Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss foresty journal = Journal forestier suisse

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 109 (1958)

Heft: 8-9

Artikel: Populationsgenetische Probleme in der Baumrassenforschung und Forstpflanzenrüchtung

Autor: Stern, K.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-766288

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 21.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Populationsgenetische Probleme in der Baumrassenforschung und Forstpflanzenzüchtung

Von *K. Stern,* Schmalenbeck

Die ersten Anfänge «forstgenetischer» Forschung fallen in eine Zeit, zu der man noch keine klaren Vorstellungen von den biologischen Prinzipien besaß, die heute trotz vieler noch ungelöster Einzelfragen als festes Fundament sowohl einer mehr theoretisch orientierten als auch der direkt auf praktische Zielsetzung ausgerichteten Baumrassenforschung und Forstpflanzenzüchtung angesehen werden können. Die Geschichte der Forstgenetik, wie sie Syrach-Larsen (1956) in einem Kapitel seines Buches entwirft, ist demzufolge in ihren Anfängen, aber auch noch zu einer Zeit, da man bereits über fundierte Kenntnisse des Wesens der Vererbung verfügte, weitgehend mit rein empirischen Arbeiten verknüpft, die nur in losem Zusammenhang zueinander stehen, und wie sie anders wohl auch gar nicht möglich gewesen wären. Aehnliches gilt natürlich auch für die Tier- und Kulturpflanzenzüchtung, während die theoretische Vererbungslehre dieser Zeit Domäne der Philosophen oder philosophierender Naturwissenschaftler war (lesenswert ist in diesem Zusammenhang etwa die Darstellung von Barthelmeß 1952). Trotzdem wurden schon in dieser ersten Periode wertvolle Ergebnisse erhalten, deren bedeutendstes wohl der Nachweis war, daß ausgeprägte Rassenunterschiede bei allen Holzarten mit größerem Verbreitungsgebiet vorhanden sind.

Wenn trotz wachsender Erkenntnisse der Grundlagengenetik nach Wiederentdeckung der Mendel'schen Gesetze um 1900 ihr Einfluß auf die forstgenetische Arbeit in engen Grenzen blieb, so mag dies mehrere Gründe gehabt haben:

1. Waren die gefundenen Gesetzmäßigkeiten in der zunächst dargebotenen, einfachsten Form nicht geeignet, direkt als theoretische Grundlage detaillierter Forschungsarbeiten auf unser Gebiet übernommen zu werden: «Solange aber nicht exakt nachgewiesen ist, daß die bei Bäumen interessierenden Eigenschaften alle nach den Schemen behandelt werden können, die in den Einführungen in die Genetik stehen ... müssen wir das gesamte Spektrum der bestehenden Möglichkeiten berücksichtigen» (Marquardt 1956). Sie mußten vielmehr zunächst in Formen gebracht werden, welche der verwirrenden Vielfalt der Erscheinungen gerecht werden, und wir wollen nicht verschweigen, daß wir auch heute noch erst am Anfang einer Entwicklung stehen, die diesem Ziele innerhalb der Grenzen des jeweils Erreichbaren nahezukommen sucht.

2. War es die Sprödigkeit des Objekts: Langlebigkeit der Baumarten, enormer Flächenbedarf, hohe Kosten u. a. und die damit in Zusammenhang stehenden Behinderungen der Experimente, die erst und auch nur teilweise in jüngster Zeit durch geeignete Techniken überwunden werden konnten.
3. Hat infolge dieser Schwierigkeiten die genetische Arbeit mit baumförmigen Gewächsen für den Genetiker nur bescheidenen Reiz geboten, und schließlich
4. war man gezwungen mit Material zu arbeiten, das aus noch unberührten Wildpopulationen stammte und allein aus diesem Grunde seine eigene Problematik in sich zu bergen schien.

Die Zielsetzung dieser zweiten Periode forstgenetischer Forschung nun, deren Beginn wir etwa in die Jahre nach dem Ersten Weltkrieg verlegen können, mußte es sein, festzustellen, welche Bedeutung die Tatsache der Differenzierung der Baumarten in verschiedene Rassen für die moderne Forstwirtschaft mit ihren teilweise einschneidenden Eingriffen in das Gefüge der natürlichen Wälder besaß, welche Risiken sie boten und welche ökonomischen Vorteile man daraus ziehen konnte. Daneben hatte sie den Nachweis zu führen, daß sich die Formenmannigfaltigkeit aller Baumarten für eine züchterische Nutzung eignete und gleichzeitig adäquate Methoden zu entwickeln. Es ist wahrscheinlich ein Vorteil, daß in dieser Periode die Spezialisierung der forstlichen Forschung noch nicht so weit fortgeschritten war, daß die beteiligten Forscher nur mehr auf einem kleinen Spezialgebiet den Ueberblick halten konnten. So war es möglich, Baumrassenforschung und Forstpflanzenzüchtung als Teile der forstlichen Produktionslehre, als «Waldbaugrundlagen» zu behandeln und sie an den ihr zukommenden Platz zu rücken. Sie konnten auf diese Weise teilhaben an den Ergebnissen der anderen Disziplinen dieses Faches, insbesondere der Ertrags- und Standortskunde, mit denen die Baumrassenforschung bis heute eng verbunden ist.

In den letzten Jahren nun ist es mehr und mehr deutlich geworden, daß die Forstgenetik -- unter dieser nicht ganz befriedigenden Bezeichnung pflegt man Baumrassenforschung und Forstpflanzenzüchtung neuerdings zusammenzufassen – nicht nur ihre eigene Organisationsform verlangt, sondern darüber hinaus fortschreitend ein Eigenleben zu führen beginnt und führen muß, wenn sie mit optimalem Erfolg weiterarbeiten will. Sie wird damit zwangsläufig immer mehr zu einem Zweig der «angewandten Genetik» und damit zu einem neuen und selbständigen Arbeitsgebiet innerhalb der Forstwissenschaften.

Diese Entwicklung ist unumgänglich, wenn sie ihrer dritten Aufgabe gerecht werden will: Der *Erklärung* der Unterschiede zwischen den Baumrassen, der Ursachen ihrer Entstehung usw. und der Aufgabe, eine plan-

mäßige Züchtungsarbeit mit Forstpflanzen vorzubereiten und einzuleiten. Es dürfte damit auch zunehmende Schwierigkeiten bereiten, mit der forstlichen Praxis die notwendige, enge Beziehung zu halten und das gegenseitige Verstehen zu gewährleisten, wie es in den ersten beiden Perioden noch selbstverständlich war. Vf. ergreift deshalb gern die Gelegenheit, an dieser Stelle einiges über die Tatsachen und Zusammenhänge auszuführen, welche zu dieser Entwicklung führten. Einer der Hauptgründe hierfür sind die Fortschritte, welche Genetik und Züchtungsforschung in den zurückliegenden zwei oder drei Jahrzehnten gemacht haben. Die Uebertragung der hier gewonnenen Resultate auch auf forstliches Gebiet macht darüber hinaus Experimentiertechniken erforderlich, wie sie bislang in den Forstwissenschaften nicht üblich waren. Die grundlegenden Arbeiten hierzu, nun schon auf forstlichem Gebiet, wurden zum größten Teil in den nordischen Ländern und den USA geleistet, während auf dem europäischen Kontinent infolge geringeren Mitteleinsatzes und der Kriegsereignisse nur in bescheidenem Umfang gearbeitet werden konnte.

Um den Ausgangspunkt zu schaffen, seien im folgenden die Prinzipien der Mendelvererbung kurz gestreift, soweit dies zum Verständnis hier unbedingt erforderlich ist: Träger der Vererbung sind sehr kleine, hypothetische Körper, die «Gene». Sie werden mittels eines komplizierten Mechanismus bei den Zellteilungen in bestimmter Weise weitergegeben. Jede Körperzelle besitzt als Folge dieses Mechanismus entweder ein bestimmtes Gen doppelt oder einmal und zusammen mit einem alternativen Gen (Allel) oder gar nicht. Im letzteren Falle ist das alternative Allel in doppelter Zahl vorhanden. «Allele» sind stets am gleichen «Genort» lokalisiert, dem «Locus», und es ist deshalb für unsere Zwecke einfacher, vom Locus auszugehen.

Da bei den normalen Zellteilungen der Genbestand jeder Zelle eine exakte Reproduktion des Genbestandes einer einzigen, bei der Kopulation entstandenen Mutterzelle ist und der ganze, vielzellige Organismus letztlich auf diese einzige Zelle zurückgeht, sind unter unserem Gesichtswinkel alle Körperzellen identisch, und es ist deshalb berechtigt, nur von einer einzigen zu sprechen, der «Zygote». Sie entsteht durch Verschmelzen zweier Geschlechtszellen, der «Gameten», die jeden Locus nur einmal besitzen. Hier also, bei der Bildung der Zygoten und umgekehrt, bei der normalen Produktion von Gameten aus der Zygote müssen die primären Ursachen für das Phänomen der Vererbung zu suchen sein. Es ist damit ein in erster Hand statistisches Problem, da es die Verteilung der Gene auf Gameten und Zygoten zum Gegenstand hat.

Nehmen wir an, ein bestimmter Locus sei durch zwei Allele A und a okkupiert. Dann sind die Zygoten AA, Aa und aa möglich, wenn man alle anderen Loci außer Betracht läßt. In gleicher Weise können die Gameten hinsichtlich dieses einen Locus beschrieben werden durch A

und a. Die «Homozygoten» AA und aa können selbstverständlich Gameten ausschließlich des gleichen Typs bilden, während die «Heterozygote» Aa beide Typen zu liefern vermag, und zwar im Verhältnis 1:1. Aus diesen Gameten nun können wiederum nur Zygoten hervorgehen, deren genetische Konstitution durch diese Verhältnisse vorausbestimmt ist. Auf diese Weise ist es möglich, bei bekanntem Genotyp der Eltern die zu erwartenden Verhältnisse der Nachkommenschaft vorauszusagen, selbstverständlich in Form eines Wahrscheinlichkeitsrahmens, in den sich die erwarteten Häufigkeiten bestimmter Genotypen einordnen lassen.

Die Mendelgenetik bietet also, wie bereits bemerkt, als theoretische Grundlage für die Erklärung der Uebertragung des Erbgutes von den Eltern auf die Nachkommenschaften eine statistische Konzeption. Das wird noch deutlicher, wenn man von einzelnen elterlichen Zygoten zur «Population» übergeht, zu einer Vielzahl von Individuen der gleichen Art, die in einem gemeinsamen Areal zusammenleben. Die Häufigkeiten bestimmter Genotypen in einer solchen Population hängen natürlich primär von den Häufigkeiten der vorhandenen Gene ab. Waren bei Untersuchung der Nachkommenschaft nur zweier Eltern die möglichen Genhäufigkeiten durch die Anzahl vorhandener Loci festgelegt (AA $\times$ AA, mit der Häufigkeit für das Gen A von $q = 1{,}0$; AA $\times$ Aa mit $q = 0{,}75$; Aa $\times$ Aa und AA $\times$ aa mit $q = 0{,}5$; aa $\times$ Aa mit $q = 0{,}25$ sowie aa = aa mit $q = 0$), so sind sie es in einer Population nicht, vielmehr kann q hier alle Werte zwischen 1 und 0 annehmen, wenn die Population genügend groß ist.

Die Häufigkeit des Auftretens bestimmter Zygoten ist aber nicht ausschließlich von den Genhäufigkeiten bestimmt, sondern natürlich auch von der Verteilung der Gene auf die Zygoten. Diese wiederum wird weitgehend mitbestimmt durch die Art der Befruchtung. So wird in einer Population von Selbstbefruchtern der Anteil der Homozygoten laufend zunehmen, wie man sich leicht klar macht. Doch ist dieser Fall bei Waldbäumen wahrscheinlich nicht sehr häufig, so daß er hier außer Betracht bleiben kann. (So sind bei den Koniferen nach Wissen Vf. bisher nur zwei Fälle ausgesprochener Selbstfertilität bekannt: Picea omorica [Langner 1957] und Sequoia gigantea [eigene unveröffentlichte Untersuchung], die bezeichnenderweise zwei Arten mit sehr kleinem Areal betreffen. Doch kann auf diesen theoretisch hochinteressanten Zusammenhang hier nicht weiter eingegangen werden.)

Dieser Sachverhalt nun ist der primäre Grund für die Ausklammerung der «Populationsgenetik» als eigene Disziplin innerhalb der Vererbungslehre. Sie hat sich also mit der Genetik ganzer Populationen auseinanderzusetzen, mit deren Reproduktion unter bestimmten Verhältnissen und den Auswirkungen von Einflüssen, die außerhalb oder innerhalb der Population selbst zu suchen sein mögen und auf ihre genetische Konsti-

tution einwirken. Deshalb ist die «Forstgenetik» nichts anderes, als eine Anwendung der Populationsgenetik auf ein spezielles Objekt – die Waldbaumpopulationen.

Am Anfang einer systematischen Untersuchung steht in der Regel die Konstruktion eines Idealfalls, von dem ausgehend man die Effekte einzelner, als wirksam erkannter Faktoren einzuschätzen beginnt. Die «Idealpopulation» nun ist durch die sogenannte «Hardy-Weinberg-Regel» beschrieben und definiert, die vor gerade einem halben Jahrhundert von beiden Autoren gleichzeitig und unabhängig voneinander gefunden wurde (Hardy 1908, Weinberg 1908), und das Jahr 1908 kann dementsprechend als Geburtsjahr der Populationsgenetik gelten.

Entsprechend dem Charakter dieses Wissenszweiges handelt es sich auch bei der «Hardy-Weinberg-Regel» wieder um eine statistische Aussage, der folgende Fragestellung zugrunde liegt: Welche genetische Zusammensetzung weist eine Population auf, in der

a) die Zahl der Individuen genügend groß ist, um Zufallseffekte auszuschalten,
b) alle beteiligten Gene gleiche Wahrscheinlichkeit besitzen, auch in der folgenden Generation mit gleicher Häufigkeit zu erscheinen, weil
c) das Milieu unverändert und gleichmäßig bleibt und
d) die Befruchtung uneingeschränkt zufallsmäßig ist, also jedes Individuum der Population mit gleicher Wahrscheinlichkeit von jedem anderen der Population befruchtet werden kann oder umgekehrt?

Die Antwort ist relativ einfach: Es stellt sich ein Gleichgewicht ein, dessen Lage ausschließlich durch die Genhäufigkeiten bestimmt ist und – bezogen auf nur ein Allelenpaar A und a – folgende Form annimmt:

$$q^2AA + 2q\,(1-q)\,Aa + (1-q)^2aa$$

Hierin bezeichnet q wiederum die relative Häufigkeit des Allels A und (1–q) dementsprechend diejenige des Allels a. Bei $q = (1-q) = 0{,}5$, wenn also beide Allele in gleicher Häufigkeit vertreten sind, erhält man beispielsweise

$$0{,}25\,AA + 0{,}50\,Aa + 0{,}25\,aa$$

und dieses Verhältnis würde unter den Voraussetzungen der Hardy-Weinberg-Regel in allen folgenden Generationen unverändert bleiben.

Darüber hinaus kann man sich leicht selbst klar machen, daß der «Gleichgewichtszustand» für A und a schon nach einer einzigen Generation zufallsmäßiger Befruchtung erreicht ist, ganz gleich, ob die Elterngeneration bereits im Gleichgewicht war oder nicht. Bezieht man mehrere Loci bzw. ihre Allele in die Untersuchungen ein, so wird das Gleichgewicht demnach für jeden Locus schon nach einer einzigen Generation erreicht sein, für alle Kombinationen jedoch, also auch der Allele verschiedener Loci zueinander, erst später und bei größeren Zahlen verschiedener Loci in Form asymptotischer Annäherung.

Nun treten in jeder Generation in geringer Zahl spontane Aenderungen einzelner Gene auf, die Mutationen. Man ist deshalb gezwungen, zur Aufrechterhaltung des Gleichgewichtszustandes Voraussetzungen auch hinsichtlich der Mutation zu machen. Wir wollen dies hier jedoch außer acht lassen, weil sie in der forstlichen Literatur nur in Spezialfällen eine Rolle gespielt haben.

Es liegt auf der Hand, daß die Bedingungen der Hardy-Weinberg-Regel in der Natur nur selten oder nie erfüllt sind. Einmal haben nicht alle Gene die gleiche Wahrscheinlichkeit, in den nächsten Generationen mit unveränderter Häufigkeit zu erscheinen, es sind vielmehr selektive Einflüsse wirksam, die eine Begünstigung oder Einschränkung der Reproduktion bestimmter Gene zur Folge haben. Weiter ist das Milieu, in dem eine Artpopulation vorkommt, nur in Ausnahmefällen konstant, die Zahl der Individuen beschränkt und überdies werden einzelne Teile der Population ganz oder teilweise voneinander isoliert sein, so daß keine uneingeschränkte Kreuzbefruchtung stattfinden kann. Mit andern Worten: Die Genhäufigkeiten werden zunehmend differenziert, und zwar in unterschiedlicher Weise und Richtung in einzelnen Teilen des Artenareals. Es kommt zur Ausbildung von Teilpopulationen mit unterschiedlichen Frequenzen einzelner oder vieler Gene, die wir als «Rassen» zu bezeichnen gewohnt sind. Die Ursachen für das Entstehen dieser oder jener Rasse sind demnach primär in den Voraussetzungen der Hardy-Weinberg-Regel zu suchen, und infolgedessen ist die Hardy-Weinberg-Regel auch als Grundformel und Ausgangspunkt der Baumrassenforschung anzusehen. Es besteht kein Grund zur Annahme, daß unsere Waldbaumarten in dieser Beziehung eine Ausnahme machen sollten.

Bevor im Anschluß an diese Feststellung der Rassenbegriff genauer abgegrenzt wird, muß eine weitere Einheit definiert werden, die in der Populationsgenetik eine große Rolle gespielt hat: Die Mendelpopulation. Nach Dobzhansky (1950) ist sie aufzufassen als «reproduktive Gemeinschaft von Individuen, die an einem gemeinsamen Genbestand teilhaben». Und weiter (Dobzhansky 1951): «Mendelpopulationen sind selten, wenn überhaupt jemals, genetisch uniform. Eine Mendelpopulation ist ein System von Individuen, welche durch das Befruchtungssystem und gemeinsame Eltern verwandt sind.» Man kann also sagen, daß ein bestimmter Waldbestand, der mehr oder weniger gegen Fremdpolleneinflug isoliert ist, in der Regel als Mendelpopulation aufzufassen sein wird.

Unterscheiden sich einzelne Mendelpopulationen einer Art in ihrer genetischen Konstitution, so hat man verschiedene Rassen dieser Art vor sich: «Rassen können als Mendelpopulation einer Art definiert werden, die in den Häufigkeiten einer oder mehrerer genetischer Varianten differieren . . .» (Dobzhansky 1951). Daß es sich hierbei nicht ausschließlich um Differenzen von Genhäufigkeiten handeln muß, sondern auch andere

genetisch wirksame Strukturen betroffen sein können, soll hier der Einfachheit halber außer Betracht bleiben.

Wenn man einzelne Rassen einer Art beschreiben oder gegeneinander abgrenzen will, müssen folglich die Genhäufigkeiten (oder die Häufigkeiten anderer Strukturen ähnlicher Wirkung) Inhalt und Gegenstand der Arbeiten sein. Leider ist es außerordentlich zeitraubend und schwierig, derartige Untersuchungen nach den exakten Methoden der Genetik durchzuführen. Gerade unsere Waldbäume mit ihren langen Generationsfolgen und anderen, die technische Seite der Arbeiten betreffenden Schwierigkeiten, stellen einer solchen Arbeitsweise erhebliche Hindernisse entgegen. Man wird deshalb – abgesehen von seltenen Ausnahmefällen, auf die noch zurückzukommen sein wird, – zu mehr indirekten Beweisführungen kommen müssen, die zwar keine völlig einwandfreie Lösung des jeweiligen Problems, wohl aber für gewisse Zwecke ausreichende Näherungen bringen können.

Wesentlich ist an dieser Stelle weiter die Feststellung, daß nach der Definition der «Rasse» im obigen Sinne diese keine fixe Größe ist, sondern ein Glied in der Kette innerartlicher Evolution, deren anschließende Glieder vorhanden sein mögen oder aus irgendwelchen Gründen verlorengegangen sind: «Die Rasse ist kein Zustand, sondern ein Prozeß» (Dobzhansky 1951), und zwar ein Prozeß in Zeit und Raum, den Einheiten der Evolution. Dieser Prozeß mag zeitweise stationär sein, kann aber durch innere und äußere Einflüsse früher oder später wieder in Gang kommen.

Wenn das so ist – und man kann heute kaum noch daran zweifeln – sollten Bezeichnungen wie «Hochlagenrasse», «Standortsrasse» oder «Lokalrasse» mit neuem Inhalt verstanden werden. Die Zahl der möglichen Rassen überhaupt oder z. B. der möglichen «Hochlagenrassen» usw. ist bei dem wahrscheinlich enormen Genvorrat der Arten praktisch unbegrenzt und die Rassenausscheidung eine willkürliche Maßnahme. Wir müssen deshalb hinzufügen, daß diese in der forstlichen Literatur häufig zu findenden Termini keine klaren Abgrenzungen sind, sondern neben ihrer deskriptiven Bedeutung Wert vor allem für praktische Zwecke besitzen.

Trotzdem ist die «Rasse» – nun in der obigen Definition zu verstehen – eine unentbehrliche Einheit bei der Untersuchung der genetischen Variation innerhalb einer Artpopulation. Man muß sich aber darüber klar sein, daß für die Ausbildung der «rassentypischen» Genhäufigkeiten und -kombinationen viele und oft nicht unkorrelierte Faktoren verantwortlich sind, kausalen Erklärungen gewisser Rassendifferenzen deshalb also oftmals – wenn nicht überhaupt – in gewissem Grade spekulative Ueberlegungen zugrunde liegen werden und sie infolgedessen lediglich mehr oder weniger plausible und wahrscheinliche Näherungen darstellen.

Diese genetische Variation innerhalb einer Artpopulation ist für unsere Zwecke an dreifachem Niveau von Interesse: Am Niveau des einzelnen Gens, des Individuums und der Population. Man hat in der Vergangenheit manchmal versucht, die beiden erstgenannten Probleme der Forstpflanzenzüchtung und das letztere der Baumrassenforschung zuzuweisen. Nach allem, was wir seither darüber wissen, scheint dies jedoch unzweckmäßig zu sein, da man bei dieser willkürlichen Aufteilung einer in sich geschlossenen Problematik an wesentlichen Zusammenhängen vorbeigeht. Im folgenden soll nun versucht werden, Ziele und Arbeitsweisen der forstgenetischen Forschung darzustellen und zu begründen. Diese Darstellung muß notwendigerweise kurz und simplifiziert sein, zu eingehender Orientierung wird deshalb auf die Literatur verwiesen.

Bezüglich der einzelnen Gene als kleinsten Einheiten interessiert zunächst ihre Verteilung auf Individuen und Populationen und der damit in Zusammenhang stehende evolutionäre Effekt. In der Forstgenetik sind bisher nur einige wenige Untersuchungen durchgeführt worden, die von einzelnen und zuvor identifizierten Genen ausgehen und populationsgenetische Fragestellungen zum Gegenstand hatten. Eine davon ist die Untersuchung Langners (1952/53) über die Befruchtungsverhältnisse im Bestand. Er fand, daß auch bei Waldbäumen jeder Baum vorwiegend von seinen nächsten Nachbarn befruchtet wird. Eine andere Arbeit (Eiche 1955) betrifft die Häufigkeit bestimmter Defektgene in skandinavischen Nadelbaumpopulationen. In Zukunft wird diese Art der Untersuchung bestimmter Probleme wahrscheinlich auch in der Forstgenetik an Bedeutung gewinnen. Im Idealfall kann man die erforderlichen Erhebungen direkt am Bestand ausführen, wenn nämlich die Genverteilung dort klar aus den Phänotypen erkannt werden kann, doch ist bisher kein derartiger Fall in der forstgenetischen Literatur bekannt geworden. Anderenfalls wird man sich auf Gene stützen müssen, die möglichst schon an der einjährigen Pflanze erkannt werden können, wie es bei Langner und Eiche der Fall war. In diesem Zusammenhang gewinnen auch alle Methoden an Bedeutung, die eine Abkürzung der Generationsfolge ermöglichen (Schröck 1949), so sind vom Vf. beim Bundesinstitut in Schmalenbeck einige Klone von B. verrucosa und B. pubescens ausgelesen worden, die eine Generationsfolge von nur drei Jahren garantieren (vgl. Johnsson 1949). Hierdurch war es möglich, in wenigen Jahren einige Gene aus der hier autochthonen Population zu identifizieren, die als Grundlage populationsgenetischer Untersuchungen dieser Art dienen sollen. In welchem Umfang diese exakteste Methode in der Forstgenetik zur Anwendung kommen wird, bleibt noch abzuwarten, wahrscheinlich wird sie nur für Spezialfälle verwendet werden können.

Die Variation, wie sie dem Beschauer innerhalb einer bestimmten Population entgegentritt und soweit sie überhaupt erblich bedingt ist,

kann nun nicht allein als Folge der Häufigkeiten und Verteilung der beteiligten Gene aufgefaßt werden, sondern oftmals ebenso als Folge von Kombinationseffekten. Das Erscheinungsbild, der «Phänotyp» eines Individuums, ist nicht ausschließlich Summe der Wirkungen einzelner Gene, er entsteht auch durch Zusammenwirken der Gene untereinander und mit der Umwelt. Deshalb, und nicht allein aus Zweckmäßigkeitsgründen, ist es gerechtfertigt, die individuelle Variation als ein eigenes Niveau populationsgenetischer Arbeit hervorzuheben. Und ebenso ist die Population – hier wieder zu verstehen als Mendelpopulation – nicht allein die Summe der beteiligten Individuen, sondern ihr Bild wird mitgeprägt durch die Beziehungen der Individuen untereinander und zu Milieufaktoren (zu diesen gehört für Gen und Individuum auch die Gesamtheit der Population).

Zur Erklärung dieser Variation wird man nicht auf einzelne Gene zurückgehen können, sondern versuchen müssen, den zu untersuchenden Fall in Analogie zu bekannten anderen zu bringen und die Experimente hierzu auf Näherungslösungen auszurichten, d. h. auf Prüfungen mehr genereller Hypothesen. Auch diese Hypothesen betreffen natürlich die Verteilung der Gene innerhalb der Population und auf verschiedene Populationen der gleichen Art, aber in den Vordergrund der Untersuchungen tritt der regulierende Mechanismus, der zu diesen Verteilungen führte und es werden Voraussetzungen hinsichtlich der Wirkungsweise dieses Mechanismus und der Gene zu machen sein, die den eigentlichen Inhalt der Untersuchungen darstellen.

Nehmen wir einmal an, es bestände eine Population, in der alle nur möglichen Gene der betreffenden Art in nicht zu geringer Häufigkeit vertreten sind. Dieser Gesamtbestand an Genen stellt das «genetische Feld» der Art dar, aber diese Population wäre in dieser Form weder beständig noch lebensfähig. Bildet man nun aus dem Gesamtbestand an Genen eine große Zahl von Populationen jeweils anderer Zusammensetzung, so erhält man in bestimmten Fällen und für bestimmtes Milieu angepaßte, d. h. lebensfähige Populationen. Das «genetische Feld» einer Art wird für ein definiertes Milieu nicht nur eine, sondern mehrere Populationen gleichen «adaptiven Wertes» liefern, die trotzdem hinsichtlich ihrer genetischen Konstitution erheblich unterschieden sein mögen. Solche Populationen bilden innerhalb des «genetischen Feldes» in der Bezeichnungsweise von S. Wright (1932), dem wir dieses anschauliche Modell verdanken, «adaptive Gipfel». Die einzelnen adaptiven Gipfel sind durch «Täler» voneinander getrennt, die Populationszusammensetzungen geringeren adaptiven Wertes bezeichnen.

Populationen, die einen adaptiven Gipfel einnehmen, bestehen nun nicht aus genetisch identischen Individuen, aus gleichen «Biotypen», sondern sind aus verschiedensten Genotypen zusammengesetzt, wie sie in

dieser Häufigkeit in der betreffenden Population zu erwarten sind. Jede natürliche Population okkupiert in der Regel einen solchen adaptiven Gipfel im genetischen Feld ihrer Art. Sie ist unter dem Einfluß natürlicher Selektion entstanden, welche das jeweilige Milieu bietet – durch natürliche Selektion des oder eines für das Milieu geeigneten Genbestandes.

Wie hat man sich nun die Wirksamkeit dieser Selektion vorzustellen? Jedes Individuum einer Population besitzt einen bestimmten adaptiven Wert, der eine Funktion seiner Gene und ihres Zusammenwirkens ist. Er ermöglicht es ihm, seine Stellung in der Population einzunehmen. Dagegen vermag er allein nicht die Reproduktion der am Genotyp dieses Individuums beteiligten Gene zu gewährleisten, vielmehr werden unter Umständen Individuen gleichen adaptiven Wertes sehr unterschiedliche reproduktive Werte besitzen, die wiederum Funktionen des Genbestandes sind. Der «Selektionswert» eines Gens in Hinblick auf seine Bedeutung für die Population muß also definiert werden durch die Eignung der Träger dieses Gens, das Gen selbst in den folgenden Generationen weiterzugeben. Es liegt auf der Hand, daß ein solcher Selektionswert eine ausgesprochen komplexe Größe ist, die wiederum nur in Form einer statistischen Aussage definiert werden kann.

Auch heute noch findet man in der Literatur im Zusammenhang mit der natürlichen Selektion Schlagworte wie «Kampf ums Dasein», «Ueberleben des Tüchtigsten» usw., die irreführend sind und am Kern des Problems vorbeigehen (Dobzhansky 1951), denn die Konkurrenz zwischen den Gliedern der Population ist nur ein Teil des Gesamtphänomens der natürlichen Selektion und des ebenso komplexen Selektionswertes.

Der Selektionswert eines Gens ist demnach weitgehend auch von der Population abhängig, in der man ihn feststellen will. Ein extremes Beispiel hierzu bietet eine eigene, unveröffentlichte Untersuchung an einer Birkenartkreuzung: Hier waren aus zwei verschiedenen «Populationen» zwei nichtallele Gene kombiniert worden, die jedes für sich keinen sichtbaren Effekt hervorriefen; treten sie jedoch zusammen auf, so bewirken sie Deformation der Blätter und erhebliche Minderung der Wuchsleistung, offenbar durch Störung des Wuchsstoffhaushaltes, denn durch Besprühen der Träger dieser Genkombinationen mit Wuchsstofflösung kann dieser Effekt ausgeschaltet werden. Vorhandensein jeweils des anderen Gens ist also hier für den Selektionswert beider Gene von entscheidender Bedeutung.

Auch bezüglich der natürlichen Selektion sind mathematische Modelle entwickelt worden, die einen recht weitgehenden Einblick in den Mechanismus der natürlichen Selektion erlauben, insbesondere hinsichtlich der zur Erreichung eines bestimmten Effektes notwendigen Selektionsintensität, der Generationsfolge usw. Wright (1931) gibt für zwei Allele a und A mit einem Reproduktionsverhältnis in jeder Generation von $(1-s) : 1$,

wobei s den Selektionswert darstellt, die Aenderung der Häufigkeit q des Allels A in jeder Generation an zu:

$$Dq = (sq\ [1-q]) / (1-s\ [1-q])$$

Man ersieht daraus, daß q und s maßgebend für den tatsächlichen Selektionserfolg sind: Je größer s, um so intensiver natürlich die Selektion und weiter ist bei gleichem Selektionswert im mittleren Bereiche für q (um 0,5) der tatsächliche Selektionseffekt am größten. Man kann die gleiche Rechnung natürlich auch für mehrere Allelenpaare durchführen. Stets wird man finden, daß bei geringem s nur in längeren Generationsfolgen ein merklicher Effekt erzielt wird.

Man nimmt heute an, daß fast jedes Gen irgendeinen positiven oder negativen Selektionswert besitzt und besonders einige britische Genetiker wie Fisher, Ford u. a. gehen so weit, anzunehmen, daß es wirklich neutrale Gene überhaupt nicht geben kann. Die Folgerung daraus wäre, daß jede Population bei gleichbleibendem Milieu schließlich aus völlig identischen Genotypen bestehen würde, wenn nicht ein inneres und äußeres System dafür sorgte, daß ihre Vielfalt, ihr «Polymorphismus», in bestimmtem Rahmen erhalten bliebe. Zu den von innen her in Richtung auf Erhaltung der genetischen Variabilität wirkenden Faktoren gehört nicht nur das gelegentliche Auftreten spontaner Aenderungen einzelner Gene, der «Mutationen», sondern oftmals wird auch ein überlegener Selektionswert der Heterozygoten dafür verantwortlich sein, daß eine gewisse Vielfalt erhalten bleibt. So finden Wright und Dobzhansky (1946) für ein solches System einen Gleichgewichtszustand bei $q = s_2 / (s_1 + s_2)$; s_1 und s_2 bezeichnen hier die Selektionswerte der Homozygoten AA und aa. Bei konstant bleibendem Selektionsdruck sind nach Erreichen dieses Gleichgewichtszustandes keine Aenderungen der Häufigkeiten mehr zu erwarten, man hat ein System « balancierten Polymorphismus'» vor sich, das alle drei Typen in stets gleichem Verhältnis reproduziert, obgleich die Genotypen unterschiedliche adaptive Werte besitzen. Die Lage des Gleichgewichts ist natürlich vom Selektionsdruck abhängig.

Wechselndes Milieu in Zeit und Raum, wie es in der Natur die Regel sein dürfte, trägt ebenfalls zur Aufrechterhaltung des Polymorphismus bei. Gerade bei Waldbäumen darf man annehmen, daß einzelne Gene in verschiedenen Entwicklungsstadien ihres Trägers unterschiedliche Selektionswerte besitzen können: Jugendwüchsigkeit kann mit Nachlassen im Alter gekoppelt sein usw. (vgl. z. B. Schönbach 1950). Auch hierdurch sowie durch Einflug fremden Pollens in die Population und andere, hier nicht erwähnte Einflüsse, wird in der Natur der Polymorphismus der Populationen aufrechterhalten. Man nennt ihn dann, wenn er durch Anpassung der Population an ein bestimmtes, wenn auch fluktuierendes Milieu entstanden ist, «adaptiven Polymorphismus», der dann aber eine

Anpassung an ein «mittleres» Milieu darstellt, das sehr heterogen sein kann.

Bei zunehmendem Selektionsdruck freilich wird eine steigende Zahl von Genen eliminiert werden: «Die Population erreicht ein höheres adaptives Niveau ... Das Erreichen eines höheren adaptiven Niveaus ist mit Verlust an genetischer Variabilität verbunden» (Dobzhansky 1951). Es entstehen auf diese Art hochspezialisierte «Oekotypen» (Turesson 1922). Man sollte diese Bezeichnung derartigen, unter scharfem Selektionsdruck stehenden Populationen vorbehalten, da sie bei allgemeiner Anwendung auf alle Populationen einer weitverbreiteten Art zu Unklarheiten führen kann. Das gleiche gilt für den in der forstlichen Literatur oft synonym verwendeten Terminus «Standortsrasse».

Bei kontinuierlicher, räumlicher Aenderung des Milieus entsteht auf Grund der eben geschilderten Zusammenhänge oftmals ein kontinuierlicher Trend auch der Genhäufigkeiten und infolgedessen auch gewisser, meist physiologischer Merkmale in der Population, den man als «Klin» bezeichnet. Eine derartige «klinale» Variation innerhalb eines Artenareals ist auch in der forstlichen Literatur mehrfach beschrieben worden, so z. B. bei Engler (1913), Burger (1941) und vor allem bei Langlet (1936 u. a.). Sie ist ein wesentlicher Gegenstand der Baumrassenforschung, deren Ziel es sein muß, die genetische Variation innerhalb eines Artenareals zu beschreiben und zu erklären.

Neben der klinalen Variation besteht oftmals eine diskontinuierliche Variation, die wir als «rassiale Variation» bezeichnen wollen. (Selbstverständlich kann ein «Klin» auch für Systeme räumlich isolierter Populationen nachgewiesen werden, wenn diese nach irgendwelchen Merkmalen des Milieus geordnet werden können, z. B. des Klimas [vgl. hierzu Kriebel 1957].)

Wir hatten gesehen, daß es innerhalb des «genetischen Feldes» für ein definiertes Milieu mehrere «adaptive Gipfel» geben kann, d. h. also, es sind mehrere Populationen gleichen adaptiven Werts denkbar. So ist denn die diskontinuierliche Variation zwar von der natürlichen Selektion mitbestimmt, diese muß aber nicht auch ihre unmittelbare Ursache sein. Vielmehr sind eine ganze Anzahl von Möglichkeiten denkbar, die man hierfür verantwortlich machen könnte.

So bietet die postglaziale Wanderung der Arten vielfältige Möglichkeiten zu diskontinuierlicher Differenzierung im Hinblick auf bestimmte Merkmale. Man kann sich diese Wanderung nicht als stetiges Vorwärtsschieben einer geschlossenen Population vorstellen, viel eher ist es denkbar, daß von vorausgeeilten «Vorhuten» sekundäre Ausbreitungszentren gebildet werden, die oft nur auf einige wenige Individuen zurückgehen mögen und deshalb nur einen kleinen Ausschnitt des Genbestandes der Art enthalten. Die Entwicklung einer solchen sekundären Population unter dem

Einfluß natürlicher Selektion usw. ist aber weitgehend durch das Ausgangsmaterial mitbestimmt, auf das diese einwirken kann. Diese Art des Zustandekommens rassialer Differenzierung wurde besonders von Timofeef-Ressowsky (1940) erwogen. Auch in der forstlichen Literatur zieht man oftmals die sich aus der Wanderungsgeschichte der Holzarten ergebenden Konsequenzen zur Erklärung gewisser Rassenunterschiede heran (vgl. z. B. Schmidt 1957).

Große Fluktuationen des Populationsumfanges besitzen aber auch schon für sich allein einen evolutionären Effekt, da sie einschneidende Veränderungen des Genbestandes zur Folge haben können (vgl. Ford 1955 u. a.). Und schließlich besteht in isolierten oder teilweise isolierten Populationen kleineren Umfanges, wie wir sie bei unseren Waldbäumen oftmals vor uns haben, die Tendenz zu zufallsmäßiger Aenderung der Genhäufigkeiten als Folge des «random drift of gens» (Wright 1931). Der «Effektive Populationsumfang», von dem man bei Kalkulationen dieser Art auszugehen hat, ist meist viel kleiner als der Gesamtumfang der Population selbst (Wright 1940), d. h. die tatsächlich an der Reproduktion beteiligten Individuen stellen nur einen Ausschnitt aus der Gesamtpopulation dar. Man mißt diesen Einfluß des Populationsumfanges durch den «Inzuchtkoeffizienten» $F = {}^1/_2\ N$, wobei N den effektiven Populationsumfang darstellt und der Inzuchtkoeffizient die Aenderung des Verhältnisses von Homozygoten zu Heterozygoten Genorten mißt. Der Einfluß der Populationsgröße ist also besonders in dieser Richtung zu suchen.

Kontinuierliche und diskontinuierliche Variationen betreffen in der Regel nicht alle Merkmale in gleicher Weise, und es ist durchaus möglich, daß man für bestimmte Eigenschaften ausschließlich oder hauptsächlich klinale Variation nachweisen kann, für andere aber ausschließlich eine diskontinuierliche. Auch daraus geht wieder die Willkürlichkeit der Aufteilung in «Rassen» u. ä. hervor.

Das Gesamtgeschehen, das für die Art der genetischen Variation verantwortlich ist, kann nur unter dem zusammenfassenden Gesichtspunkt des Zusammenwirkens aller evolutionären Kräfte verstanden werden (Wright 1955), die in gleicher Richtung oder einander entgegengesetzt wirken mögen und im Einzelfall natürlich nicht vollständig überschaubar sind. Deshalb ist es wichtig, ein möglichst vollständiges Bild über die genetische Variation innerhalb eines Artenareals zu gewinnen, da auf diese Art Rückschlüsse gezogen werden können, die auch für ökonomische Zielsetzungen (bei Herkunftsversuchen) nicht ohne Bedeutung sind, denn die genetische Variation ist die Grundlage aller auf Ertragssteigerung abzielenden Maßnahmen der Forstgenetik.

Ein gut fundierter Ueberblick dieser Variation kann meist nur durch vergleichende Anbauten erhalten werden (Stebbins 1950, diskutiert eingehend die hierher gehörenden Methoden) und es entsteht nun die Frage,

wie man auf der Grundlage der oben skizzierten Zusammenhänge derartige Versuche plant und ausführt. Sie müßten also Schätzungen der genetischen Variation der betreffenden Art hinsichtlich der interessierenden Merkmale liefern. Forstliche Herkunftsversuche sind fast stets auch mit wirtschaftlichen Fragestellungen ausgestattet, deshalb ist es u. U. nötig, diesen Fragestellungen besonders Rechnung zu tragen. Es muß aber wiederum hervorgehoben werden, daß die Frage nach der genetischen Variation die primäre ist, weil die gleichzeitige Lösung wirtschaftlicher Fragen in diesem Zusammenhang nur auf ihrer Grundlage möglich sein kann.

Die Bezeichnung der genetischen Vielfalt einer Art als «Variation» zeichnet bereits den einzuschlagenden Weg vor: Die Klassifizierung der Ursachen dieser Variation und ihre Zerlegung in ihre Komponenten. Demzufolge hat die Planung des Versuches schon bei Auswahl des Versuchsmaterials zu beginnen, bei der bestimmte, meist ökologische Prinzipien zu berücksichtigen sind. Die klinale Variation ergibt sich dann durch Gegenüberstellung der ökologischen Daten mit dem Versuchsresultat. Meist wird es sich hiebei um Klimaangaben der Herkunftsorte handeln bzw. um Daten, die in direkter Beziehung zu Klimafaktoren stehen, wie geographische Breite, Höhenlage usw. Die Abweichungen von den so errechneten Regressionen liefern den Ausgangspunkt für die Schätzung der diskontinuierlichen «rassialen» Variation. Schematisch läßt sich ein solcher Versuchsplan wie folgt darstellen:

Gesamtvariation	Klinale Variation (Regressionen zu ökologischen Daten) Rassiale Variation (Abweichungen von diesen Regressionen)

Es liegt in der Natur der Sache, daß die Aussage über die klinale Variation sehr viel zuverlässiger ist, weil die als Restvarianz zu berechnende Komponente der rassialen Variation möglicherweise durch unzuverlässige oder unvollständige ökologische Variable belastet ist.

Ein solcher Versuch muß natürlich eine genügend große Zahl von Stichproben aus der betreffenden Artpopulation enthalten, die einen Querschnitt durch das Artenareal darstellen. In der Praxis dürfte es zwar kostspielig, aber durchaus nicht unmöglich sein, ein derartiges Material einzusammeln, und gemessen an der überlegenen Informationslieferung eines solchen Versuches dürfte sich dieser Aufwand lohnen, zumal die größten Kosten bei Anlage der Feldversuche entstehen, ganz gleich, ob sie nach diesem oder jenem Verfahren geplant werden. Schwierig scheint es weiter zu sein, Feldversuche mit so großen Zahlen von Prüfgliedern auszulegen. Kriebel (1957) hebt hervor, daß Experimente mit kleinen Versuchsparzellen, dafür aber mit umfangreichem, systematisch ausgewähltem Material in vieler Hinsicht befriedigendere Resultate liefern als groß-

flächige, dafür aber nur mit wenigen Herkünften ausgestattete. In der biometrischen Literatur (z. B. bei Cochran und Cox 1957) findet man eine große Zahl von Feldversuchsplänen, die auch bei großem Material noch gute Schätzungen der genetischen Varianz ermöglichen.

Das Ergebnis eines solchen Versuches erlaubt die Auswahl bestimmter Gebiete, deren Populationen für das betreffende Anbaugebiet von besonderem Wert zu sein scheinen und liefert gleichzeitig Anhaltspunkte dafür, ob innerhalb dieser Gebiete Unterschiede zwischen Teilpopulationen vorliegen, die man gegebenenfalls durch Bestandesselektion nutzen könnte. Mindestens ebenso wertvoll, wie dieses Resultat, ist der Einblick in die genetische Variation der Art, und es hat den Anschein, als ob eine Beurteilung der Art auch vom Standpunkt des Wirtschafters ohne deren Kenntnis stets mit großen Unsicherheiten verbunden ist.

Bis hierher haben wir uns mit Fragen der Baumrassenforschung auseinandergesetzt. Anknüpfend an die Erörterung über die genetische Variation kann man sagen, daß die Forstpflanzenzüchtung an der individuellen, genetischen Variation innerhalb der «Rassen» mehr interessiert ist, als die Baumrassenforschung, für die sie eines von vielen Merkmalen ist (aber vgl. das oben über die Zweckmäßigkeit der Zusammenfassung beider Forschungsrichtungen Gesagte). Für die Forstpflanzenzüchtung dagegen bildet sie den Ausgangspunkt für ihre Selektionen (Plusbäume usw.). Eine Schätzung der individuellen Variation liefert nämlich die Ausgangswerte für eine Schätzung auch der Erfolgsaussichten der Selektion erwünschter Typen.

Da nun fast alle wirtschaftlich wichtigen Merkmale sowohl vom Genotyp als auch vom Milieu maßgeblich bestimmt werden, ist eine saubere Trennung beider Komplexe notwendig, bevor man an die Schätzung der genetisch bedingten, individuellen Variation gehen kann. Deshalb wird in der forstlichen Literatur manchmal die Formulierung «Erbgut und Umwelt» für diese Problemstellung verwendet (Rohmeder [1956], dessen Experimente jedoch in anderer Weise geplant, ausgewertet und interpretiert werden und hier deshalb nicht berücksichtigt sind). In schematischer Darstellung kann man sie wie folgt kennzeichnen:

$$\text{Individuelle Gesamtvariation} \begin{cases} \text{Genetische Komponente} \\ \text{Milieukomponente} \end{cases}$$

Man bezeichnet die aus genetischen Ursachen erklärte Komponente auch als «Heritabilität». Sie also liefert den Ausgangswert für die Einschätzung des zu erwartenden Selektionserfolges, für die Wahl des Selektionsverfahrens usw. Die Literatur über damit zusammenhängende Methoden und Ergebnisse ist außerordentlich umfangreich. Es soll deshalb an dieser Stelle nur auf eine übersichtliche Zusammenstellung bei Lerner (1950)

und auf eine der ersten experimentellen Arbeiten hierzu von Wright (1920) verwiesen werden.

Um den Vergleich der Effekte von Milieu und Genotyp durchführen zu können, muß man offenbar das Versuchsmaterial in genetisch differenzierte Klassen unterteilen können. So haben Bonnier (1939) u. a. in den bekannten Untersuchungen mit Erfolg eineiige Zwillinge hierfür verwendet, die genetisch völlig identisch sind. Bei Forstpflanzen liegt es nahe, Klone herzustellen, und für derartige Schätzungen heranzuziehen, wie es Toda (1958) bei Cryptomeria japonica mit gutem Erfolg tat. Dies ist gleichzeitig die erste experimentelle Arbeit mit Forstpflanzen zum umschriebenen Gebiet, die auf Material im hiebreifen Alter aufbaut. Strand (1952) hat ein ähnliches Verfahren für drei definierte Fälle ausgearbeitet und an jüngerem Material mit Erfolg erprobt, und schließlich hat Vf. (Stern 1953) ausgehend von Stief- und Vollgeschwisterkorrelationen ($r = 0{,}25$ bzw. 0,5, während die genetische Korrelation zwischen Klonpflanzen oder eineiigen Zwillingen selbstverständlich $r = 1$ beträgt) an Versuchen von Wettsteins (1949) zeigen können, daß die Variation des Höhenwachstums bei der märkischen Kiefer im Dickungsalter zum großen Teil genetisch bedingt ist: Es konnte durch Halbgeschwisterkorrelationen ein Anteil von ca. 3 und durch Vollgeschwisterkorrelationen ein Anteil von ca. 20 % der Varianz der Höhenwuchsleistung in diesem Alter erklärt werden.

Dieses Ergebnis ist jedoch deshalb nur von begrenztem Wert, weil die «Heritabilität» des Wachstums mit dem Alter der Versuchspopulation wechselt (Stern 1958) und die Untersuchungen an den Nachkommenschaften märkischer Kiefern v. Wettsteins sogar negative Korrelationen zwischen Jugend- und Alterswachstumsleistung wahrscheinlich machten, wie sie auch von Erteld und Kräuter (1957) und Schröck (1957) an Stammanalysen gefunden wurden. Unter Berücksichtigung dieser Möglichkeiten sind also zunächst allein Todas Schätzungen geeignet, Ausgangspunkt für die Planung züchterischer Maßnahmen in der betreffenden Population zu sein.

Nun ist aber die «Heritabilität», wie wir sie definiert haben, zurückzuführen auf die verschiedensten, genetischen Effekte, und es ist vom Standpunkte des Züchters erwünscht, weitere Einblicke in die genetische Struktur der Population zu erhalten, mit anderen Worten: Es ist erwünscht, die genetische Varianz weiter aufzuteilen. Diesem Ziele dienen die zahlreichen Verfahren der sogenannten «biometrischen Genetik» oder «Genetik quantitativer Merkmale», die in den letzten Jahrzehnten entwickelt und vervollkommnet wurden. Es ist hier nicht möglich, einen Einblick in die etwas komplizierten Ueberlegungen zu geben, welche den gesamten Verfahren zugrunde liegen (vgl. Mather 1949, Schnell 1957, Kempthorne 1957 u. a.) und wir müssen uns darauf beschränken, die

besonderen Probleme zu umreißen, die bei ihrer Anwendung auf Fragen der Forstgenetik entstehen.

Hier ist es zunächst einmal für die allermeisten Aufgaben erforderlich, mit einer einzigen Kreuzungsgeneration auszukommen. Verfahren dieser Art gibt es bereits (z. B. Hayman-Jinks 1953). Der Grund für ihre Bevorzugung liegt in den notwendig langen Versuchsperioden der Forstpflanzenzüchtung, die in den meisten Fällen es von selbst verbieten, mehrere Generationen nacheinander oder gleichzeitig zu prüfen. Dann aber darf die Zahl der notwendigen Kreuzungskombinationen ein bestimmtes Maß nicht überschreiten, letzteres aus technischen Gründen. Es werden deshalb beim Bundesinstitut in Schmalenbeck vorbereitende Untersuchungen über geeignete Kreuzungspläne usw. angestellt, die beiden Forderungen gerecht werden sollen. Schließlich ist es notwendig, der Tatsache Rechnung zu tragen, daß man es bei Versuchen der Forstpflanzenzüchtung stets mit Messungsergebnissen zu tun hat, die kein abgeschlossenes Entwicklungsstadium repräsentieren, sondern irgendeinen Punkt des Verlaufes einer Entwicklung kennzeichnen. Auch zur Ueberwindung dieser Schwierigkeit wurden an Modellobjekten Untersuchungen eingeleitet, die jedoch inzwischen aus sekundären Gründen leider wieder eingestellt werden mußten. (Stern 1958.)

Im Zusammenhang hiermit zeichnen sich in der Forstgenetik zwei Hauptfälle ab: Die Prüfung der Situation innerhalb ein und derselben Mendelpopulation (Selektionszüchtung) und die Untersuchung der Ergebnisse von Kreuzungen zwischen Angehörigen verschiedener Mendelpopulationen (Art-Herkunftskreuzungen). In beiden Fällen hat man unterschiedliche Voraussetzungen insbesondere über die Distribution der Erbfaktoren auf die Kreuzungseltern zu machen. Im letztgenannten Falle liegen die Verhältnisse etwa ähnlich, wie bei den Experimenten der Kulturpflanzenzüchtung mit Inzuchtlinien: Die Differenzen zwischen den Angehörigen der einzelnen Mendelpopulationen sind gering, gemessen an den genetischen Unterschieden zwischen den Populationen.

Auch im Hinblick auf diese Verfahren bleibt also noch mancherlei zu klären, sowohl nach der theoretischen wie technischen Seite. Ihre Bedeutung gerade für die Forstpflanzenzüchtung dürfte jedoch kaum überschätzt werden können, weil sie es erlauben, mit relativ geringem Mittel- und Zeiteinsatz zu Ergebnissen zu gelangen, die für die Planung bestimmter Züchtungsvorhaben von großem Wert sind, und die es dem Züchter ermöglichen, seine Maßnahmen auf Grund von Informationen zu treffen, die er andernfalls durch erhöhten Versuchsumfang zu ersetzen gezwungen wäre.

Eine weitere interessante Fragestellung im Zusammenhang mit der genetischen Erforschung unserer Baumarten bildet die Gliederung mancher Gattungen in mehrere, nach Standortsansprüchen, morphologischen

Merkmalen usw. genügend distinkten «Arten». Diese Art der genetischen Variation – das nächsthöhere Niveau nach der interrassialen – wurde z. B. für Quercus, Pinus u. a. schon sehr eingehend untersucht (vgl. die Darstellungen bei Stebbins 1950), wir können hier lediglich auf das Problem hinweisen. Bei manchen Gattungen, so z. B. bei Betula, spielt hier auch die Polyploidie mit herein. B. verrucosa und pubescens, unsere beiden forstlich wichtigsten Birkenarten in Mitteleuropa, sind ein Beispiel hierfür. Die Sandbirke besitzt 2 n = 28 Chromosomen und ist somit wahrscheinlich diploid, während B. pubescens mit 2 n = 56 Chromosomen demgegenüber eine tetraploide Art darstellt. Aber sie ist nicht einfach als tetraploide Form der Sandbirke aufzufassen – experimentell hergestellte tetraploide Exemplare dieser Art sind in den letzten Jahren vielfach beschrieben worden (Eifler 1955) –, sondern wahrscheinlich eine «allotetraploide», d. h. aus den Chromosomen zweier differenter diploider Arten gebildete Form. Gerade in der Gattung Betula ist die Polyploidie eine der einschneidensten Ursachen für die Artenmannigfaltigkeit. Beim Schmalenbecker Institut wird seit einigen Jahren an der Aufklärung der Abstammung von B. pubescens gearbeitet.

Zum Abschluß sollen die obigen Ausführungen nochmals unter einem Gesichtspunkt zusammengefaßt werden: Die Anwendung populationsgenetischer Arbeitsweisen in der Baumrassenforschung und Forstpflanzenzüchtung trägt dazu bei, beiden Disziplinen ein festes theoretisches Fundament zu bauen und eröffnet darüber hinaus Aussichten sowohl auf mögliche Rationalisierung der Forschung als auch auf exakte Resultate, die man anderweitig nicht erhalten könnte. Der wohl beste Kenner des Experimentierens mit langlebigen Pflanzen, Pearce, fordert (1956) aus gutem Grund gerade für Versuche mit derart schwierigen Objekten die Entwicklung eigener, adäquater Verfahren und eine möglichst weitgehende Berücksichtigung des Grundlagenwissens. Deshalb ist es erforderlich, auch in Zukunft methodischen Fragen besondere Aufmerksamkeit zu widmen, es kann sich dabei in allen Fällen nicht um «Revolutionen» handeln, sondern stets nur um eine folgerichtige Weiterentwicklung der vorhandenen und erprobten Verfahren. Weiter sei abschließend bemerkt, daß die zitierte Literatur selbstverständlich nur ein kleiner Ausschnitt der über dies so ausgedehnte Gebiet vorhandenen und dementsprechend unvollständig ist. Entsprechend stellen auch die skizzierten Probleme nicht etwa ein vollständiges und generelles «Programm» dar.

Literatur

Barthelmeß, A.: Vererbungswissenschaften. K. Alber, Freiburg und München 1952.

Bonnier, G.: Theoretical and practical possibilities of genetics in contributing to the improvement of livestocks. Proc. VII. Int. Congr. Gen. 1939.

Burger, H.: Fichten und Föhren verschiedener Herkunft auf verschiedenen Kulturorten. Mitt. Schw. Anst. Forstl. Versw. **22**, 10—60, 1941.

Cochran, W. G. and Cox, G. M.: Experimental Designs. John Wiley, New York 1957, II. Ed.

Dobzhansky, Th.: Mendelian Populations and their evolution. Amer. Natur. **84**, 401—418, 1950.

Dobzhansky, Th.: Genetics and the origin of species. III. Ed. Col. Univ. Press New York, 1951.

Eiche, C.: Spontaneous chlorophyll mutations in scotch pine (Pinus silvestris L.). Medd. Stat. Skogsf. Inst. **45** 1955.

Eifler, I.: Künstliche Polyploidie-Erzeugung bei Picea abies und Betula verrucosa. Ztschr. Forstgen. **4**, 162—166, 1955.

Engler, A.: Einfluß der Provenienz des Samens auf die Eigenschaften der forstl. Holzgewächse. Mitt. Schw. Centr. Anst. forstl. Versw. **10**, 191—386, 1913.

Erteld, W. u. Kräuter, G.: Untersuchungen über die Erkennbarkeit guter und schlechter Zuwachsträger bei der Kiefer. Arch. f. Forstw. **6**, 828—847, 1957.

Ford, E. B.: Rapid evolution and the conditions which make it possible. Cold Spring Harbor Symp. on quant. Biol. **20**, 230—238, 1955.

Hardy, G. H.: Mendelian proportions in a mixed population. Science **28**, 49—50, 1908.

Jinks, J. L. and Hayman, B. J.: Analysis of diallel crosses. Maize Gen. Coop. News Letters **27**, 48—54, 1953.

Johnsson, H.: Hereditary precoceous flowering in Betula verrucosa and B. pubescens. Hereditas **35**, 112—114, 1949.

Kempthorne, O.: An introduction in genetic statistics. John Wiley, New York 1957.

Kriebel, H. B.: Some analytical techniques for tree race studies. Proc. Soc. Amer. For. 1956.

Langlet, O.: Studien über die physiologische Variabilität der Kiefer und deren Zusammenhang mit dem Klima. Beitrag zur Kenntnis der Oekotypen von Pinus silvestris L. Medd. Stat. Skogsf. Inst. **29**, 219—470, 1936.

Langner, W.: Eine Mendelspaltung bei Aurea-Formen von Picea Abies. (L.) Karst, als Mittel zur Klärung der Befruchtungsverhältnisse im Walde. Ztschr. Forstgen. **2**, 49—51, 1952/53.

Langner, W.: Selbstfertilität bei Picea omorica. Silvae Gen. **6**, 152—153, 1957.

Lerner, I. M.: Population genetics and animal improvement. Cambridge Univ. Press 1950.

Marquardt, H.: Theoretische Grundlagen der Samenplantagen. Forstarchiv **27**, 1—7, 25—30, 77—84, 1957.

Mather, K.: Biometrical Genetics. Methuen, London 1949.

Pearce, S. C.: Some Problems of experimental technique with perennial crops. Biometrics **12**, 330—337, 1956.

Rohmeder, E.: Erbgut und Umwelt im Leben der Waldbäume. Mitt. Staatsf. Verw. Bayerns 1956.

Schmidt, W.: Die Sicherung von Frühdiagnosen bei langlebigen Gewächsen. Der Züchter, 4. Sonderdruck. 1957.

Schnell, F. W.: Vererbungsanalyse bei quantitativer Merkmalvariation. Hdb. f. Pflanzenz. II. Aufl. Bd. 1, 815—832, 1957.

Schönbach, H.: Stand der Provenienz- und Züchtungsforschung bei der Fichte. Der Züchter **20**, 156—167, 1950.

Schröck, O.: Beitrag zur Forstpflanzenzüchtung. Forstw. Cbl. **68**, 240—254, 1949.

Schröck, O.: Vergleichende Untersuchungen des Wachstumsganges an Einzelbäumen aus verschieden alten Kiefernbeständen. Arch. f. Forstw. **6**, 828—847, 1957.

Stebbins, G. L.: Variation and Evolution in Plants. Col. Univ. Press, New York 1950

Strand, L.: Progeny tests with forest trees. Hereditas **38**, 152—162, 1952.

Stern, K.: Methodik der vergleichenden Beurteilung von nach der Langparzellenmethode angelegten Kieferneinzelstammabsaaten. Der Züchter **23**, 1—16, 1953.

Stern, K.: Kombinationseignung hinsichtlich des Wachstums — Ergebnisse eines Modellversuches mit Antirrhinum majus L. Silvae Gen. **7**, 41—57, 1958.

Syrach-Larsen: Genetics in silviculture. Oliver and Boyd, Edinburgh 1950.
Timofeef-Ressowsky, N. W.: Mutations and geographical variations. In: the New Systematics, 73—136, 1940 (Ed. J. Huxley).
Toda, R.: Silvae Gen. **7,** 1958, im Druck.
Turesson, G.: The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas **3,** 211—350. 1922.
Weinberg, W.: Ueber den Nachweis der Vererbung beim Menschen. Jahresh. Ver.Nat. Würt. **64,** 368—382, 1908.
v. Wettstein, W.: Selektion von Kiefern nach vier Jahren. Der Züchter **19,** 205—206, 1948/49.
Wright, S.: The relative importance of heredity and environment in determining the pieb pattern of guinea pigs. Proc. Nat. Ac. Sc. **6,** 320—332, 1920.
Wright, S.: Evolution in Mendelian populations. Genetics **16,** 97—159, 1931.
Wright, S.: The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. Proc. VI. Int. Congr. Gen. 356—366, 1932.
Wright, S.: Breeding structure of populations in relation to Speciation. Am. Nat. **74,** 75—513, 1940.
Wright, S. and *Dobzhansky, Th.:* Genetics of natural populations XII, Experimental reproduction of some of the changes caused by natural selection in certain populations of Drosophila pseudoobscura. Genetics **31,** 125—150, 1946.

Résumé

Les problèmes de la génétique des populations dans l'étude des races d'essences forestières et dans l'élevage des plantes forestières

Alors qu'à ses débuts la génétique forestière (on entend par là l'étude des races d'essences forestières et l'élevage des plantes forestières) était obligée de travailler uniquement empiriquement, les études génétiques de base et l'étude de l'élevage ont permis, au cours des dernières décennies, de fixer des connaissances nouvelles qui autorisent actuellement déjà à donner une base théorique suffisamment sûre à l'examen de beaucoup de problèmes, et ceci également en génétique forestière. C'est ainsi qu'on peut aujourd'hui considérer comme le problème primaire de la plupart des essais l'origine, la question se rapportant à la variabilité génotypique de l'espèce considérée à l'intérieur de sa zone d'expansion. Une solution satisfaisante de ce problème donne également une réponse aux questions purement économiques telles qu'elles se posent en relation avec des essais d'origine. Il en est de même pour beaucoup de problèmes de l'élevage pratique qui paraissaient encore assez récemment insolubles, en particulier les problèmes se rapportant au travail d'élevage destiné à l'amélioration de caractéristiques qui ne pouvaient être saisies que quantitativement, et pour lesquels on dispose actuellement des méthodes approximatives appropriées qui fournissent des informations de valeur sur le genre d'hérédité de ces caractéristiques et de ce fait aussi sur les chances de succès du travail d'élevage, sur le choix des méthodes d'élevage appropriées, etc. L'application de ces méthodes exige au préalable des techniques d'expérimentation adaptées à ces travaux. L'auteur défend le point de vue qu'en génétique forestière, les résultats de la génétique des populations devraient être pris davantage en considération que jusqu'à présent, car la plupart des travaux de la génétique forestière s'appliquent à ce genre de problèmes.

Farron