; Ehlting, J.; Ellis, B.; Gendler, K.; Goodstein, D.; Gribskov, M.; Grimwood, J.; Groover, A.; Gunter, L.; Hamberger, B.; Heinze, B.; Helariutta, Y.; Henrissat, B.; Holligan, D.; Holt, R.; Huang, W.; Islam-Faridi, N.I.; Jones, S.; Jones-Rhoades, M.; Jorgensen, R.; Joshi, C.; Kangasjärvi, J.; Karlsson, J.; Kelleher, C.; Kirkpatrick, R.; Kirst, M.; Kohler, A.; Kalluri, U.; Larimer, F.; Leebens-Mack, J.; Leplé, J.-C.; Locascio, P.; Lou, Y.; Lucas, S.; Martin, F.; Montanini, B.; Napoli, C.; Nelson, D.R.; Nelson, C.; Nieminen, K.; Nilsson, O.; Pereda, V.; Peter, G.; Philippe, R.; Pilate, G.; Poliakov, A.; Razumovskaya, J.; Richardson, P.; Rinaldi, C.; Ritland, K.; Rouzé, P.; Ryaboy, D.; Schmutz, J.; Schrader, J.; Segerman, B.; Shin, H.; Siddiqui, A.; Sterky, F.; Terry, A.; Tsai, C.-J.; Uberbacher, E.; Unneberg, P.; Vahala, J.; Wall, K.; Wessler, S.; Yang, G.; Yin, T.; Douglas, C.; Marra, M.; Sandberg, G.; Van de Peer, Y.; Rokhsar, D., 2006. The genome of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray). Science 313, 1596–1604.

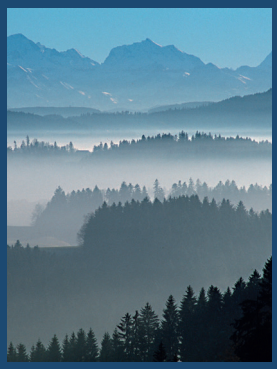
Vitasse, Y.; Delzon, S.; Bresson, C.C.; Michalet, R.; Kremer, A., 2009. Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. Can. J. For. Res. 39, 1259–1269.

Vitasse, Y.; Hoch, G.; Randin, C.F.; Lenz, A.; Kollas, C.; Scheepens, J.F.; Körner, C., 2013. Elevational adaptation and plasticity in seedling phenology of temperate deciduous tree species. Oecologia 171, 663–678.

Zimmermann, N.E.; Schmatz, D.R.; Gallien, L.; Körner, C.; Huber, B.; Frehner, M.; Küchler, M.; Psomas, A., 2016. Baumartenverbreitung und Standorteignung. In: Pluess, A.R.; Augustin, S.; Brang, P. (Red.), Wald im Klimawandel. Grundlagen für Adaptationsstrategien. Bundesamt für Umwelt BAFU, Bern; Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf; Haupt, Bern, Stuttgart, Wien. 199–221.







Anstieg der Waldgrenze, starker Borkenkäferbefall, sterbende Waldföhren in alpinen Trockentälern – der Klimawandel hinterlässt erste Spuren im Wald. Die langlebigen Bäume sind von der markanten Temperaturzunahme und den ausgeprägteren Trockenperioden stark betroffen.

Wie beeinflusst der Klimawandel die Verjüngung, das Wachstum und die Zusammensetzung der Wälder? In welchem Mass vermögen sich die Baumarten genetisch anzupassen? Ändert sich die Waldbrandgefahr? Welche Auswirkungen hat der Klimawandel auf die Holzproduktion, die Waldbiodiversität oder den Schutz vor Naturgefahren? Wie können Waldbesitzer und Förster mit angepasster Bewirtschaftung zum Erhalt der Waldleistungen beitragen, und was könnte dies kosten?

Diese und weitere Fragen werden basierend auf den Resultaten des Forschungsprogramms «Wald und Klimawandel» des Bundesamtes für Umwelt BAFU und der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL beantwortet. Das Buch fasst für Waldfachleute, Waldbesitzer und weitere Waldinteressierte den aktuellen Kenntnisstand zusammen.

Schweizerische Eidgenossenschaft
Confédération suisse
Confederazione Svizzera
Confederaziun svizra

Bundesamt für Umwelt BAFU

WSL Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL

ISBN 978-3-258-07995-0

Haupt NATUR