

Bedeutung der lokalen Anpassung in der Naturschutzgenetik

Christian Rellstab¹, Martin C. Fischer², Daniela Csencsics¹, Felix Gugerli¹ und Rolf Holderegger^{1,2}

¹ Eidg. Forschungsanstalt WSL, Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf.

² ETH Zürich, Institut für Integrative Biologie, Universitätstrasse 16, CH-8092 Zürich.

christian.rellstab@wsl.ch, martin.fischer@env.ethz.ch, daniela.csencsics@wsl.ch, felix.gugerli@wsl.ch, rolf.holderegger@wsl.ch

Wie gut sind Populationen, die durch Klimawandel und Habitatverluste gefährdet sind, an ihre heutigen und zukünftigen Umweltbedingungen angepasst? Welche Quellpopulationen eignen sich am ehesten für Wiederansiedlungen, damit sich gut angepasste Populationen im Zielhabitat entwickeln können? Bisher gaben bestenfalls ökologische Kriterien Hinweise, um solche Fragen zu klären. Inzwischen können neue genetische Labormethoden das Erbgut zu einem grossen Teil oder vollständig charakterisieren. Dank dieser Methoden ist es heute möglich, die anpassungsrelevante genetische Vielfalt abzuschätzen und zu untersuchen, welche Umweltfaktoren und Gene bei der lokalen Anpassung eine Rolle spielen. Damit lässt sich aussagen, welche Individuen oder Populationen am Untersuchungs- oder Zielort potenziell am besten angepasst sind.

1 Naturschutz und lokale Anpassung

Menschlich verursachte Prozesse wie der globale Klimawandel oder die intensive Landnutzung wirken sich auf viele Arten negativ aus. In der Schweiz steht zum Beispiel ein Drittel der Farne und Blütenpflanzen auf der Roten

Liste (CORDILLOT und KLAUS 2011), bei anderen Organismengruppen ist die Situation nicht besser. Lebensraumspezialisten sind besonders gefährdet, da sie beim Verlust ihres Lebensraums kaum Ausweichmöglichkeiten haben. Ein Beispiel dafür ist der Kleine Rohrkolben (*Typha minima*), eine konkurrenzschwache Pflanzenart, die sandige bis

schlickige Uferbereiche von Altwasern in Flussauen besiedelt (Abb. 1). Solche Lebensräume sind heute sehr selten, und daher kommt auch der früher verbreitete Kleine Rohrkolben nur noch an wenigen Orten in der Schweiz vor (CSENCICS und HOLDEREGGER 2014). In Deutschland sind sämtliche früheren Vorkommen erloschen. Arten wie der Kleine Rohrkolben, deren isolierte Populationen kaum eine natürliche Wiederbesiedlung ermöglichen, werden gelegentlich künstlich angesiedelt – entweder da, wo sie früher vorkamen, oder an neuen, geeignet erscheinenden Orten (CSENCICS und MÜLLER 2015). Dabei ist das Ziel, die Anzahl der Populationen und damit der Individuen zu erhöhen und so das langfristige Überleben der Art zu sichern. Bei Pflanzen verwendet man für Wiederansiedlungen Samen oder Jung-

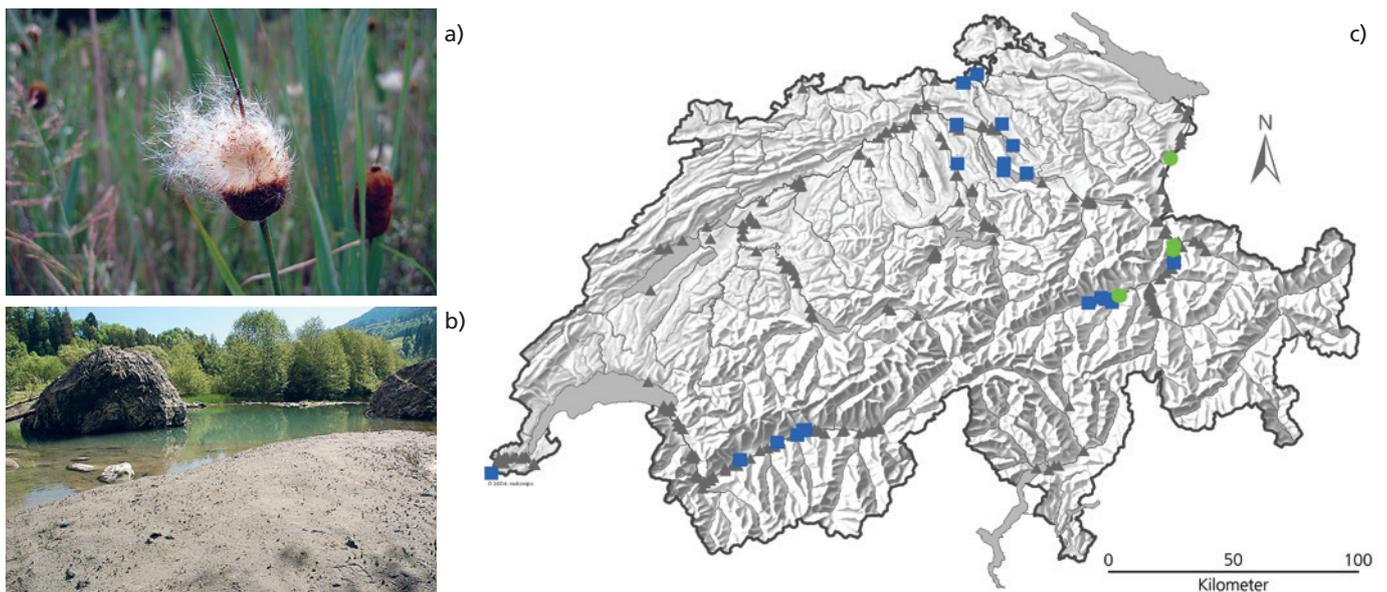


Abb. 1. Der Kleine Rohrkolben (*Typha minima*; a) benötigt zur Besiedlung sandige bis schlickige, bei Hochwasser neu geschaffene Rohböden in naturnahen Flussauen (b). Die Art ist in ihrem gesamten europäischen Verbreitungsgebiet gefährdet. In der Schweiz gibt es nur noch wenige natürliche Vorkommen (grüne Kreise; c), während sie früher an vielen grösseren Flüssen vorkam (graue Dreiecke). In verschiedenen Kantonen gibt es heute *Ex-situ*-Kulturen (Erhaltungskulturen) oder Wiederansiedlungen (blaue Quadrate; CSENCICS und HOLDEREGGER 2014). Fotos: Daniela Csencsics.

pflanzen von natürlichen Populationen oder *Ex-situ*-Kulturen (Erhaltungskulturen). Doch welche Population(en) soll man als Spender (Quellpopulation) für Wiederansiedlungen verwenden?

Genetische Vielfalt ist wertvoll und schützenswert (z.B. PERTOLDI *et al.* 2007), weil sie es Arten erlaubt, sich an ihre Umwelt anzupassen: Die Arten sind dann anpassungsfähig (HOLDEREGGER 2017, in diesem Band). Daher erscheint es naheliegend, für Wiederansiedlungen Populationen mit grosser genetischer Vielfalt auszuwählen. Ist diese nicht bekannt, könnte man statt der genetischen Vielfalt die Populationsgrösse als Auswahlkriterium verwenden, da grosse Populationen häufig eine grössere genetische Vielfalt beherbergen als kleine Populationen (LEIMU *et al.* 2006). Eine andere Möglichkeit ist, eine geographisch möglichst nahe gelegene Population zu verwenden, weil nähere Populationen sich normalerweise genetisch ähnlicher sind als solche, die weit entfernt voneinander sind (HOCHKIRCH 2016).

Auswahlkriterien wie genetische Vielfalt, Populationsgrösse oder geographische Distanz vernachlässigen aber einen ganz wichtigen evolutionären Faktor: die Fitness. Die klassische Definition von Fitness ist die Anzahl fortpflanzungsfähiger Nachkommen. Sie kann jedoch auch durch andere Merkmale beschrieben werden, zum

Beispiel bei Pflanzen durch die Keimungsrate, das Überleben oder die Anzahl gebildeter Samen. Individuen, die unter bestimmten Umweltbedingungen eine höhere Fitness haben als andere, geben mehr von ihrem Erbgut (=Genom) an die nächste Generation weiter als solche mit geringerer Fitness. Durch diese natürliche Auslese (=Selektion) entstehen so über Generationen hinweg Populationen, die an die lokalen Umweltbedingungen angepasst sind. Individuen in diesen Populationen haben insgesamt eine höhere Fitness als Individuen, die aus einer anderen Population eingeführt werden (KAWECKI und EBERT 2004). Für das oben genannte Beispiel der Wiederansiedlung des Kleinen Rohrkolbens wäre es daher sinnvoll, die an den Ort der Wiederansiedlung am besten angepasste Quellpopulation zu verwenden. Allerdings muss man sich bewusst sein, dass es auch Populationen gibt, die nicht lokal angepasst sind. Dieser Fall kann insbesondere dann auftreten, wenn hoher Genfluss in einer Population viele nicht-angepasste Genvarianten einbringt (z.B. Quellen-Senken-Dynamik, BOLLIGER und GUGERLI 2017, in diesem Band), wenn die effektive Populationsgrösse (z.B. Anzahl fortpflanzungsfähiger Individuen) sehr klein ist oder wenn der Selektionsdruck nicht sehr stark ist.

Doch wie findet man heraus, welches die am besten angepasste Popu-

lation ist? Eine naheliegende Möglichkeit ist es, Populationen zu verwenden, die aus sehr ähnlichen Lebensräumen stammen. Denn wenn eine Population an ihre lokalen Verhältnisse angepasst ist, sollte dies auch für ähnliche Lebensräume der Fall sein. Eine andere Möglichkeit ist, die Fitness der Individuen von möglichen Quellpopulationen unter den Bedingungen zu messen, die am Zielort herrschen. Dafür sind Experimente geeignet, sei es im Versuchsgarten oder durch Verpflanzungsversuche. Für viele seltene und gefährdete Arten und die meisten Tierarten sind Experimente aber keine Option. Oft ist auch nicht klar, welche Merkmale für die Fitness gemessen werden sollen. Zudem sind solche Experimente äusserst aufwändig. So nimmt man zum Beispiel an, dass bei Bäumen während der Keimung und Etablierung der Jungbäume die natürliche Auslese am stärksten ist. Viele Bäume tragen aber erst nach Jahrzehnten Früchte, und diese Früchte repräsentieren am Schluss den Genpool, der an die nächste Generation weitergegeben wird. Bei so langen Generationszeiten sind Fitnessexperimente somit eher ungeeignet.

Genetische Labormethoden sind eine interessante Alternative zu den Experimenten. Die genetische Zusammensetzung jedes Individuums ist das Resultat von vielfältigen, über viele Generationen wirkenden Prozessen wie Mutati-

Tab. 1. Unterschiede zwischen neutraler und anpassungsrelevanter genetischer Vielfalt, mit zugrundeliegenden Prozessen, genetischen Methoden und möglichen Fragen. Für mehr Details, siehe auch WIDMER und HOLDEREGGER (2016) und HOLDEREGGER (in diesem Band).

	Neutrale genetische Vielfalt	Anpassungsrelevante genetische Vielfalt
Definition	<ul style="list-style-type: none"> - Kein (direkter) Einfluss auf die Fitness - Im ganzen Erbgut zu finden 	<ul style="list-style-type: none"> - Einfluss auf die Fitness - Nur im Bereich funktioneller Gene zu finden
Prozesse	<ul style="list-style-type: none"> - Mutationen - Ausbreitung - Zufällige Veränderung der Häufigkeit von Genvarianten (Drift) - Genfluss 	<ul style="list-style-type: none"> - Natürliche Auslese (Selektion) - Lokale Anpassung
Genetische Methoden	<ul style="list-style-type: none"> - Mikrosatelliten - Bestimmung vieler Stellen der DNA (SNPs) - Sequenzierung des ganzen Erbguts 	<ul style="list-style-type: none"> - Bestimmung vieler Stellen der DNA (SNPs) - Sequenzierung von Genen mit bekannten Funktionen - Sequenzierung des ganzen Erbguts
Typische Fragen	<ul style="list-style-type: none"> - Wie gross ist die neutrale genetische Vielfalt? - Finden sich Hinweise auf Inzucht? - Wie sind Populationen untereinander vernetzt? - Wie gross ist die Populationsgrösse? - Wie hat sich die Populationsgrösse über die Zeit verändert? - Wie hoch ist der Anteil von Klonen in einer Population? 	<ul style="list-style-type: none"> - Wie gross ist die anpassungsrelevante genetische Vielfalt? - Welche Stellen im Erbgut sind an der lokalen Anpassung beteiligt? - Welche Umweltfaktoren sind für lokale Anpassung wichtig? - Welche Individuen/Populationen sind am besten angepasst?

onen, zufällige Veränderung der Allel-Häufigkeiten (Drift), Genfluss oder natürliche Auslese (Tab. 1). Genvarianten (=Allele), die unter bestimmten Umweltbedingungen die Fitness erhöhen, werden unter diesen Umweltbedingungen über Generationen hinweg durch die natürliche Auslese häufiger als andere. Ohne die Fitness zu bestimmen oder aufwändige Verpflanzungsexperimente durchzuführen, kann man daher mit genetischen Labormethoden die Spuren finden, welche die natürliche Auslese im Erbgut hinterlassen hat, und so lokale Anpassung erfassen und messen. Diesen Spuren kann man mit verschiedenen Methoden auf den Grund gehen (Kap. 3). Der vorliegende Artikel befasst sich insbesondere mit dieser genetischen Basis der lokalen Anpassung, wie sie in Labors untersucht werden kann.

2 Anpassungsrelevante genetische Vielfalt und Genomik

Grundsätzlich muss man zwischen sogenannter neutraler und anpassungsrelevanter (=adaptiver) genetischer Vielfalt unterscheiden (Tab. 1). Die neutrale genetische Vielfalt wird beeinflusst durch Prozesse wie Ausbreitung, Genfluss zwischen Populationen oder zufällige Veränderung der Häufigkeit von

Genvarianten. Sie wirkt sich auf das ganze Erbgut aus, beeinflusst die Fitness eines Individuums aber nicht direkt. Ein bekanntes Beispiel dafür sind Blutgruppen bei Menschen. Die Blutgruppe ist zwar genetisch bestimmt, aber unterliegt (mit Ausnahmen) nicht der natürlichen Auslese, da sie normalerweise die Fitness des Menschen nicht beeinflusst. Trotzdem liefert die neutrale genetische Vielfalt wichtige Informationen, zum Beispiel für die Bestimmung von Verwandtschaften oder über den Genfluss zwischen Populationen (HOLDEREGGER 2017, in diesem Band). Die anpassungsrelevante genetische Variation hingegen hat einen direkten Einfluss auf die Fitness der Individuen. Sie ist geprägt durch die natürliche Auslese jener Individuen, die gut an ihren lokalen Lebensraum angepasst sind. Dieser Prozess wirkt nur auf einen Teil des Erbguts.

Naturschutzgenetische Studien basierten bis vor kurzem hauptsächlich auf neutraler genetischer Vielfalt, beschrieben durch eine beschränkte Anzahl Stellen im Erbgut, z.B. wenige Mikrosatelliten. Dieser Ansatz hat neben vielen Vorteilen – er ist insbesondere gut etabliert und lässt sich einfach anwenden – auch gewichtige Nachteile: Einerseits lassen sich dadurch populationsgenetische Merkmale wie neutrale genetische Vielfalt, Genfluss oder Inzucht nur ungenau beschreiben (z.B. FISCHER *et al.* 2017; VÄLI *et al.* 2008),

da eben nicht das ganze Erbgut, sondern nur wenige Ausschnitte davon untersucht werden. Das könnte zu falschen Schlussfolgerungen und falschen daraus abgeleiteten Massnahmen führen (Abb. 2). Andererseits sagt diese neutrale genetische Vielfalt eben nichts über anpassungsrelevante genetische Vielfalt aus: Anpassung erfolgt ja an funktionellen Genen, die nicht neutral sind. Diese anpassungsrelevanten Stellen im Erbgut kann man nur finden, wenn man grosse Teile oder das ganze Erbgut von mehreren Individuen und Populationen untersucht (=Genomik). Der vorliegende Artikel beschreibt zwar nicht hauptsächlich die Rolle der Genomik, sondern die der lokalen Anpassung im Naturschutz. Da aber die Untersuchung der lokalen Anpassung oft durch genomische Methoden erfolgt, sind die beiden Themen eng miteinander verbunden.

Durch die riesigen Fortschritte der genetischen Labormethoden im letzten Jahrzehnt sind genomische Analysen häufig geworden. Mit den modernen Methoden können Tausende bis Millionen von Stellen (sogenannte SNPs – single-nucleotide polymorphisms) im Erbgut charakterisiert werden. Daher wurde in letzter Zeit zunehmend gefordert, genomische Methoden auch in der Naturschutzgenetik anzuwenden, um sowohl neutrale wie auch anpassungsrelevante genetische Vielfalt so genau wie möglich zu beschreiben (AL-

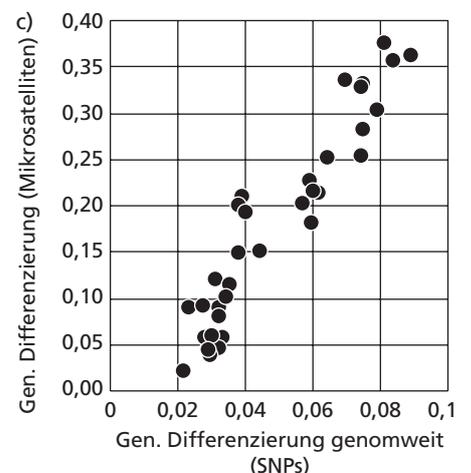
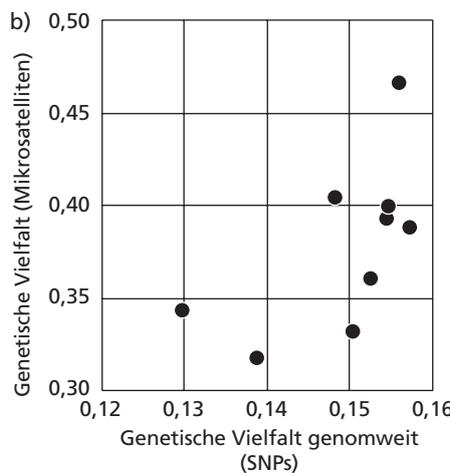


Abb. 2. Unabhängig davon, ob man neutrale oder anpassungsrelevante genetische Vielfalt untersucht, verschiedene genetische Untersuchungsmethoden werden unterschiedliche Resultate und Schlussfolgerungen nach sich ziehen. Bei der Hallerschen Schaumkresse (*Arabidopsis halleri*; a) entspricht die genetische Vielfalt (erwartete Heterozygotie, H_e), die mit 19 Mikrosatelliten geschätzt wurde, nicht jener, die über das ganze Erbgut hinweg mit >2 Millionen SNPs bestimmt wurde (b). Die Werte der genetischen Verschiedenheit der Populationen (genetische Differenzierung, F_{ST}) basierend auf Mikrosatelliten und SNPs passen hingegen gut zueinander, sind aber bei Mikrosatelliten fast viermal so hoch wie bei SNPs (c). Daten vereinfacht aus FISCHER *et al.* (2017). Foto: Martin C. Fischer.

LENDORF *et al.* 2010; McMAHON *et al.* 2014). Auf der anderen Seite gibt es auch Kritik an der Genomik im Naturschutz, weil es eine Kluft zwischen Wissenschaft und Praxis in Bezug auf Wissen, Technik, Computerprogramme und Finanzen gäbe (SHAFFER *et al.* 2015). Tatsächlich sind zum Beispiel in einer genomischen Untersuchung durch die enorm grossen Mengen an Daten die benötigten computer-technischen Ressourcen hoch. Es gibt aber schon einige Fälle, in denen die Naturschutzgenetik Genomik verwendet hat (aufgelistet in GARNER *et al.* 2016), zum Beispiel beim Nachweis von genetischer Durchmischung von wilden atlantischen Lachsen mit Lachsen aus Fischzuchten (GLOVER *et al.* 2013).

Der Schritt zur Genomik bringt der Naturschutzgenetik somit verbesserte naturschutzgenetische Analysen durch eine höhere Auflösung und Erfassung von anpassungsrelevanter genetischer Vielfalt. Daher ist es wichtig, zukünftig bei naturschutzgenetischen Untersuchungen vermehrt auf genomische Ansätze zu setzen (vgl. auch BIEBACH und KELLER 2017, in diesem Band).

3 Wie kann man die lokale Anpassung genetisch untersuchen?

Um die anpassungsrelevante genetische Variation zu untersuchen, müssen zuerst die Stellen im Erbgut gefunden werden, die bei der Anpassung eine Rolle spielen. Dazu untersucht man nach Möglichkeit 20 oder mehr Individuen von mehreren Populationen. Nach relativ umfassenden genomischen Labor- und Computeranalysen erhält man eine Liste von Tausenden bis Millionen von Stellen (SNPs) im Erbgut, die Unterschiede in der DNA-Sequenz zwischen Individuen aufweisen. Der überwiegende Teil dieser SNPs ist neutral, aber einige spielen für die lokale Anpassung eine Rolle (FISCHER *et al.* 2013). Diese müssen nun mit statistischen Verfahren identifiziert werden.

Es gibt verschiedene statistische Ansätze, um anpassungsrelevante Stellen im Erbgut zu finden (zusammengefasst in RELLSTAB *et al.* 2016a; WIDMER und HOLDEREGGER 2016). Im Naturschutz

sind es vorwiegend zwei Methoden, die in Frage kommen: Bei Ausreisser-Tests («outlier tests»; zusammengefasst in HOHENLOHE *et al.* 2010) wird nach Stellen im Erbgut gesucht, die zwischen Populationen extrem verschieden sind (hohe genetische Differenzierung, F_{ST}) im Vergleich zum Erbgut-weiten, neutralen Durchschnitt. Die Idee dahinter ist, dass Genvarianten, die unter gewissen Umweltbedingungen von Vorteil sind, in den dortigen Populationen häufig sind. Die anderen Genvarianten hingegen sind dort eher selten oder kommen gar nicht vor. Solche Stellen gelten als anpassungsrelevant und werden in einem nächsten Schritt mit den lokalen Umweltbedingungen und/oder der biologischen Funktion des betreffenden Gens in Bezug gesetzt. Bei der zweiten Methode, der Analyse von Umweltassoziationen (zusammengefasst in RELLSTAB *et al.* 2015), sucht man nach Stellen im Erbgut, an denen die Häufigkeiten von Genvarianten mit Umweltfaktoren zusammenhängen (Abb. 3a). Auch hier wird angenommen, dass gewisse Genvarianten bei bestimmten Standortbedingungen von Vorteil sind und daher dort häufiger vorkommen. Umweltassoziationen geben zusätzlich einen direkten Hinweis darauf, welcher Umweltfaktor für die Anpassung verantwortlich sein könnte. Idealerweise erfolgen danach wie bei den Ausreisser-Tests weitere Abklärungen, zum Beispiel die Überprüfung der funktionellen Rolle der als anpassungsrelevant identifizierten Gene mit Hilfe von Referenzdatenbanken.

Für Ausreisser-Tests und Umweltassoziationsanalysen gibt es mehrere wichtige Grundregeln. Erstens sollten die Untersuchungen einen so grossen Anteil des Erbguts wie möglich beinhalten. Nur dann kann man davon ausgehen, dass die wichtigen Anpassungsprozesse nicht verpasst werden. Ausserdem werden zahlreiche Merkmale, so auch die Fitness, von einer Vielzahl von Genen gesteuert. So wurde gezeigt, dass die Körpergrösse von Europäerinnen und Europäern mit über tausend Stellen im Erbgut zusammenhängt (z.B. TURCHIN *et al.* 2012). Zweitens ist es wichtig, dass man immer mehrere Populationen aufs Mal betrachtet, und es sollten sowohl die genetische Vielfalt als auch die Vielfalt an Lebensräumen, in denen die Art auftritt,

einigermassen abgedeckt sein. Drei bis fünf Populationen sind dabei das Minimum. Verpasst man es etwa, Populationen an sehr kalten oder sehr warmen Standorten in die Analyse miteinzubeziehen, wird man kaum die Stellen im Erbgut finden, die bei der Anpassung an die Temperatur eine wichtige Rolle spielen. Die Probenahme muss also mit grosser Sorgfalt geplant werden.

4 Wie kann man die Untersuchung der lokalen Anpassung in die Naturschutzgenetik integrieren?

Wenn anpassungsrelevante Stellen im Erbgut einmal bestimmt sind, lässt sich die anpassungsrelevante genetische Vielfalt von Populationen berechnen. So kann man zwischen Populationen vergleichen oder die Genvarianten identifizieren, die unter bestimmten Umweltbedingungen vorteilhaft sind. Für eine Wiederansiedlung – denken wir dabei wieder an den anfangs erwähnten Kleinen Rohrkolben – gibt es grundsätzlich zwei Möglichkeiten, wie man die Quellpopulation auswählen kann: Entweder man verwendet eine Population, die eine möglichst grosse anpassungsrelevante genetische Vielfalt (=Anpassungsfähigkeit, HOLDEREGGER in diesem Band) hat oder eine Population, die einen möglichst hohen Anteil der im Zielhabitat vorteilhaften Genvarianten aufweist (RELLSTAB *et al.* 2016b). Bei der ersten Variante ermöglicht man der neuen Population, möglichst breit abgestützt mit den heutigen und zukünftigen Umweltbedingungen zurechtzukommen. Möglicherweise bringt man aber unangepasste Genvarianten in die Population ein. Beim zweiten Ansatz geht man viel gezielter vor. Da aber die Fitnessrelevanz von Genvarianten oft noch nicht bewiesen ist, nimmt man ein gewisses Risiko in Kauf, dass man sich auf falsche Stellen im Erbgut stützt. Daher ist auch eine Kombination der oben genannten Ansätze attraktiv, also sowohl vielfältige wie auch angepasste Populationen auszuwählen. Zusätzlich könnten natürlich auch nicht-genetische Aspekte wie ähnliche ökologische Bedingungen und ähnliche äussere Merkmale berücksichtigt werden, um die Auswahl der

Quellpopulationen auf möglichst viele Pfeiler abzustützen.

Ein interessanter Ansatz, wie man Populationen für Wiederansiedlungen auswählen kann, kommt nicht von ungefähr aus dem Waldbereich. Die Kombination von langer Generationszeit und schnell voranschreitendem Klimawandel kann bei Waldbäumen zu einem hohen Grad von Fehlanpassung führen (AITKEN *et al.* 2008). Daher beschäftigt sich die Waldwirtschaft schon seit längerem mit der Idee, bei Pflanzungen standortfremdes, aber als angepasst eingeschätztes Saatgut zu verwenden. Die Auswahl solcher Quellbestände für Pflanzungen ist daher mit der Wahl einer Quellpopulation für die Wiederansiedlung einer gefährdeten Art zu vergleichen. Dieses Konzept der künstlichen Wanderung von Genen einer Art wird unter dem Begriff «assisted gene flow» zusammengefasst (AITKEN und BEMMELS 2016). Für solche Pflanzungen wird Saatgut aus Regionen verwendet, die heute das Klima haben, das zukünftig für den Zielstandort unter Klimawandel vorausgesagt wird. So könnte man z.B. Saatgut aus dem Tessin in der Nordschweiz ausbringen, damit die Jungpflanzen für die zukünftig höheren Temperaturen gewappnet sind. Hat man nun genomische Information zur Hand, trifft man die Auswahl solcher Quellpopulationen nicht nur basierend auf den Umweltbedingungen, sondern bezieht auch Kenntnisse über die anpassungsrelevante genetische Vielfalt ein. Man

kann also die Genvarianten, die am zukünftigen Standort einen Vorteil bringen, mittels Umweltassoziationen identifizieren (siehe oben) und dann Samen von Populationen verwenden, die diese Genvarianten enthalten.

Mit genomischer Information (aber auch mit fitnessrelevanten äusseren Merkmalen, siehe unten) lässt sich auch das Risiko der Fehlanpassung einer Population an ihre zukünftigen Umweltbedingungen unter Klimawandel berechnen (RELLSTAB *et al.* 2016b). Dabei misst man das Vorkommen und die Häufigkeit von anpassungsrelevanten Genvarianten in Populationen entlang eines Umweltgradienten und erstellt ein statistisches Modell, das deren Beziehung beschreibt. Anschliessend berechnet man, wie weit entfernt sich die Population vom zukünftigen Optimum befindet (Abb. 3b). Die genetische Distanz von der heutigen zur zukünftigen Situation stellt dann das Risiko der Fehlanpassung dar. Je kleiner die Distanz, desto kleiner die Fehlanpassung und desto grösser die bereits bestehende Anpassung an zukünftige Umweltbedingungen. Dieses Konzept beschreibt also das Risiko der Fehlanpassung am heutigen Standort in Bezug auf die zukünftig erwarteten Umweltbedingungen. Mit diesem Konzept lässt sich nicht nur das Risiko der Fehlanpassung einer Population an ihren zukünftigen Lebensraum abschätzen, sondern auch das Risiko der Fehlanpassung an einen anderen Lebensraum (GUGERLI *et al.* 2016;

ST. CLAIR und HOWE 2007). Hier wird es für den Naturschutz interessant. Wenn wir eine oder mehrere Populationen für eine Wiederansiedlung auswählen müssen, können wir mit diesem Konzept abschätzen, welche Population am zu besiedelnden Standort das kleinste Risiko von Fehlanpassung hat (Abb. 3c). Das Konzept des Risikos der Fehlanpassung wird also hier nicht im zeitlichen, sondern im räumlichen Sinne angewandt.

ST. CLAIR und HOWE (2007) berechneten das Risiko der Fehlanpassung des Nadelbaums Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) an zukünftige klimatische Bedingungen anhand von verschiedenen äusseren, fitnessrelevanten Merkmalen – also nicht anhand von Stellen im Erbgut. Gewisse Populationen wiesen ein sehr grosses Risiko der Fehlanpassung unter dem Klimawandel auf und sollten daher mit Genotypen aus südlicheren und tieferen Lagen ergänzt werden. In ähnlicher Weise zeigten FRANK *et al.* (2017), dass die Fichte (*Picea abies*) und die Buche (*Fagus sylvatica*) in der Schweiz eher schlecht an die zukünftigen Bedingungen angepasst sind. Im Gegensatz dazu dürfte die Weisstanne (*Abies alba*) weniger Probleme haben. Mit genomischen Daten untersuchten Rellstab *et al.* (2016b) das Risiko der Fehlanpassung der drei häufigsten Eichenarten der Schweiz im Hinblick auf den Klimawandel. Die Stieleiche (*Quercus robur*) war zwar im Vergleich zur Traubeneiche (*Q. petraea*) und Flaumeiche (*Q. pubescens*) poten-

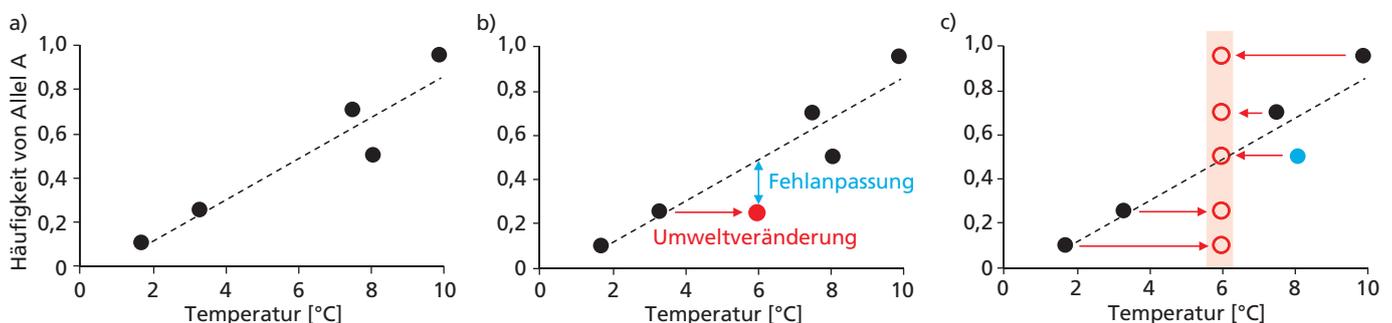


Abb. 3. a) Bei Umweltassoziationen werden Stellen im Erbgut gesucht, deren Genvarianten (Allel)-Häufigkeiten (hier die relative Häufigkeit der Genvariante A) in verschiedenen Populationen mit einem Umweltfaktor (hier Temperatur) zusammenhängen. b) Berechnung des Risikos der Fehlanpassung an zukünftige Umweltbedingungen nach RELLSTAB *et al.* (2016b). Dargestellt ist die relative Häufigkeit einer Genvariante (Allel A) in verschiedenen Populationen (schwarze Punkte) entlang eines Temperaturgradienten. Verändern sich in Zukunft die Temperaturverhältnisse in einer Population (roter Pfeil und Punkt), stellt die Länge des blauen Pfeils (Distanz zum berechneten Modell, gestrichelte Linie) die genetische Fehlanpassung dar. c) Dieses Konzept kann auch im räumlichen Sinn für eine Wiederansiedlung im Naturschutz verwendet werden. Der rote Bereich zeigt die Umweltbedingung am Zielort an, die schwarzen Punkte die möglichen Quellpopulationen, die in Betracht gezogen werden. Die Population (blau), die nach der Verschiebung entlang der X-Achse (Wiederansiedlung, rote Punkte) am nächsten bei der gestrichelten Linie liegt, hat das kleinste Risiko der Fehlanpassung am Zielort.

ziell am besten an die steigenden Temperaturen angepasst, aber am schlechtesten an die abnehmende Wasserverfügbarkeit. Dieses Resultat deckt sich mit den ökologischen Bedürfnissen der drei Eichenarten: Die Stieleiche ist vor allem in warmen (da tief gelegen) und feuchten Lagen im Mittelland zu finden und potenziell am besten an die steigenden Temperaturen und am schlechtesten an die zunehmende Bodentrockenheit angepasst. Trauben- und Flaumeiche findet man hingegen in trockeneren Lebensräumen und scheinen am besten für die zunehmende Trockenheit gewappnet zu sein.

5 Monitoring der anpassungsrelevanten genetischen Vielfalt

Die lokale Anpassung als einer der wichtigsten Prozesse der Evolution spielt also bei Umweltveränderungen – ob vom Menschen verursacht oder nicht – eine grosse Rolle. Naturschutzrelevante Arten wie der Kleine Rohrkolben bestehen oft aus kleinen und isolierten Populationen. Gerade bei ihnen ist es wichtig abzuschätzen, ob sich eine Art oder eine Population anpassen kann oder ob Eingriffe durch das Naturschutzmanagement nötig sind. Trotzdem hat die Naturschutzgenetik diesen wichtigen Aspekt bislang vernachlässigt und sich mehrheitlich auf Untersuchungen der neutralen genetischen Vielfalt konzentriert (GARNER *et al.* 2016; SHAFER *et al.* 2015). Dank neuen Labormethoden, gekoppelt mit sinkenden Kosten, verändert sich aber diese Situation. Genomische Analysen sind heute für viele Arten machbar. Es ist an der Zeit, dass diese Möglichkeiten auch in der Naturschutzpraxis genutzt werden.

Obwohl wir in diesem Artikel eine Wiederansiedlung als Beispiel genommen haben, lässt sich die Information über anpassungsrelevante genetische Vielfalt auch für andere Ansätze im Naturschutz verwenden. So kann man damit zum Beispiel die anpassungsrelevante Vielfalt von Populationen und Arten generell einschätzen oder zu schützende Populationen priorisieren oder bestimmen («conservation units»). Genomische Daten können ausserdem – wie oben gezeigt – helfen, die für den

Naturschutz relevanten Masse wie Inzucht, Populationsgrösse oder Anzahl Klone genauer zu bestimmen als mit den bisher verwendeten Methoden.

Ein Bereich, wo anpassungsrelevante genetische Vielfalt und damit genomische Daten besonders wichtig wären, ist das genetische Monitoring. Dort wird verfolgt, wie genetische Vielfalt von Arten und Populationen sich in der Zeit verändert (HOLDEREGGER 2017, in diesem Band). Ein wichtiger Schritt hierzu wäre es, die anpassungsrelevante genetische Vielfalt von ausgewählten, für den Naturschutz bedeutsamen Arten zu integrieren. Damit könnten auch die Forderungen der Biodiversitätsstrategie der Schweiz betreffend dem Monitoring der genetischen Vielfalt als der grundlegenden Komponente der Biodiversität erfüllt werden (Schweizerische Eidgenossenschaft 2012).

Dank

Wir bedanken uns für die finanzielle Unterstützung der hier vorgestellten Forschungsarbeiten durch den Schweizerischen Nationalfonds (SNF), das Bundesamt für Umwelt (BAFU) und das von der WSL und dem BAFU unterstützte Forschungsprogramm Wald und Klimawandel. Das Verfassen des Artikels wurde durch die SNF-Projekte 31003A_152664/1 (CR, FG) und CRSI33_127155 (MCF), das Adaptation to a Changing Environment (ACE) Center der ETH Zürich (MCF) sowie das KTI-Projekt 19204.1 PFLSLS (DC, RH) ermöglicht.

6 Literatur

AITKEN, S.N.; BEMMELS, J.B., 2016: Time to get moving: assisted gene flow of forest trees. *Evol. Appl.* 9, 1: 271–290.

AITKEN, S.N.; YEAMAN, S.; HOLLIDAY, J.A.; WANG, T.L.; CURTIS-MCLANE, S., 2008: Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evol. Appl.* 1, 1: 95–111.

ALLENDORE, F.W.; HOHENLOHE, P.A.; LUIKART, G., 2010: Genomics and the future of conservation genetics. *Nat. Rev. Genet.*, 11, 10: 697–709.

BIEBACH, I.; KELLER, L., 2017: Inzucht und ihre Bedeutung für den Naturschutz.

WSL Ber. 60: 15–22.

BOLLIGER, J.; GUGERLI, F., 2017: Isoliert oder vernetzt? Auswirkungen der Landschaft auf den Genfluss. *WSL Ber.* 60: 23–29.

CORDILLOT, F.; KLAUS, G., 2011: Gefährdete Arten in der Schweiz: Synthese Rote Listen, Stand 2010. *Umweltzustand Nr. 1120*. Bundesamt für Umwelt, BAFU.

CSENCICS, D.; HOLDEREGGER, R., 2014: Kleiner Rohrkolben – Genetische Grundlagen für erfolgreiche Wiederansiedlungen. *N+L inside* 4, 14: 21–25.

CSENCICS, D.; MÜLLER, N., 2015: Die Bedeutung der genetischen Vielfalt bei Wiederansiedlungsprojekten – Untersuchungen am Zwerg-Rohrkolben (*Typha minima*) im Naturpark Tiroler Lech. *AN-liegen Nat.* 37, 2: 67–76.

FISCHER, M.C.; RELLSTAB, C.; TEDDER, A.; ZOLLER, S.; GUGERLI, F.; SHIMIZU, K.K.; HOLDEREGGER, R.; WIDMER, A., 2013: Population genomic footprints of selection and associations with climate in natural populations of *Arabidopsis halleri* from the Alps. *Mol. Ecol.*, 22, 22: 5594–5607.

FISCHER, M.C.; RELLSTAB, C.; LEUZINGER, M.; ROUMET, M.; GUGERLI, F.; SHIMIZU, K.K.; HOLDEREGGER, R.; WIDMER, A., 2017: Estimating genomic diversity and population differentiation – an empirical comparison of microsatellite and SNP variation in *Arabidopsis halleri*. *BMC Genomics* 18, 1: 69.

FRANK, A.; HOWE, G.T.; SPERISEN, C.; BRANG, P.; ST. CLAIR, J.B.; SCHMATZ, D.R.; HEIRI, C., 2017: Risk of genetic maladaptation due to climate change in three major European tree species. *Glob. Chang. Biol.* doi: 10.1111/gcb.13802.

GARNER, B.A.; HAND, B.K.; AMISH, S.J.; BERNATCHEZ, L.; FOSTER, J.T.; MILLER, K.M.; MORIN, P.A.; NARUM, S.R.; O'BRIEN, S.J.; ROFFLER, G.; TEMPLIN, W.D.; SUNNUCKS, P.; STRAIT, J.; WARHEIT, K.I.; SEAMONS, T.R.; WENBURG, J.; OLSEN, J.; LUIKART, G., 2016: Genomics in conservation: case studies and bridging the gap between data and application. *Trends Ecol. Evol.* 31, 2: 81–83.

GLOVER, K.A.; PERTOLDI, C.; BESNIER, F.; WENNEVIK, V.; KENT, M.; SKAALA, O., 2013: Atlantic salmon populations invaded by farmed escapees: quantifying genetic introgression with a Bayesian approach and SNPs. *BMC Genetics* 14: 19.

GUGERLI, F.; FRANK, A.; RELLSTAB, C.; PLU-ESS, 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; Bern, Haupt. 93–113.
- HOCHKIRCH, A., 2016: Geografische Strukturen. In: HOLDEREGGER, R.; SEGELBACHER, G. (Red.) Naturschutzgenetik: Ein Handbuch für die Praxis. Bern, Haupt. 89–106.
- 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, 9: 1059–1071.
- HOLDEREGGER, R., 2017: Genetik im Naturschutz: Eine Übersicht. *WSL Ber.* 60: 7–13.
- KAWECKI, T.J.; EBERT, D., 2004: Conceptual issues in local adaptation. *Ecol. Lett.* 7, 12: 1225–1241.
- LEIMU, R.; MUTIKAINEN, P.; KORICHEVA, J.; FISCHER, M., 2006: How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? *J. Ecol.* 94, 5: 942–952.
- McMAHON, B.J.; TEELING, E.C.; HÖGLUND, J., 2014: How and why should we implement genomics into conservation? *Evol. Appl.* 7, 9: 999–1007.
- PERTOLDI, C.; BIJLSMA, R.; LOESCHKE, V., 2007: Conservation genetics in a globally changing environment: present problems, paradoxes and future challenges. *Biodivers. Conserv.* 16, 14: 4147–4163.
- RELLSTAB, C.; GUGERLI, F.; ECKERT, A.; HANCOCK, A.; HOLDEREGGER, R., 2015: A practical guide to environmental association analysis in landscape genomics. *Mol. Ecol.*, 24, 17: 4348–4370.
- RELLSTAB, C.; PLUESS, A.R.; GUGERLI, F., 2016a: Lokale Anpassung bei Waldbaumarten: genetische Prozesse und Bedeutung im Klimawandel. *Schweiz. Z. Forstwes.* 167, 6: 333–340.
- RELLSTAB, C.; ZOLLER, S.; WALTHERT, L.; BODÉNÈS, C.; LESUR, I.; PLUESS, A.; SPERISEN, C.; KREMER, A.; GUGERLI, F., 2016b: Signatures of local adaptation in candidate genes of oaks (*Quercus* spp.) with respect to present and future climatic conditions. *Mol. Ecol.* 25, 23: 5907–5924.
- Schweizerische Eidgenossenschaft, 2012: Strategie Biodiversität Schweiz. BAFU, Bern.
- SHAFER, A.B.A.; WOLF, J.B.W.; ALVES, P.C.; BERGSTRÖM, L.; BRUFORD, M.W.; BRÄNNSTRÖM, I.; COLLING, G.; DALÉN, L.; DE MEESTER, L.; EKBLÖM, R.; FAWCETT, K.D.; FIOR, S.; HAJIBABAEI, M.; HILL, J.A.; HOEZEL, A.R.; HÖGLUND, J.; JENSEN, E.L.; KRAUSE, J.; KRISTENSEN, T.N.; KRÜTZEN, M.; MCKAY, J.K.; NORMAN, A.J.; OGDEN, R.; ÖSTERLING, E.M.; OUBORG, N.J.; PICCOLO, J.; POPOVIC, D.; PRIMMER, C.R.; REED, F.A.; ROUMET, M.; SALMONA, J.; SCHENKAR, T.; SCHWARTZ, M.K.; SEGELBACHER, G.; SENN, H.; THAULOW, J.; VALTONEN, M.; VEALE, A.; VERGEER, P.; VIJAY, N.; VILÀ, C.; WEISSENSTEINER, M.; WENNERSTRÖM, L.; WHEAT, C.W.; ZIELINSKI, P., 2015: Genomics and the challenging translation into conservation practice. *Trends Ecol. Evol.* 30, 2: 78–87.
- ST. CLAIR, J.B.; HOWE, G.T., 2007: Genetic maladaptation of coastal Douglas-fir seedlings to future climates. *Glob. Chang. Biol.* 13, 7: 1441–1454.
- TURCHIN, M.C.; CHIANG, C.W.K.; PALMER, C.D.; SANKARARAMAN, S.; REICH, D.; HIRSCHHORN, J.N.; ANTHROPOMETRIC, G.I., 2012: Evidence of widespread selection on standing variation in Europe at height-associated SNPs. *Nat. Genet.* 44, 9: 1015–1019.
- VÄLI, U.; EINARSSON, A.; WAITS, L.; ELLEGREN, H., 2008: To what extent do microsatellite markers reflect genome-wide genetic diversity in natural populations? *Mol. Ecol.* 17, 17: 3808–3817.
- WIDMER, A.; HOLDEREGGER, R., 2016: Anpassung und Anpassungsfähigkeit. In: HOLDEREGGER, R.; SEGELBACHER, G. (Red.) Naturschutzgenetik: Ein Handbuch für die Praxis. Bern, Haupt. 43–58.

Abstract

The relevance of local adaptation for conservation genetics

Natural selection results in populations that are adapted to their local environment. The field of conservation genetics has so far mainly looked at neutral genetic variation that is not directly linked to local adaptation. However, it would be reasonable to know which populations are best adapted when it comes to conservation measures like re-introductions or translocations. Modern genetic methods that can describe a large part of or even the whole genome (genomics) enable the estimation of adaptive genetic variation and the identification of environmental factors and genes that play a major role in local adaptation. As a result, one can determine which individuals and populations are potentially best adapted to the environment at the investigated locations. Here, we present possible applications for integrating genomic approaches in conservation strategies that should help mitigating potentially detrimental effects of management practice on small, vulnerable populations of rare species.

Keywords: adaptive genetic variation, conservation genomics, landscape genomics, local adaptation, natural selection, neutral genetic variation, next-generation sequencing, translocation.