

Herkunftsversuche für Zwecke der Forstpflanzenzüchtung, erläutert am Beispiel zweier Modellversuche

Von K. STERN*

Mit 4 Abbildungen

1. Die genetische Variation der natürlichen Waldbaumpopulationen als Grundlage einiger Züchtungsverfahren

In den letzten Jahrzehnten hat die Züchtungsforschung eine Reihe von Verfahren erarbeitet, die das Ziel haben, gewisse Voraussagen über den Erfolg bestimmter Züchtungsverfahren oder einzelner Maßnahmen zu machen, welche im Zusammenhang mit einem Züchtungsprogramm notwendig werden. Je sicherer und weitreichender solche Voraussagen sind, um so mehr Nutzen kann der praktische Züchter daraus ziehen, und je schwieriger die Objekte sind, mit denen er arbeitet, um so mehr lohnt es sich, solche Verfahren einzusetzen. Die meisten Forstpflanzen sind solch schwierige Objekte. Hohe Kosten für die Anzucht jedes Individuums verteuern und lange Zeiträume zwischen den Generationen behindern hier die Züchtungsarbeit in so hohem Maße, daß man auch heute noch vielfach einer gewissen und durchaus nicht unberechtigten Skepsis gegenüber der Forstpflanzenzüchtung begegnet, obgleich andere Voraussetzungen, z. B. die genetische Variation der Baumarten, nachgewiesenermaßen günstig sind. Im folgenden soll deshalb versucht werden, die Möglichkeiten zur Anwendung der Züchtungsplanung dienender Verfahren in einer so komplexen Situation darzustellen, wie die natürlichen Populationen der Baumarten sie darbieten. Insbesondere soll versucht werden, der bedeutenden genetischen Variation zwischen „Herkünften“ Rechnung zu tragen, die hier als autochthone Unterpopulationen (WRIGHT 1931) oder Lokalpopulationen aufgefaßt werden.

Über die genetische Variation der Mittel solcher Unterpopulationen wird schon seit rund 200 Jahren experimentell gearbeitet. Einen historischen Überblick hierüber gibt LANGLET (1964). Der gleiche Verfasser hat auch die Ergebnisse der Herkunftsversuche mit Waldbäumen bis 1938 zusammengestellt (LANGLET 1938) sowie die bestehenden Konzeptionen dieses Forschungszweiges kritisch geprüft (LANGLET 1963). In diesen 200 Jahren wurde ein umfangreiches Beweismaterial zusammengetragen. Wir wissen heute jedenfalls mehr über Art, Ursachen und Ausmaß der genetischen Variation zwischen den Unterpopulationen als über die Verhältnisse innerhalb derselben. Das Ziel der folgenden Ausführungen kann es also nicht sein, dieses Material erneut zu sichten und

darzustellen. Vielmehr soll versucht werden, soviel wie möglich davon für die Entwicklung eines mehr generellen Konzepts zu verwerten, das den neueren Forschungen der Populationsgenetik und quantitativen Genetik ebenso Rechnung trägt wie den Ergebnissen der Herkunfts- oder Baumrassenforschung.

2. Die herkömmliche Näherung zur Beschreibung und Erklärung des Variationsmusters der genotypischen Mittelwerte von Herkünften: Genökologie

Fast jedes der bisher bekanntgewordenen Ergebnisse von Herkunftsversuchen läßt bestimmte Gesetzmäßigkeiten der geographischen Verteilung der in vergleichenden Anbauten gefundenen Herkunftsmittel erkennen, die als Variationsmuster der betreffenden Art oder Population bezeichnet werden. Bei Kenntnis dieses Variationsmusters können der Forstpflanzenzüchter und der praktische Forstwirt Voraussagen über gewisse Eigenschaften eines aus bekannter Unterpopulation stammenden Pflanzmaterials machen. Beschreibung des Variationsmusters ist deshalb das Ziel der meisten der in der Vergangenheit angelegten Herkunftsversuche.

2.1. Variationsmuster der Umwelt

Als Hauptursache für das Zustandekommen des genetischen Variationsmusters einer Baumart wird natürliche Auslese angenommen. Die Bedingungen der natürlichen Auslese an einem bestimmten Ort und für ein bestimmtes Mitglied einer Pflanzengesellschaft sind durch das Klima und die Bodenbeschaffenheit vorgegeben, aber auch durch andere Mitglieder der dort zu findenden Pflanzengesellschaft (GUSTAFSSON 1951 u. a.). Die Umwelt besteht also jeweils aus vielen Komponenten, die jede für sich oder zusammen variiert werden können. Einen Satz von Umweltbedingungen, der einer bestimmten Unterpopulation einer Art Voraussetzungen für eine dauernde Existenz bietet, bezeichnet man als die ökologische Nische der betreffenden Unterpopulation. Eine Art kann in der Regel unter verschiedenen Umweltbedingungen vorkommen und folglich verschiedene ökologische Nischen okkupieren. Die ökologische Nische wird nicht von allen Autoren gleich definiert. Man findet Erörterungen hierüber in allen modernen Lehrbüchern der Ökologie, z. B. bei CLARKE (1954).

* Gegenwärtige Anschrift: Skogshögskolan, Genetiska Institutionen, Stockholm 50.

Man kann der Meinung sein, daß der Term „ökologische Nische“ für unsere Zwecke nicht besonders gut geeignet ist, weil er den Eindruck erweckt, zwei oder mehr Nischen, in denen eine Art vorkommt, müßten jeweils etwas qualitativ Verschiedenes darstellen. Spricht man dagegen von den Umweltbedingungen allgemein, so sieht man sofort, daß in einzelnen Komponenten der Umwelt quantitative, oft kontinuierliche Übergänge zwischen den Umwelten bestehen, während sie in anderen Fällen abrupt oder gar alternativ sein mögen. Das sind die beiden Grenzfälle für die Variation einzelner Komponenten der Umwelt. Sie können — für verschiedene Umweltkomponenten — zusammen vorkommen und, wenn sie über natürliche Auslese verschiedene Merkmale betreffen, kontinuierliche geographische Variation und diskontinuierliche nebeneinander bedingen und aufrecht erhalten. Klimakomponenten wie Tageslänge, Mitteltemperaturen o. ä. variieren meist kontinuierlich, während edaphische Milieukomponenten oder biotische (z. B. Vorkommen konkurrierender Arten) oft ausgeprägt diskontinuierlich variieren.

2.2. Typen adaptiver Variation der Mittel von Unterpopulationen: Klin und Ökotyp

Die in vergleichenden Anbauversuchen mit Nachkommenschaften von Unterpopulationen einer Baumart gefundenen Unterschiede der Mittelwerte der Unterpopulationen für verschiedene Merkmale können in der Regel zum Variationsmuster der Umwelt der Art in Beziehung gesetzt werden und spiegeln das Variationsmuster der Umwelt wider, weil sie das Ergebnis des Prozesses der Anpassung der Art an die verschiedenen Umwelten ihres Verbreitungsgebietes sind, eines Prozesses, der im wesentlichen auf natürlicher Auslese beruht. Handelt es sich dabei um eine Umwelt mit kontinuierlich variierenden Komponenten (geographischen Trends o. dgl.), so sollte sich eine ähnliche Kontinuität auch im genetischen Variationsmuster der im Zusammenhang mit diesen Komponenten der Auslese unterworfenen Merkmale einstellen. Umgekehrt sollten Diskontinuitäten der Umwelt in diskontinuierlichen genetischen Variationsmustern resultieren (LANGLET 1936). In der Natur hat man beides gefunden. Nach TURESSON (1922a, b) Vorschlag werden diskrete Rassen, wie sie bei diskontinuierlicher Variation der Umwelt erwartet werden, als Ökotypen bezeichnet. Für Gradienten in der genetischen Variation der Unterpopulationen hat HUXLEY (1940, 1942 und früher) die Bezeichnung Kline in Vorschlag gebracht. Beide Termini sind bis in die jüngste Zeit Gegenstand von Kontroversen gewesen. Es ist deshalb angebracht klarzustellen, welche Gesichtspunkte für Beibehalten beider sprechen und was in den folgenden Ausführungen darunter verstanden wird, denn es hat den Anschein, als ob der Hauptgrund für die bestehenden Meinungsverschiedenheiten in den verschiedenen Zielen der mit dem genetischen Variationsmuster beschäftigten Wissenschaftler zu suchen ist.

Man kann die hierhergehörenden Fragestellungen grob etwa wie folgt klassifizieren:

a. Rein praktische, mit der wirtschaftlichen Ausnutzung der genetischen Variation in direktem Zusammenhang stehende, wie züchterische Auswahl zwischen und in Herkünften oder Auswahl der besten

Herkunft für direkten Einsatz in der praktischen Forstwirtschaft.

b. Taxonomische Probleme, die im Zusammenhang mit den verschiedenen Merkmalskonfigurationen in verschiedenen Unterpopulationen entstehen, wenn allein leicht erkennbare, morphologische Merkmale oder wenn auch die nur im vergleichenden Versuch erkennbaren physiologischen Unterschiede berücksichtigt werden sollen.

c. Fragen im Zusammenhang mit der Erklärung des genetischen Variationsmusters, betreffend sein Zustandekommen und Aufrechterhalten, sowie die genetischen Prozesse, die daran beteiligt sind.

Es ist klar, daß auch die Fragen zu c in direktem Zusammenhang mit der wirtschaftlichen Zielsetzung von Herkunfts- oder anderen Züchtungsversuchen stehen müssen, während man die taxonomischen Untersuchungen als der Klärung vorwiegend akademischer Fragen dienend auffassen könnte.

Die genökologische Forschungsrichtung nun hat in der Vergangenheit vorwiegend beschreibend gearbeitet. Als Erklärung der gefundenen und beschriebenen Ökotypen oder Kline genügte die Annahme natürlicher Auslese, ohne daß versucht wurde, das der Auslese zugrunde liegende Zusammenspiel von genetischen Mechanismen und Umwelten zu erklären. Wir werden sehen, daß die Berücksichtigung auch dieser Fragen zu einem besseren Verständnis der Bedeutung des genetischen Variationsmusters einer Art führen kann und ebenso zu einem besseren Verständnis des Inhalts solcher Begriffe wie Ökotyp und Klin.

Der Ökotyp war bei TURESSON (1922a, b) ursprünglich eine Bezeichnung für morphologisch distinkte Unterpopulationen, deren besondere Merkmalsprägungen deutlich adaptiv waren. TURESSON hat selbst die Möglichkeit des Vorkommens klinaler Variation nicht ausgeschlossen (TURESSON 1936). Auch hat er selbst bereits Parallelen zwischen Subspecies und Ökotyp gezogen, Termini, die später von anderen Autoren gleichsinnig verwendet wurden (vgl. CLAUSEN 1951). Hieraus geht hervor, daß man Ökotypen auch als der Verfeinerung taxonomischer Systeme dienend auffassen kann, wenn man es vorzieht, das Variationsmuster in der herkömmlichen Weise der Taxonomen zu beschreiben. Auf forstlichem Gebiet hat vor allem CRITCHFIELD (1957) auf diese Möglichkeit aufmerksam gemacht und hervorgehoben, daß die diskrete Einheit des Ökotyps den Zielen des Taxonomen dienlicher ist als eine Beschreibung des Variationsmusters unter Verwendung von Regressionstechniken (Kline). Auch CALLAHAM (1957) befürwortet eine „experimentelle Taxonomie“ bei den Waldbaumarten. Seine Auffassung, diese sei „mehr“ als Herkunftsversuche, darf allerdings nicht unwidersprochen bleiben. Experimentelle Taxonomie ist sicherlich nicht mehr, wohl aber in der Zielsetzung etwas anderes als die herkömmliche Art der Herkunftsversuche mit Baumarten.

Daß die Aufteilung einer Art in morphologisch unterscheidbare Ökotypen in vielen Fällen problematisch ist, hat vor allem BÖCHER (1949) hervorgehoben. Er findet in seinem Versuchsmaterial, daß fast alle genetische Variation zwischen Unterpopulationen klinal ist, zieht es aber dann für taxonomische Zwecke aus Gründen der Einfachheit doch vor, will-

kürliche Ökotypen auszuscheiden, die er durch Merkmalskombinationen und -häufigkeiten beschreibt. Vom Standpunkt des Taxonomen ist dies Verfahren sicherlich vertretbar¹. Ob es allerdings den berechtigten Forderungen LUNDEGÅRDHS (1931) an die „experimentelle Ökologie“ gerecht wird, muß bezweifelt werden. Von diesem Wissenszweig fordert LUNDEGÅRDH, daß er in erster Linie die von der natürlichen Auslese betroffenen, also mit großer Wahrscheinlichkeit adaptiven, d. h. zur Anpassung beitragenden Merkmale zeigt, um die Anpassung selbst und die damit zusammenhängenden Fragen besser verstehen zu können. Das erreicht man zweifellos besser durch Herausarbeiten der Abhängigkeit der Prägung einzelner Merkmale von Milieufaktoren, also durch Darstellung der Kline. Für die Zwecke der Forstpflanzenzüchtung ist die „experimentelle Ökologie“ sicher wichtiger als die „experimentelle Taxonomie“. Auch GREGOR und WATSON (1961), in deren Material Trends ebenfalls häufiger sind als Diskontinuitäten, finden, daß erstere mehr zum Verständnis der Auslese beitragen.

Andererseits bezeichnet GREGOR (1944) jede Verhaltensweise als ökotypisch, die als adaptiv gedeutet werden kann, also mit irgendwelchen Umweltvariablen korreliert ist. Dann, so meint GREGOR, könnte der Term Ökotyp auch auf Unterpopulationen angewendet werden, die einen bestimmten Abschnitt eines Klins decken. Er kommt damit zu einer ähnlichen Meinung, wie sie bereits FÄGRI (1937) vertreten hat. Dieser ist der Ansicht, daß bei kontinuierlicher Variation des Milieus oder einzelner Komponenten des Milieus und parallelgehender Auslese die kontinuierliche, adaptive Merkmalsvariation von der Definition des Ökotyps mit erfaßt sei. STEBBINS (1950) und — auf forstlichem Gebiet — NIENSTAEDT (1960) führen in Weiterführung dieses Gedankens denn auch den neuen Term der ökotypisch-klinalen Variation ein.

Hier wird das Bestreben deutlich, jede Art adaptiver genetischer Variation als ökotypisch zu bezeichnen, also das Wort adaptiv durch ein neues zu ersetzen. Man kann der Meinung sein, daß dies nicht nur unnötig, sondern auch der Sache unzutraglich ist, weil man dadurch die eingeführten und klaren Bezeichnungen der beiden Grenzfälle abschafft. Daß diese vom Standpunkt der Populationsgenetik etwas Grundverschiedenes darstellen, wird in einem späteren Abschnitt gezeigt werden. Hier sei nur auf den Sachverhalt verwiesen.

Unterschiede zwischen Unterpopulationen können auch aus anderen Ursachen entstehen als aus Auslese allein. Das kann zu sowohl den ökotypischen wie den klinalen Variationstypen nahestehenden Verhältnissen führen. GILMOUR und GREGOR (1939) haben durch ihre Dem-Terminologie eine Möglichkeit geschaffen, auch dies durch Wahl einer passenden

Zusatzbezeichnung zu berücksichtigen. Diese Terminologie hat jedoch einige schwerwiegende Nachteile. Einmal führt ihre konsequente Anwendung zu monströsen und schwer verständlichen Wortgebilden. Weiter dürften die Ursachen für die Differenzierung einer bestimmten Unterpopulation nicht immer so klar sein, daß man sie gebührend und erschöpfend durch eine oder mehrere Zusatzbezeichnungen angeben kann, und schließlich können die Differenzen in verschiedenen Merkmalen verschiedene Ursachen haben, so daß man von Rechts wegen auch noch angeben müßte, welches Merkmal gemeint ist. Eine allgemein gehaltene Umschreibung des gefundenen oder vermuteten Sachverhalts dürfte deshalb die gleichen oder bessere Dienste leisten.

Wir umgehen diese nomenklatorischen Schwierigkeiten, indem wir im folgenden WRIGHTS (1931) Term „Unterpopulationen“ verwenden. Dieser bezeichnet nichts weiter als eine Gruppe von Individuen der gleichen Art, die als Gruppe in irgendeiner Beziehung zur Evolution der Art stehen. In der Forstgenetik dürfte es sich dabei meist um lokale Populationen handeln. Die Bezeichnung Unterpopulation stellt die Beziehungen unserer Erörterungen zur Populationsgenetik heraus.

Versucht man das Ergebnis der in der Vergangenheit geführten Diskussionen um die Bezeichnung und Erklärung des genetischen Variationsmusters der Mittel von Unterpopulationen in zwei Sätzen zusammenzufassen, so kommt man etwa zum folgenden Schluß: Das Konzept des Ökotyps ist für den Taxonomen attraktiver, weil es besser in sein allgemeines System paßt und bequemer (für seine Zwecke) anzuwenden ist. Die Beschreibung des Variationsmusters mit Regressionstechniken andererseits gibt, wo klinal Variation vorliegt, tiefere Einblicke in die Zusammenhänge und eröffnet damit Möglichkeiten für ein besseres Verständnis der genetisch-ökologischen Beziehungen. Der Ökotyp ist also besser geeignet für die Zwecke der experimentellen Taxonomie, das Klinkonzept in geeigneten Fällen für die der experimentellen Ökologie.

2.3. Experimentelle und biometrische Verfahren zur Beschreibung des Musters der adaptiven genetischen Variation der Mittel von Unterpopulationen

Es gibt Fälle, in denen man durch Häufigkeitszählungen in den Populationen selbst zu Vorstellungen über das Variationsmuster kommen kann, etwa bei in Abhängigkeit von Umweltkomponenten wechselnden Häufigkeiten von Genen mit Effekten, die groß genug sind, um ihre Träger einwandfrei zu identifizieren — Polymorphismen — oder bei wechselnden Häufigkeiten von Chromosomenstrukturen — Chromosomenpolymorphismen. Sowohl das Studium der Polymorphismen, vor allem bei Lepidopteren (Zusammenfassung bei FORD 1953) und Schnecken (LAMOTTE 1951), wie der Chromosomenpolymorphismen, vor allem bei *Drosophila*-Arten, erstmalig in größerem Maßstab bei DOBZHANSKY und EPLING (1944), haben wesentlich zum Verständnis von Ursachen und Eigenschaften verschiedener Typen von genetischen Variationsmustern beigetragen. Bezüglich Planung und Auswertung der Stichproben für derartige Untersuchungen muß auf die Literatur ver-

¹) Welche gedanklichen Schwierigkeiten der Taxonom bei dem ihm ungewohnten Denken und Arbeiten in und mit mehrdimensionalen Regressionssystemen haben mag, erhellt eine Feststellung bei CLAUSEN (1951). Dort wird das Klin-Konzept als unbrauchbar abgelehnt, weil es vorkomme, daß ein Individuum einer bestimmten Unterpopulation gleichzeitig in einem Merkmal zum einen, in einem anderen einem zweiten Klin zugeordnet werden könne! Inwieweit dies auch hinsichtlich verschiedener Ökotypen gilt, die ja meist ebenfalls erhebliche individuelle Variation aufweisen, bleibt offen.

Tabelle 1. *Regressionsanalyse, Herkunftsversuch Bi 23 (Betula japonica).*

a: Geographische Breite (1)
b: Geographische Breite und Länge (1 und 2)
c: Geographische Breite und Länge, Höhe ü. d. M. (1, 2 und 3)
d: Geographische Breite und Länge, Höhe ü. d. M., mittlere Jahrestemperatur (1, 2, 3 und 4)
e: Geographische Breite und Länge, Höhe ü. d. M., mittlere Jahrestemperatur und Niederschlag als ökologische Variable (1, 2, 3, 4 und 5)

Regressionskoeffizienten und Bestimmtheiten zu Merkmalen 1–5, Fällen:

Merkmal	ökol. Variable	a	b	c	d	e
6: Austrieb 1961	1	−0,16852	−0,33544	−0,28709	−0,23051	−0,23940
	2		+0,32639	+0,33290	+0,32867	+0,27471
	3			+0,00333	+0,00444	+0,00322
	4				+0,08162	+0,06843
	5					−0,00164
Bestimmtheit %		32,3	38,4	39,0	40,6	40,8
7: Austrieb 1962	1	−0,14031	−0,35461	−0,19160	−0,15037	−0,14756
	2		+0,41903	+0,44100	+0,43791	+0,45499
	3			+0,01122	+0,01203	+0,01242
	4				+0,05948	+0,06365
	5					+0,00051
Bestimmtheit		28,2	40,8	49,2	50,3	50,3
8: Abschluß 1960	1	−0,29301	−0,24980	−0,34167	−0,32604	−0,30858
	2		−0,08448	−0,09687	−0,09804	−0,00792
	3			−0,00632	−0,00602	−0,00362
	4				+0,02256	+0,04845
	5					+0,00321
Bestimmtheit		76,3	76,6	78,3	78,4	79,0
9: Abschluß 1961	1	−0,24888	−0,13648	−0,33164	−0,36921	−0,35006
	2		−0,21978	−0,24607	−0,24326	−0,12704
	3			−0,01343	−0,01417	−0,01155
	4				−0,5420	−0,02580
	5					+0,00353
Bestimmtheit		47,1	48,9	55,3	55,8	56,4
10: Rostbefall 12. 9. 1960	1	+0,04681	+0,03911	+0,05286	+0,06454	+0,06294
	2		+0,01506	+0,01691	+0,01604	+0,00633
	3			+0,00095	+0,00118	+0,00096
	4				+0,01686	+0,01449
	5					−0,00029
Bestimmtheit		39,6	39,8	40,6	41,7	41,8
11: Rostbefall 29. 9. 1960	1	+0,03414	+0,03403	+0,05007	+0,04958	+0,04786
	2		+0,00056	+0,00272	+0,00276	−0,00771
	3			+0,00104	+0,00109	+0,00085
	4				−0,00070	−0,00326
	5					−0,00032
Bestimmtheit		31,2	31,2	32,7	32,7	32,8
12: Rostbefall 24. 8. 1961	1	+0,07704	+0,11256	+0,14950	+0,15996	+0,15827
	2		−0,06944	−0,06447	−0,06525	−0,07554
	3			+0,00254	+0,00274	+0,00252
	4				+0,01510	+0,00126
	5					−0,00031
Bestimmtheit		46,3	48,2	50,6	51,0	51,0
13: Blattbrand 1960	1	+0,02149	−0,04064	−0,07983	−0,07645	−0,07075
	2		+0,12148	+0,11620	+0,11595	+0,15052
	3			−0,00270	−0,00263	−0,00185
	4				+0,00487	+0,01332
	5					+0,00105
Bestimmtheit		6,4	16,6	21,3	21,3	21,4
14: Par. β 1961	1	−0,00668	−0,00675	−0,00246	+0,00069	+0,00103
	2		+0,00994	+0,01051	+0,01028	+0,01231
	3			+0,00029	+0,00036	+0,00040
	4				+0,00455	+0,00505
	5					+0,00006
Bestimmtheit		0,8	2,5	4,0	5,4	5,4
15: Par. B 1961	1	−0,05816	−0,22378	−0,21713	−0,20198	−0,20825
	2		+0,32385	+0,32475	+0,32362	+0,28554
	3			+0,00046	+0,00076	−0,00010
	4				+0,02186	+0,01256
	5					−0,00116
Bestimmtheit		2,7	6,9	6,9	7,0	7,1
16: Zuwachs 1961 und 62	1	−2,14069	−1,60831	−5,20495	−6,31709	−5,60999
	2		−1,04097	−1,52560	−1,44244	+2,84854
	3			−0,24757	−0,26939	−0,17249
	4				−1,60440	−0,55580
	5					+0,13018
Bestimmtheit		14,7	14,9	24,1	25,8	29,5

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Merkmal	ökol. Variable	a	b	c	d	e
17: Wachstum bis 1962	1	-2,52606	-2,11290	-7,60473	-10,04846	-9,09182
	2		-0,80786	-1,54786	-1,36511	+4,44014
	3			-0,37802	-0,42596	-0,29487
	4				-3,52538	-2,10673
	5					+0,17613
Bestimmtheit		9,5	9,5	19,4	23,3	26,4
18: Länge des Blattstiels	1	-0,02148	-0,02911	-0,04539	-0,04684	-0,04996
	2		+0,01537	+0,01318	+0,01328	-0,00567
	3			-0,00112	-0,00115	-0,00158
	4				-0,00208	-0,00671
	5					-0,00058
Bestimmtheit		26,8	27,4	31,0	31,0	32,3
19: Länge der Blattspreite	1	+0,00963	+0,00170	-0,03637	-0,02265	-0,01452
	2		+0,01549	+0,01036	+0,00934	+0,05867
	3			-0,00262	-0,00235	-0,00124
	4				+0,01979	+0,03184
	5					+0,00150
Bestimmtheit		1,5	1,7	6,8	8,1	10,5
20: Breite der Blattspreite	1	-0,00032	-0,01773	-0,05619	-0,05639	-0,05519
	2		+0,03404	+0,02886	+0,02888	+0,03616
	3			-0,00265	-0,00265	-0,00249
	4				-0,00029	+0,00149
	5					+0,00022
Bestimmtheit		0,0	1,4	9,5	9,5	9,6

wiesen werden, insbesondere auch auf die zur Human-genetik. Dabei sind jedoch bei Anwendung auf Populationen von Waldbäumen deren Besonderheiten hinsichtlich Auslese und Paarungssystem zu beachten. In der Regel wird man es aber in Waldbaumpopulationen mit Merkmalen zu tun haben, die durch Polygene vererbt werden und dazu erheblichen Milieumodifikationen unterliegen. Die Variationsmuster solcher Merkmale können nur in vergleichenden Anbauversuchen geklärt werden. Diese Merkmale sind meist auch die wirtschaftlich wichtigsten, und wir wollen uns im folgenden vorwiegend mit ihrer Variation auseinandersetzen.

Wenn man den adaptiven Teil der genetischen Variation eines Merkmals erfassen will, muß man seine Prägung in vergleichenden Versuchen oder die ausgezählten Genfrequenzen mit irgendwelchen Komponenten der Umwelt korrelieren können. Es hat sich herausgestellt, daß bei Waldbäumen Klimaunterschiede zwischen den Herkunftsorten für den größten Teil der so erfaßbaren adaptiven, genetischen Variation verantwortlich sind. Man benötigt deshalb in erster Linie die Klimadaten der Herkunftsorte. Diese Daten müssen hinreichend lange Zeiträume repräsentieren und von nahegelegenen Klimastationen stammen, um hinreichend zuverlässig zu sein. Da jedoch in vielen Teilen der Welt das Netz der Klimastationen zu weitmaschig und zu jung ist, um auch feinere Unterschiede aufdecken zu können, ist es oft besser und ausreichend, mit den wichtigsten Klimavariablen korrelierte geographische Variable zu verwenden, wie geographische Breite und Länge oder Höhe über dem Meer. Weiter ist zu bedenken, daß langfristige Klimaschwankungen und zu kurze Generationsfolgen oder auch Heterogenität des Mikromilieus bei den Waldbäumen das Einpendeln der Unterpopulationen in die ideale Gleichgewichtslage verhindern. Schon aus diesem Grund wird es sich oft um relativ grobe Schätzungen handeln.

Noch schwieriger dürfte es sein, die Effekte bestimmter Bodentypen oder einzelner Komponenten

des edaphischen oder biotischen Milieus nachzuweisen und ihren Anteil an der genetischen Variation einzuschätzen. Zwar weiß man, daß es — im Sinne geographischer Variation — „ökotypische“ Korrelationen zwischen Bodeneigenschaften und physiologischen Eigenschaften zumindest bei einigen annuellen und perennierenden Pflanzenarten gibt (vgl. MELCHERS 1939, SNAYDON 1962, ELLENBERG 1958 u. a. für Korrelationen zum Bodentyp, SNAYDON und BRADSHAW 1962a, b für Korrelationen zu einzelnen Mineralkomponenten des Bodens), aber man weiß andererseits nichts darüber, ob solche Korrelationen erhebliche Beiträge zur genetischen Variation auch der Waldbaumarten leisten. Kürzere Generationsfolgen am Herkunftsort und oft auch mehr ausgeprägte Spezialisierung der Baumarten auf bestimmte Bodentypen lassen vermuten, daß ihr Anteil an der adaptiven Variation der Baumarten nennenswert geringer ist. Daß sie existieren, dürfte andererseits außer Frage stehen, denn alle Untersuchungen hierüber mit fremdbefruchtenden Arten haben gezeigt, daß es in den Populationen stets potentielle genetische Variabilität gibt, die eine Anpassung auch an extreme Verhältnisse gestattet, und daß die physiologischen Merkmale, die für die Anpassung ausschlaggebend sind, oft in einfacher Weise vererbt werden (vgl. DESSUREAUX 1959 u. a.).

Ebensowenig weiß man bei den Baumarten über die Bedeutung der Konkurrenz mit anderen Arten für die genetische Variation der Unterpopulationen. Nachdem TANSLEY (1917) erstmalig die Bedeutung des Milieus für den Ausgang der Konkurrenz zwischen zwei Pflanzenarten gezeigt hat und MOORE (1959) dies für Waldbäume experimentell bestätigte, haben ELLENBERG (1958) und SNAYDON (1962) auch die Bedeutung der Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen der gleichen Art für die Anpassung an verschiedene Bodentypen und damit für die Differenzierung von Unterpopulationen nachgewiesen. Eine Vielzahl ähnlicher Untersuchungen liegt bei verschiedenen Tierarten vor (vgl. BIRCH 1960 u. a.).

Tabelle 2. *Regressionsanalyse, Herkunftsversuch Bi 24 (Betula maximowicziana).*

a: Geographische Breite
 b: Geographische Breite und Länge
 c: Geographische Breite und Länge, Höhe ü. d. M.
 d: Geographische Breite und Länge, Höhe ü. d. M., mittlere Jahrestemperatur
 e: Geographische Breite und Länge, Höhe ü. d. M., mittlere Jahrestemperatur und Niederschlag als ökologische Variable

Regressionskoeffizienten und Bestimmtheiten zu Merkmalen 1–5, Fälle:

Merkmal	ökol. Variable	a	b	c	d	e
6: Austrieb 1961	1	-0,38404	-0,45573	-0,16692	-0,04235	-0,01093
	2		+0,11637	-0,00485	-0,00019	-0,01611
	3			+0,01393	+0,02018	+0,02150
	4				+0,10138	+0,10520
	5					-0,00001
Bestimmtheit %		81,1	81,3	82,1	82,7	82,7
7: Austrieb 1962	1	-0,09128	-0,13269	+0,02450	+0,04328	-0,00126
	2		-0,06721	+0,00123	+0,00194	+0,02451
	3			+0,00758	+0,00852	+0,00666
	4				+0,01528	+0,00988
	5					+0,00002
Bestimmtheit		58,9	60,0	62,8	63,0	63,0
8: Abschluß 1960	1	-0,13854	-0,08634	-0,17969	-0,14882	+0,00790
	2		-0,08472	-0,04554	-0,04438	-0,12380
	3			-0,00450	-0,00296	+0,00361
	4				+0,02513	+0,04416
	5					-0,00007
Bestimmtheit		47,5	48,1	48,5	48,6	48,6
9: Abschluß 1961	1	-0,37974	-0,44840	-0,12548	-0,00888	-0,01204
	2		+0,11432	-0,02410	-0,01974	-0,01841
	3			+0,01558	+0,02142	+0,02129
	4				+0,09489	+0,09451
	5					0,00000
Bestimmtheit		80,4	80,7	81,6	82,2	82,2
10: Par. β 1961	1	-0,02344	-0,01896	+0,01897	+0,01260	+0,00071
	2		-0,00727	-0,02318	-0,02342	-0,01740
	3			+0,00183	+0,00151	+0,00101
	4				-0,00518	+0,00663
	5					+0,00001
Bestimmtheit		57,4	57,5	60,0	60,2	60,2
11: Par. B 1961	1	-0,42693	-0,55827	-0,28412	-0,20852	-0,00401
	2		+0,21317	+0,09811	+0,10093	-0,00271
	3			+0,01323	+0,01702	+0,02559
	4				+0,06153	+0,08636
	5					-0,00010
Bestimmtheit		65,4	66,0	66,4	66,6	66,6
12: Wachstum bis 1962	1	-0,90525	-0,04778	-10,83662	-11,41748	-0,14006
	2		+0,06284	+8,82752	+8,80580	+2,94872
	3			-0,29233	-0,32145	-0,16318
	4				-0,47275	-0,93074
	5					-0,00551
Bestimmtheit		3,1	8,2	10,4	10,5	10,5
13: Wachstum 1961 und 1962	1	-1,09317	-3,61986	-5,73080	-6,21390	+0,12534
	2		+4,10108	+4,98704	+4,96897	+1,75641
	3			-0,10184	-0,12606	+0,13976
	4				-0,39318	+0,37662
	5					-0,00302
Bestimmtheit		10,5	15,6	16,3	16,5	16,5
14: Länge des Blattstiels	1	-0,00089	+0,00733	-0,00616	-0,02311	-0,00004
	2		-0,01044	-0,00478	-0,00542	-0,01711
	3			-0,00065	-0,00150	-0,00053
	4				-0,01380	-0,01100
	5					-0,00001
Bestimmtheit		0,1	0,4	0,6	2,4	2,4
15: Länge der Blattspreite	1	-0,01718	+0,00401	-0,03184	-0,02004	-0,00194
	2		-0,03488	-0,01934	-0,01890	-0,02808
	3			-0,00173	-0,00114	-0,00038
	4				+0,00960	+0,01180
	5					-0,00001
Bestimmtheit		5,6	6,4	6,8	7,0	7,0
16: Breite der Blattspreite	1	-0,00265	+0,02144	-0,00045	-0,00444	-0,00259
	2		-0,03910	-0,02991	-0,03006	-0,03100
	3			-0,00106	-0,00126	-0,00118
	4				-0,00325	-0,00302
	5					0,00000
Bestimmtheit		0,2	1,8	2,0	2,0	2,0

FISHER (1958) hat darauf aufmerksam gemacht, daß die Konkurrenz zwischen verschiedenen Arten auch eine gewisse Bedeutung für die genetische Variation innerhalb der Unterpopulationen haben muß, und LERNER und DEMPSTER (1962) konnten nachweisen, daß, im gleichen Milieu, die genetische Variation innerhalb der Populationen entscheidend für den Ausgang der Konkurrenz zwischen zwei Arten sein kann. Aber auch hier wissen wir wiederum so gut wie nichts über die Bedeutung dieser Verhältnisse für das genetische Variationsmuster der Baumarten.

Wir wissen auch nicht, ob man diese Abhängigkeiten mit relativ einfachen Regressionstechniken beschreiben kann, wie die Abhängigkeiten von klimatischen Komponenten der Umwelt. Die in der Vergangenheit und bis in die Gegenwart über Bodentyp, Pflanzengesellschaft, Mischholzarten usw. der Herkunftsbestände gesammelten Daten, die mit-helfen sollten, die adaptive Variation der Herkunft mehr in den Einzelheiten studieren zu können, haben bisher zu keinen klaren Beziehungen geführt. Jedenfalls sind keine zuverlässigen Versuchsergebnisse hierüber bekannt geworden. Ohne hieraus Schlußfolgerungen auf die Erfolgsaussicht künftiger Versuche dieser Art ziehen zu wollen, veranlassen uns diese Verhältnisse doch, uns in der Hauptsache auf die Abhängigkeiten vom Klima zu beschränken.

Wie bereits bemerkt, haben Klimavariablen den Vorteil einer meist leicht zu übersehenden und bekannten geographischen Verteilung, die durch unkomplizierte Trends beschrieben werden kann. So werden mit zunehmendem Breitengrad die Tage länger, die Temperaturen niedriger u. a. Die Variationsmuster der Arten stimmen deshalb meist gut mit den Klimakarten des betreffenden Gebiets überein, in vielen Fällen können sie durch geographische und topographische Daten erklärt werden.

Betrachten wir daraufhin die Ergebnisse zweier Herkunftsversuche mit *Betula japonica* und *Betula maximowicziana*. 131 bzw. 110 Einzelbaumnachkommenschaften, verteilt auf 20 bzw. 15 Unterpopulationen aus dem japanischen Teil des Verbreitungsgebiets beider Arten (Abb. 1) waren in Baumschulversuchen (4 Wiederholungen, 10 Pflanzen in einer Reihe je Parzelle) vier Jahre lang beobachtet worden. Die Tabellen 1 und 2 geben die Abhängigkeiten von 15 bzw. 11 Merkmalen, die in den beiden Versuchen gefunden wurden und zur Herleitung der klinealen Variation dienen können.

Die am Kopf der Tabelle stehenden ökologischen Variablen und Regressionen bedürfen keiner Erläuterung. Das gleiche gilt für die Merkmale selbst, außer vielleicht für Blattbrand, worunter die Schädigung der Blätter bei *B. japonica* während einer Periode heißen, trockenen Frühjahrswetters zu verstehen ist, und Parameter B und β , die Parameter der logistischen Wachstumsfunktion bedeuten. Sie bezeichnen die Lage der Kurve des jahreszeitlichen Höhenwachstums im Netz bzw. den Anstieg dieser Kurve und wurden mittels Methode der kleinsten Quadrate für das Jahr 1961 bestimmt.

Die Tabellen selbst geben die Regressionskoeffizienten für die am Kopf aufgeführten Regressionen an. Am Fuß jedes Abschnitts für ein Merkmal ist jeweils angegeben, wieviel % der Varianz des Merkmals durch die betreffende Regression erklärt ist.

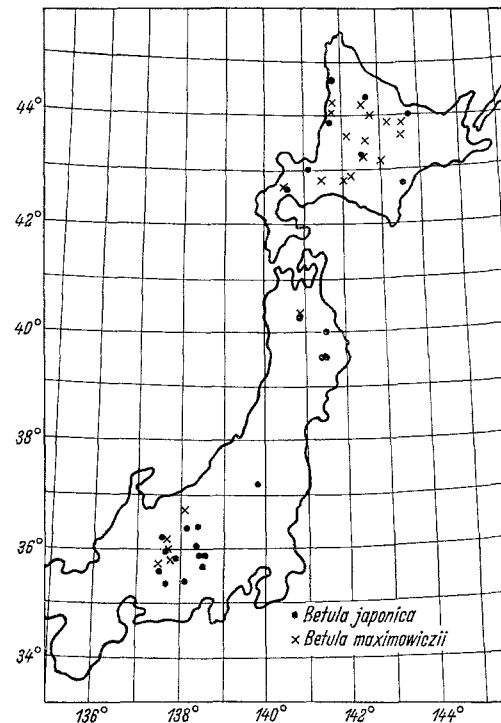


Abb. 1. Verteilung der Unterpopulationen der Herkunftsversuche mit *B. japonica* (x) und *B. maximowicziana* (•).

Diese „Bestimmtheit“ ist auf die Varianz der Mittel der Einzelbaumnachkommenschaften bezogen und kann als Maß für die Güte der Anpassung des Klins gewertet werden.

Für die einzelnen Merkmale liegen ganz unterschiedliche Verhältnisse vor. Selbst Bonitierungen des gleichen Merkmals in verschiedenen Jahren liefern gelegentlich recht unterschiedliche Ergebnisse. Hierzu wird noch einiges zu sagen sein. Weiter sind Unterschiede in der Zunahme der Bestimmtheit bei sukzessivem Einführen neuer ökologischer Variabler vorhanden. Bei einigen erklärt schon die erste (= geographische Breite) fast die gesamte feststellbare Abhängigkeit von den ökologischen Variablen, bei anderen leisten auch die anderen noch wesentliche Beiträge.

Bei vergleichbaren Merkmalen sind die Verhältnisse für beide Arten ähnlich, doch findet man bei *B. maximowicziana* eine im Durchschnitt höhere Bestimmtheit, und in der Regel ist bei dieser Art auch schon durch die erste ökologische Variable eine hinreichende Erklärung der klinealen Variation erreicht.

Die Regressionskoeffizienten werden bei Hereinnahme weiterer ökologischer Variabler z. T. erheblich verändert und können sogar die Vorzeichen wechseln. Eine Erklärung hierfür findet man in den Tabellen 3 und 4, in denen die einfachen Korrelationskoeffizienten für alle Merkmale und die ökologischen Merkmale angegeben sind. In beiden Fällen sind alle 5 ökologischen Variablen untereinander hoch korreliert. Selbst geographische Breite und Länge weisen eine enge Korrelation aus, was natürlich durch die Lage der japanischen Inseln erklärt ist. Die anderen Korrelationen bedürfen keiner weiteren Erläuterung.

Diese Interkorrelationen der ökologischen Variablen, die wohl in allen Stichproben zu erwarten sind, die der Einschätzung des genetischen Variations-

Tabelle 3. Korrelations-

	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1 geogr. Breite in Breitengraden	+0,9159xx	-0,9149xx	-0,6978xx	-0,4963xx	-0,6991xx	-0,5955xx	-0,8768xx	-0,6991xx	+0,6265xx
2 geogr. Länge in Längengraden		-0,8483xx	-0,6283xx	-0,6579xx	-0,5184xx	-0,3784xx	-0,8258xx	-0,6958xx	+0,5919xx
3 Höhe über dem Meeresspiegel in 10 m			+0,5803xx	+0,3442xx	+0,6698xx	+0,6537xx	+0,7515xx	+0,5389xx	-0,5394xx
4 mittlere Jahrestemperatur °C				+0,1943x	+0,5913xx	+0,4526xx	+0,6504xx	+0,4720xx	-0,3758xx
5 jährlicher Niederschlag in cm					+0,0917	-0,0247	+0,5415xx	+0,5613xx	-0,4060xx
6 Austrieb 1961 (Sortenmittel)						+0,8660xx	+0,5684xx	+0,3390xx	-0,1702
7 Austrieb 1962 (Sortenmittel)							+0,4601xx	+0,2730xx	-0,1921x
8 Abschluß 1960 (Sortenmittel)								+0,8400xx	-0,6579xx
9 Abschluß 1961 (Sortenmittel)									-0,6623xx
10 Rostbefall 12. 9. 60 (Sortenmittel)									
11 Rostbefall 29. 9. 60 (Sortenmittel)									
12 Rostbefall 24. 8. 61 (Sortenmittel)									
13 Blattbrand 1960 (Sortenmittel)									
14 Höhenwachstum 1961 (Sortenmittel)									
Par. β									
15 Höhenwachstum 1961 (Sortenmittel)									
Par. B									
16 Zuwachs 1961, 62 (Sortenmittel)									
17 Wachstum bis 1962 (Sortenmittel)									
18 Länge des Blattstiels (Sortenmittel)									
19 Länge der Blattspreite (Sortenmittel)									
20 Breite der Blattspreite (Sortenmittel)									

Tabelle 4. Korrelations-

	2	3	4	5	6	7	8
1 geogr. Breite in Breitengraden	+0,9567xx	-0,9803xx	-0,6234xx	+0,8016xx	-0,9004xx	-0,7674xx	-0,6891xx
2 geogr. Länge in Längengraden		-0,9076xx	-0,6602xx	-0,8713xx	-0,8466xx	-0,7034xx	-0,6822xx
3 Höhe über dem Meeresspiegel in 10 m			+0,5336xx	+0,7776xx	+0,9024xx	+0,7915xx	+0,6575xx
4 mittlere Jahrestemperatur in °C				+0,4640xx	+0,5761xx	+0,4297xx	+0,4946xx
5 jährlicher Niederschlag in cm					+0,6715xx	+0,5801xx	+0,6415xx
6 Wachstumsbeginn 1961 in 3-Tagesperioden						+0,8674xx	+0,6282xx
7 Wachstumsbeginn 1962 in 3-Tagesperioden							+0,4240xx
8 Wachstumsabschluß 1960 in 3-Tagesperioden							
9 Wachstumsabschluß 1961 in 3-Tagesperioden							
10 Parameter β , Höhenwachstum 1961							
11 Parameter B, Höhenwachstum 1961							
12 Wachstum bis 1962							
13 Wachstum 1961 und 1962							
14 Länge des Blattstiels							
15 Länge der Blattspreite							
16 Breite der Blattspreite							

musters einer Art dienen, haben unerfreuliche Konsequenzen, wenn man vermittels multipler Regressions- oder Korrelationstechniken nach der oder den ökologischen Variablen mit größter Bedeutung für die natürliche Auslese fragt oder wenn man auch nur die Effekte der einzelnen ökologischen Variablen getrennt ermitteln will. LANGLET (1936) hat im Zusammenhang mit seinen eigenen Versuchen und denen anderer Autoren (ENEROTH 1927, SCHOTTE 1923) diese Schwierigkeiten eingehend erörtert und die Konsequenzen angegeben, die sich hieraus für die Untersuchung des Effekts von Systemen interkorrelierter ökologischer Variabler ergeben. Der Brauchbarkeit von multiplen Regressionstechniken sind hier recht enge Grenzen gezogen. Bezüglich der mathematisch-statistischen Gründe hierfür wird auf geeignete Lehrbücher der Statistik verwiesen.

Günstigere Verhältnisse als in unserem Material scheint KRIEBEL (1957) in seinen Experimenten mit *Acer saccharinum* vorgefunden zu haben. Jedenfalls ergeben die von ihm berechneten multiplen Regressionsen ein besseres Bild.

Matrizen von Korrelationskoeffizienten zur Analyse und Beschreibung der Abhängigkeiten in Herkunftsversuchen haben zuerst WRIGHT und BULL (1962, 1963) verwendet. Es muß erwartet werden, daß bei vorwiegend klinaler Variation die meisten Korrelationen auch der Merkmale untereinander signifikant sind. Dies dürfte, geeignete Stichprobenentnahme vorausgesetzt (s. unten), der Regelfall sein. Abweichende Verhältnisse sind Vf. nur aus einem Herkunftsversuch mit *Larix leptolepis* bekannt

(LANGNER, STERN und WRIGHT 1964). Dort waren allerdings auch die Voraussetzungen abnorm, da *Larix leptolepis* nur ein kleines Verbreitungsgebiet besitzt und zudem in kleinen, insulären Beständen verstreut vorkommt.

Man kann ein System von Korrelationen übersichtlicher darstellen, wenn man die Matrix der Korrelationskoeffizienten einer multiplen Faktorenanalyse unterzieht. Bezüglich der Grundlagen des Verfahrens muß auf die Literatur verwiesen werden. In den Tabellen 5 und 6 sind die Ergebnisse der Faktorenanalyse für beide Versuche angegeben.

Die „Faktoren“ stellen hier gemeinsame Variationsursachen der mit dem gleichen Faktor „geladenen“ Merkmale dar. Im Oberteil der Tabellen ist angegeben worden, wieviel der im Material vorhandenen Korrelationsursachen durch den jeweiligen Faktor erklärt werden (ab Faktor 2 durch Faktor 1 + 2 usw.). Schon der erste Faktor erklärt bei *B. japonica* 52 und bei *B. maximowicziana* 59%. Die folgenden Faktoren leisten demgegenüber nur noch vergleichsweise bescheidene Beiträge. Setzt man, willkürlich, die noch als beträchtlich anzusehende Faktorladung eines Merkmals bei |0,5| fest, so findet man, daß in beiden Fällen alle 5 ökologischen Variablen mit dem gleichen Faktor geladen sind. Nur 5 bzw. 4 Merkmale weisen keine beträchtliche Ladung durch den ersten Faktor auf. Es sind dies die Merkmale Blattbrand, Wachstum und zwei Blattmerkmale bei *B. japonica* sowie die Merkmale Wachstum und drei Blattmerkmale bei *B. maximowicziana*. Alle diese Merkmale zeigten schon in der

koeffizienten *Bi 23, 20 Variable.*

11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
+0,5660xx	+0,6382xx	+0,2523xx	-0,0993	-0,1638	-0,4010xx	-0,3173xx	-0,5018xx	+0,1158	-0,0049	1
+0,5193xx	+0,5327xx	+0,3594xx	-0,0377	-0,0670	-0,3857xx	-0,2997xx	-0,4270xx	+0,1228	+0,0423	2
-0,4677xx	-0,5225xx	-0,3264xx	+0,1358	+0,1481	+0,2408xx	+0,1601	+0,3841xx	-0,1938xx	-0,1101	3
-0,4164xx	-0,4292xx	-0,1182	+0,1428	+0,1384	+0,2278xx	+0,1249	+0,3624xx	+0,0275	+0,0446	4
-0,3438xx	-0,3227xx	-0,1688	-0,0690	-0,0478	+0,4716xx	+0,4267xx	+0,2039xx	+0,0452	+0,0446	5
-0,1093	-0,3359xx	-0,1493	+0,1552	+0,2340xx	+0,0944	+0,0472	+0,3731xx	-0,1057	+0,0979	6
-0,1843	-0,2698xx	-0,1945xx	+0,2491xx	+0,3289xx	+0,0435	-0,0481	+0,2358xx	-0,1582	-0,0383	7
-0,6400xx	-0,6670xx	-0,1860	+0,0519	+0,1546	+0,5387xx	+0,4745xx	+0,4887xx	-0,1238	-0,0236	8
-0,6498xx	-0,6141xx	-0,1204	-0,0352	+0,3236xx	+0,0955xx	+0,5985xx	+0,4065xx	-0,0826	-0,0087	9
+0,9065xx	+0,7760xx	+0,0978	-0,3527xx	-0,2183xx	-0,6390xx	-0,5591xx	-0,4684xx	+0,0029	-0,0814	10
	+0,7364xx	+0,0818	-0,4075xx	-0,1946xx	-0,6317xx	-0,5113xx	-0,4371xx	-0,0555	-0,0706	11
		+0,0318	-0,2766xx	-0,1946xx	-0,6169xx	-0,5590xx	-0,5214xx	+0,0776	-0,0950	12
			+0,0042	+0,1137	+0,0868	+0,2138xx	-0,0076	+0,1934xx	+0,2042xx	13
				+0,2355xx	+0,1647	+0,0694	+0,0634	+0,1234	+0,0826	14
					+0,4146xx	+0,3493xx	+0,1094	+0,0398	+0,0470	15
						+0,9194xx	+0,4315xx	+0,1565	+0,2337xx	16
							+0,4070xx	+0,0953	+0,2107xx	17
								+0,3062xx	+0,4193xx	18
									+0,7322xx	19

koeffizienten, *Bi 24, 16 Variable.*

9	10	11	12	13	14	15	16	
-0,8968xx	-0,7572xx	-0,8087xx	-0,1747	-0,3240xx	+0,0257	-0,2364xx	-0,0451	1
-0,8436xx	-0,7372xx	-0,7517xx	-0,1010	-0,2437xx	+0,0082	-0,2520xx	-0,0796	2
+0,9005xx	+0,7638xx	+0,8117xx	+0,1700	+0,3280xx	-0,0393	+0,2121xx	+0,0233	3
+0,5676xx	+0,3929xx	+0,4925xx	+0,0867	+0,1514	-0,0780	+0,2173xx	+0,0584	4
+0,6658xx	+0,6854xx	+0,6228xx	+0,1120	+0,2551xx	+0,0104	+0,1677	+0,0040	5
+0,9950xx	+0,8001xx	+0,8316xx	+0,1101	+0,2752xx	+0,0164	+0,2482xx	+0,0420	6
+0,8621xx	+0,7164xx	+0,7606xx	+0,0593	+0,2223xx	-0,0133	+0,1579	-0,0253	7
+0,6288xx	+0,6879xx	+0,6844xx	+0,3808xx	+0,4693xx	+0,1395	+0,2590xx	+0,0901	8
	+0,7991xx	+0,8278xx	+0,1061	+0,2736xx	+0,0136	+0,2581xx	+0,0447	9
		+0,8396xx	+0,1220	+0,2811xx	-0,0267	+0,2051xx	-0,0208	10
			+0,3530xx	+0,5133xx	+0,0387	+0,2291xx	+0,0687	11
				+0,9307xx	+0,4057xx	+0,1821	+0,3215xx	12
					+0,3412xx	+0,2725xx	+0,3363xx	13
						+0,3812xx	+0,5730xx	14
							+0,7107xx	15
								16

Matrix der Korrelationskoeffizienten abweichendes Verhalten.

Auf einen Versuch zur Interpretation der anderen Faktoren wird verzichtet, da sie nur höchstens je 20% der Korrelationsursachen erklären und demzufolge weniger bedeutend und zuverlässig sind als der erste.

Der Vorteil der Faktorenanalyse liegt vor allem in der übersichtlichen Darstellung der Abhängigkei-

ten. Man muß sich jedoch darüber im klaren sein, daß die einzelnen Faktoren nicht eindeutig interpretiert werden können. Die ihnen zugrundeliegenden Korrelationen können sowohl aus parallellaufenden Klinen wie aus genetischen und Kopplungskorrelationen oder mehreren Ursachen entstehen.

Andere Verfahren mit ähnlicher Zielsetzung wurden von SOKAL und MICHENER (1958) und WRIGHT und BULL (1963) vorgeschlagen. Eine generelle

Tabelle 5. *Bi 23 (Betula japonica), multiple Faktorenanalyse.*

Faktor % Kommunalität			1 52,3		2 69,2		3 81,3		4 89,6		5 96,0	
Reihenfolge	Nr. des Merkmals	Faktorladung	Nr. des Merkmals	Faktorladung	Nr. des Merkmals	Faktorladung	Nr. des Merkmals	Faktorladung	Nr. des Merkmals	Faktorladung	Nr. des Merkmals	Faktorladung
1	1	-0,885	19	-0,501	6	+0,520	19	-0,459	15	+0,426		
2	8	+0,870	20	-0,494	7	+0,505	14	+0,456	17	+0,371		
3	2	-0,813	16	-0,482	5	-0,443	20	-0,448	16	+0,332		
4	10	-0,795	17	-0,480	20	+0,442	7	+0,351	19	-0,272		
5	9	+0,793	3	+0,473	19	+0,414	5	-0,342	7	+0,268		
6	11	-0,766	6	+0,452	9	-0,365	11	-0,295	9	+0,250		
7	12	-0,761	2	-0,437	17	-0,334	10	-0,290	2	+0,230		
8	3	+0,761	1	-0,410	16	-0,323	18	-0,200	10	+0,223		
9	16	+0,701	7	+0,406	10	+0,284	12	-0,199	6	+0,221		
10	4	+0,635	13	-0,391	11	+0,245	17	-0,167	13	+0,211		
11	18	+0,610	8	+0,288	2	+0,210	3	+0,151	11	+0,206		
12	6	+0,597	11	+0,285	8	-0,207	2	+0,138	20	-0,174		
13	17	+0,585	4	+0,289	14	+0,198	15	+0,135	14	-0,143		
14	7	+0,514	10	+0,263	4	+0,185	13	-0,123	3	-0,105		
15	5	+0,503	14	-0,253	12	+0,178	9	-0,114	18	-0,104		
16	15	+0,311	18	-0,196	18	+0,158	16	-0,112	1	+0,095		
17	14	+0,254	15	-0,174	15	+0,144	8	-0,094	5	-0,088		
18	20	+0,213	12	+0,176	13	+0,103	6	+0,073	8	+0,066		
19	13	-0,141	5	+0,107	3	+0,070	4	-0,045	12	+0,044		
20	19	+0,098	9	+0,069	1	-0,015	1	+0,030	4	-0,043		

Tabelle 6. *Bi 24 (Betula maximowicziana), multiple Faktorenanalyse.*

1 Faktor % Kommunalität 59,0			2 79,8		3 92,5		4 105,7	
Reihenfolge	Nr. des Merkmals	Faktorladung	Nr. des Merkmals	Faktorladung	Nr. des Merkmals	Faktorladung	Nr. des Merkmals	Faktorladung
1	6	+0,905	16	-0,671	5	-0,775	5	+0,733
2	3	+0,904	12	-0,620	1	-0,740	1	+0,721
3	9	+0,902	14	-0,598	13	+0,342	13	-0,411
4	2	-0,893	13	-0,563	12	+0,303	12	+0,385
5	11	+0,883	15	-0,466	15	-0,300	16	-0,348
6	10	+0,806	1	-0,385	16	-0,283	15	-0,338
7	1	-0,775	2	-0,309	2	+0,271	8	+0,213
8	8	+0,768	3	+0,359	4	-0,189	11	+0,171
9	7	+0,761	6	+0,357	11	+0,174	10	+0,142
10	5	+0,615	9	+0,354	7	-0,165	4	-0,129
11	4	+0,590	7	+0,342	14	-0,095	2	+0,126
12	13	+0,573	5	+0,333	8	-0,087	9	-0,124
13 ^c	15	+0,438	10	+0,326	10	+0,051	6	-0,123
14	12	+0,424	4	+0,210	6	+0,050	14	-0,105
15	16	+0,285	11	+0,183	9	+0,048	7	-0,104
16	14	+0,214	8	+0,059	16	-0,042	3	+0,039

Übersicht über Methoden, Problematik und Ergebnisse der von ihm so genannten „quantitativen Taxonomie“ gibt SOKAL (1962). Das speziell für forstliche Herkunftsversuche entwickelte Verfahren von WRIGHT und BULL (1963) hat den Nachteil, daß es nicht gleichzeitig eine Beurteilung des generellen Klins zuläßt, der den Korrelationen zugrundeliegen mag, und eine Schätzung der Beteiligung der einzelnen Merkmale hieran. Die beiden Autoren haben übrigens auch auf eine Einschätzung der klinalen Variation und auf Deutung ihrer Ergebnisse in dieser Richtung verzichtet. MORISHIMA und OKA (1960) haben die multiple Faktorenanalyse mit ähnlicher Zielsetzung eingesetzt, wie wir es getan haben. Kommt es nur auf ein möglichst klares Herausarbeiten des Klins an, so kann man sich mit Vorteil auch geeigneter Diskriminanzfunktionen bedienen, die den Anstieg der Regressionslinie einer mit Hilfe der Diskriminanzfunktion gefundenen Indexzahl maximieren (vgl. WEBER 1957).

Schwierigkeiten ergeben sich bei Abweichungen von der Linearität und dann besonders bei multiplen Abhängigkeiten und gleichzeitiger Betrachtung mehrerer Merkmale. Man erhält in solchen Fällen Variationsmuster, die nur durch mehr oder weniger komplizierte und in komplexen Situationen recht abstrakte Regressionsflächen beschrieben werden können. Noch relativ einfache Beispiele hierfür findet man auf forstlichem Gebiet in den Arbeiten von LANGLET (1936) und KRIEBEL (1957). Hier entsteht die Frage, wie man in solchen Fällen die zur Beschreibung des genetischen Variationsmusters einzusammelnden Stichproben über das zu untersuchende Gebiet verteilen soll, um eine möglichst gute Näherung an die zu beschreibenden Verhältnisse und volle Auswertbarkeit sowie leichtverständliche Ergebnisse zu erreichen. Bei rein linearen Beziehungen und Unabhängigkeit der ökologischen Variablen würde es natürlich keine Rolle spielen, wie man die Stichproben einrichtet.

Am besten geeignet dürften bei den angenommenen Erschwernissen Stichprobenpläne mit systematischer Probenentnahme entlang von Linien gleicher geographischer Breite, gleicher geographischer Länge, parallel oder senkrecht zu den Hauptgebirgszügen o. dgl. sein, bei denen man annehmen kann, daß sie typische Querschnitte liefern. Solche „transsects“

wurden zuerst von DOBZHANSKY und EPLING (1944 und früher) und CLAUSEN, KECK und HIESEY (1940) verwendet. Für forstliche Herkunftsversuche empfiehlt sie vor allem CRITCHFIELD (1957).

In manchen Fällen, wie z. B. der von CRITCHFIELD (1957) bearbeiteten *Pinus contorta*, ist es auch zu empfehlen, einzelne geographische Gebiete, in denen die Art vorkommt, gesondert zu untersuchen. Eine zutreffende Vorstellung vom Variationsmuster der Art bekommt man weiterhin erst dann, wenn die Stichproben hinreichend dicht verteilt wurden und einen genügend großen Teil des Verbreitungsgebiets der Art decken¹.

Gelegentlich dürfte es angebracht sein, den allgemeinen Stichprobenplan durch lokal dichtere Probenentnahme zu ergänzen, um etwa die Verhältnisse in einzelnen Tälern, an verschiedenen Hängen der Gebirge oder in kleineren, isolierten Teilen des Verbreitungsgebiets miteinander vergleichen zu können. BRINAR (1963) gibt mit einem auf engem Raum eingesammelten Buchenmaterial ein schönes Beispiel für den Wert solcher lokaler Untersuchungen. Durch eingehendes Studium des Variationsmusters der Umwelt kann man relativ leicht die Voraussetzungen für die zweckmäßige Einrichtung des Stichprobenplans finden.

Das Versuchsmaterial wird bei dieser Art der Probenentnahme oft zu groß sein, um es in forstüblicher Weise in Feldversuchen auf mehr oder weniger großen Parzellen langfristig beobachten zu können. Es ist deshalb üblich geworden, ein kombiniertes Verfahren anzuwenden, beginnend mit taxonomischen Untersuchungen im Feld (CRITCHFIELD 1957) und anschließenden Labor-, Baumschul- und Feldversuchen (NIENSTAEDT 1960). In die Feldversuche geht dann nur noch ein Teil des Materials ein. Statt der Baumschulversuche werden gelegentlich auch kurzfristige Feldversuche mit kleinen Parzellen und vielen Wiederholungen angelegt (SCHRÖCK 1949, WRIGHT und BULL 1963). Die neuen Herkunftsversuche enthalten nicht selten einige hundert oder gar tausend Proben.

* CLAUSEN (1951) vertritt allerdings die Ansicht, daß man weit auseinanderliegende Unterpopulationen nicht vergleichen sollte, da sonst klinale Variation vorgetäuscht würde. Doch gibt er leider keine nähere Erklärung hierzu.

Tabelle 7. Interaktionen zwischen Familienmitteln und den Witterungsbedingungen zweier aufeinanderfolgender Jahre für Wachstumsabschluß bei *B. japonica* und *maximowicziana* und Wachstumsbeginn bei *B. maximowicziana*.

Merkmal Art Streuungsursache	Austrieb <i>B. maximowicziana</i>				Abschluß <i>B. maximowicziana</i>			Abschluß <i>B. japonica</i>			
	FG*	MQ	6*	%	MQ	6*	%	FG	MQ	6*	%
Zwischen Familien	109	3,5197	0,5092	20,2	4,1902	0,6167	30,2	130	5,4483	1,1635	59,4
Zwischen Jahren	1	256,8227	1,1607	46,0	62,3059	0,2753	13,5	1	14,5942	0,0524	2,7
Familien × Jahre	109	1,4829	0,6275	24,9	1,7234	0,6293	30,8	130	0,7939	0,0988	5,0
Wiederholungen in Jahren	2	0,6516	0,0039	0,2	6,4238	0,0542	2,7	2	6,8270	0,0476	2,4
Parz. in Wiederholungen in Jahren	218	0,2199	0,2199	8,7	0,4649	0,4649	22,8	260	0,5963	0,5963	30,4
Gesamt	439							523			

* Da in aufeinanderfolgenden Jahren an den gleichen Parzellen erhobene Werte korreliert sind, wurden die beiden Versuche in zwei Gruppen aufgeteilt. Die erste umfaßte Wiederholungen 1 und 2 im ersten, 3 und 4 im zweiten Jahr. Die in der Tabelle angegebenen Werte stellen Mittelwerte aus beiden Gruppen jedes Versuches dar.

Adaptive Variation der Mittel von Unterpopulationen kommt natürlich durch Unterschiede der Auslesewerte einzelner Gene oder Genkombinationen in verschiedenen Umwelten zustande. Es muß also hinsichtlich des Merkmals „Eignung“ erhebliche Interaktionen zwischen Genotypen und Umwelten geben. Da Eignung ein komplexes Merkmal darstellt, das aus vielen Komponenten zusammengesetzt vorgestellt wird (vgl. Abs. 31), sollten solche Interaktionen auch bei den einzelnen Komponenten feststellbar sein.

Bei klinaler Variation muß unter diesen Umständen erwartet werden, daß die Koeffizienten der Regressionen, mit denen man sie mißt und beschreibt, bei verschiedenen Umweltbedingungen des Versuchs verschiedene Werte oder sogar verschiedene Vorzeichen annehmen werden. Ein Beispiel hierfür gibt WAKELEY (1961), der in einem Herkunftsversuch mit drei Kiefernarten aus dem Südosten der Vereinigten Staaten Umkehr der Vorzeichen der Regressionskoeffizienten in den nördlichen gegenüber den südlichen Anbauorten findet.

Es kann also sein, daß das Resultat eines Versuchs zur Feststellung der klinalen Variation von der Wahl des Versuchsorts mitbestimmt wird. Um Mißdeutungen auszuschließen, sollten solche Versuche an mehreren Stellen wiederholt werden.

Auch bei Bonitierungen des gleichen Merkmals in verschiedenen Jahren können Interaktionen zwischen Genotypen und Umwelt auftreten. In Tabelle 7 sind drei wiederholte Bonitierungen von Austrieb und Wachstumsabschluß zusammengestellt (die ebenfalls wiederholte Bonitierung des Austriebs bei *B. japonica* wurde fortgelassen, da sie nichts Neues bringt). Es ist zu beachten, daß jeweils der erste Tag, an dem eine Pflanze im Versuch ausgetrieben bzw. das Wachstum eingestellt hatte, gleich 1 gesetzt wurde. Die Unterschiede zwischen den Jahresmitteln sind also nicht oder nur zum Teil erfaßt, so daß die Varianzkomponente für „Jahre“ erheblich größer angenommen werden muß. Dies ändert jedoch nichts an der Relation der Varianzkomponenten für Sortenunterschiede und Interaktion, auf die es hier allein ankommt.

Die Erklärung der Interaktionen ist in diesem Fall recht einfach. In einem plötzlich einsetzenden, warmen Frühjahr sind die Austriebstermine über eine vergleichsweise kleine Spannweite verteilt. Ähnliches gilt für einen kalten, trockenen Herbst und den Abschlußtermin. Eine wesentliche Verschiebung der Reihenfolge einzelner Familien oder Herkünfte wurde

nicht beobachtet und infolgedessen auf getrennte Schätzung der Beiträge von Familien, Unterpopulationen und Wuchsgebieten verzichtet.

Interaktionen zwischen Genotypen und Umwelt sind auch die Ursache dafür, daß Forstpflanzenzüchter ihr Material stets auf Brauchbarkeit unter den besonderen Verhältnissen eines begrenzten Gebiets prüfen (Wuchsgebiete, Plantagenzonen der Forstpflanzenzüchter oder Vareaale der Kulturpflanzenzüchter). Einzelne Autoren (z. B. WRIGHT und BULL 1963 und früher) ziehen es auch vor, die Beschreibung der adaptiven genetischen Variation statt durch Korrelieren der Mittel der Unterpopulationen mit den ökologischen Variablen durch einen Vergleich der Mittelwerte der Unterpopulationen aus verschiedenen geographischen Gebieten zu erreichen. Schließlich ist auch die Regelung der Bezeichnung von Herkünften forstlichen Saat- und Pflanzguts in einigen Ländern auf im Anhalt an Klimakarten o. dgl. ausgeschiedenen Herkunftsgebieten aufgebaut, weil dies aus praktischen Gründen das einfachste Verfahren ist. Wie die von LANGLET (1936) in Breitengraden und Höhenlagen angegebenen Verschiebungsregeln für Kiefern Saatgut zeigen, ist es auch hier möglich, der klinalen Variation der ertragsbestimmenden physiologischen Merkmale Rechnung zu tragen. Es ist jedoch fraglich, ob sich dies in vielen Fällen sicherlich gut begründete Verfahren in der Praxis durchsetzen wird, da es einfacher ist, mit diskreten Einheiten zu arbeiten als mit Verschiebungsregeln. Die Herkunftsgebiete haben natürlich eine gewisse Ähnlichkeit mit den Ökotypen, was z. B. WRIGHT und BULL (1963) unterstreichen, indem sie von geographischen Ökotypen sprechen. Bezeichnenderweise sind auch hier vor allem Zweckmäßigkeitsgründe für die Ausscheidung diskreter Einheiten maßgebend gewesen.

Es besteht die Möglichkeit, in den Birkenversuchen die Resultate beider Näherungen zu vergleichen. Die Einteilung des Heimatareals beider Arten in Herkunftsgebiete wurde freundlicherweise von Dr. IWAKAWA von der japanischen forstlichen Versuchsanstalt ausgeführt. Als Vergleichswerte verwenden wir die von den multiplen Regressionen eliminierten Anteile der Varianz zwischen Familienmitteln und — für die diskontinuierliche Näherung — die aus einer Streuungszerlegung gewonnenen Anteile der Varianzkomponenten aus Unterschieden zwischen Herkunftsgebieten und zwischen Unterpopulationen gleichen Herkunftsgebiets an der Streuung der Familienmittel. Die Streuungszerlegungen selbst

Tabelle 8. *Ergebnisse der Streuungszerlegungen*

Streuungsursache	FG	6 Austrieb 1961	7 Austrieb 1962	8 Abschluß 1960	9 Abschluß 1961	10 Rostbefall 12. 9. 60	11 Rostbefall 29. 9. 60	12 Rostbefall 24. 8. 61
1. Signifikanztests								
Zw. Wuchsgebieten	9	38,9172xxx	30,0904xxx	57,2441xxx	55,4660xxx	1,5460xx	0,9408x	4,4563xxx
Zw. Unterpopula- tionen	19	3,9948xxx	3,9492xxx	3,7741xxx	5,8888xxx	0,4364xxx	0,3071xxx	1,0382xxx
Zw. Familien	102	1,0372xxx	0,7572xxx	0,9172xxx	1,8220xxx	0,1109xxx	0,0830xxx	0,1981xxx
Fehler	390	0,1582	0,1171	0,3509	0,8191	0,0329	0,0289	0,0894
2. Varianzkomponenten								
Zw. Wuchsgebieten		0,7122	0,5343	1,0881	1,0110	0,0249	0,0131	0,0703
Zw. Unterpopula- tionen		0,1619	0,1747	0,1564	0,2226	0,0178	0,0123	0,0460
Zw. Familien		0,2198	0,1600	0,1414	0,2507	0,0195	0,0135	0,0272
Fehler		0,1582	0,1171	0,3509	0,8191	0,0329	0,0289	0,0894
3. Intraklassenkorrelationen, %								
Zw. Wuchsgebieten		65,1	61,5	78,5	68,1	40,0	33,7	49,0
Zw. Unterpopula- tionen		14,8	20,1	11,3	15,0	28,6	31,6	32,1
Zw. Familien		20,1	18,4	10,2	16,9	31,4	34,7	19,0
4. Anteile der Zwischen-Populations-								
		69,8	71,9	71,7	53,6	44,9	37,5	49,3
5. Höchste „Bestimmtheit“								
		40,8	50,3	79,0	56,4	41,8	32,8	51,0

sind in den Tabellen 8 und 9 angegeben. Sie wurden nach Art der bei STERN (1961) angegebenen gerechnet.

Wie aus den Tabellen hervorgeht, bestehen in den meisten Fällen signifikante Unterschiede in allen drei Stufen der Klassifizierung. Der Vergleich, auf den es hier ankommt, steht am Fuß der Tabellen. Man sieht, daß die Ergebnisse beider Näherungen etwa gleichwertig sind. Bei *B. maximowicziana* scheint jedoch die kontinuierliche Näherung im Durchschnitt etwas besser zu sein. Auf die vermutlichen Gründe hierfür werden wir noch zurückkommen.

Besser als aus den Zahlen der Tabellen 1 und 2 gehen aus diesen beiden Tabellen die Unterschiede zwischen den Variationsmustern der beiden Arten hervor, denn in den Tabellen 1 und 2 sind nur die Prozentsätze der durch die Regressionen zu erklärenden Varianzen angegeben, wobei offen bleibt, ob die restliche Varianz auf den Versuchsfehler, auf Unterschiede zwischen den Familien gleicher Unterpopulationen oder auf Abweichungen der Mittel von Unterpopulationen von der mittleren Regression zurückzuführen ist. Betrachtet man den Anteil der Varianzkomponente für Unterschiede zwischen Wuchsgebieten als ungefähres Maß für den Einfluß der natürlichen Auslese auf das Variationsmuster des betreffenden Merkmals, so findet man bei den einzelnen Merkmalen erhebliche Unterschiede. Eine Erklärung dieser Verhältnisse wird später versucht werden.

Das wahrscheinlich beste Auswertungsverfahren, d. h. ein Verfahren, das die Vorteile der Regressionsrechnung mit denen der eben besprochenen Streuungszerlegung verbindet, ist eine Kombination beider: Eliminierung der klinalen Variation durch Regressionstechniken und Aufteilung der verbleibenden Varianz auf Abweichungen der Mittel der Unterpopulationen von der mittleren Regression, Unterschiede zwischen Familienmitteln innerhalb der

Unterpopulationen und Versuchsfehler. Wegen bestimmter Eigenschaften des Materials ist diese Auswertung hier nicht versucht worden.

3. Näherungsverfahren auf Grundlage der Populationsgenetik

Die genökologische Näherung, mit der wir es bisher zu tun hatten, beschränkt sich im wesentlichen auf die Beschreibung des Variationsmusters der Mittel der Unterpopulationen. Daher stammt auch ihre enge Beziehung zur Taxonomie. Auch die Feststellung der Abhängigkeiten der Merkmale von den ökologischen Variablen hat vorwiegend beschreibenden Charakter. Zwar liefern die Regressionen, die man dabei erhält, Hinweise auf Vorhandensein und Richtung der Auslese, aber darüber hinaus tragen sie nichts zum Verständnis der Auslese bei. Hierzu ist es notwendig, Informationen auch über die genetischen Prozesse zu besitzen, die für die Reaktion der Populationen auf verschiedene Umweltbedingungen verantwortlich sind.

Forstpflanzenzüchter, die nicht nur nach dem genetischen Variationsmuster der Unterpopulationen fragen, um daraus Schlüsse auf die wirtschaftliche Leistungsfähigkeit einzelner Unterpopulationen zu ziehen, sondern die ein reguläres Züchtungsprogramm mit der betreffenden Baumart einleiten wollen, dürften deshalb mit den Informationen, die sie aus der genökologischen Näherung erhalten, kaum zufrieden sein. Sie benötigen zusätzliche Informationen über die erwähnten genetischen Prozesse, die für das Variationsmuster verantwortlich sind und, eng damit zusammenhängend, über Art und Ausmaß der genetischen Variation in den Unterpopulationen. Diese zu erforschen und damit zu einem besseren Verständnis der die Struktur der Population bestimmenden Ursachen sowie zu Voraussagen über ihre Reaktion auf bestimmte Züchtungsverfahren zu kommen, ist das Ziel der populationsgenetischen Näherung.

Bi 23 (*Betula japonica*). MQ für Merkmal:

13 Blattbrand 1960	14 Par. β 1961	15 Par. B 1961	16 Zuwachs 1961 u. 62	17 Wachstum bis 1962	18 Länge des Blattstiels	19 Länge der Blattspreite	20 Breite der Blattspreite
1,2446x	0,0211	7,3455	8605,354x	15349,17	0,3268	0,2004	0,1484
0,3841	0,0214x	9,8969xx	2856,003xxx	7088,40xxx	0,0974x	1,0733xxx	0,3202x
0,2496xx	0,0122xxx	4,8282xxx	556,703xxx	1327,72xxx	0,0535x	0,1552	0,1679x
0,1274	0,0054	2,3191	211,630	378,34	0,0412	0,1614	0,1203
0,0018	≈ 0	≈ 0	119,37	174,38	0,0047	≈ 0	≈ 0
0,0074	0,0001	0,0694	125,85	315,31	0,0024	0,0503	0,0083
0,0306	0,0004	0,1568	86,27	237,35	0,0031	≈ 0	0,0144
0,1274	0,0054	2,3191	211,63	378,34	0,0412	0,1614	0,1203
(genetische Varianzen allein)							
4,5	≈ 0	≈ 0	36,0	24,0	46,1	≈ 0	≈ 0
18,6	20,0	30,7	38,0	43,4	23,5	100,0	36,6
76,9	80,0	69,3	26,0	32,6	30,4	≈ 0	63,4
Varianz an der Gesamt-Varianz (%)							
5,5	1,7	2,7	45,2	44,3	13,8	23,8	5,8
aus multiplen Regressionen (%)							
21,4	5,4	7,1	29,5	26,4	32,3	10,5	9,6

Der letztgenannte Punkt stellt das zentrale Problem der von Forstpflanzenzüchtern angelegten Herkunftsversuche dar, deren Ergebnisse nur im Zusammenhang mit einem größeren Züchtungsprogramm interessieren. Da fast alle Züchtungsverfahren ihre Parallelen in der Natur haben, Züchtung nach VAVILOV nichts anderes ist als gelenkte Evolution, muß es auch möglich sein, aus Zustand und Geschichte der Population und bei Kenntnis der genetischen Prozesse innerhalb der Population auf ihre Reaktion auf diese oder jene Auslesemaßnahme des Züchters zu schließen.

Leider ist von der forstlichen Herkunftsforschung bisher so gut wie nichts von den in den letzten Jahrzehnten angefallenen Ergebnissen der Populationsgenetik und der quantitativen Genetik verarbeitet worden, obgleich gerade Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung wegen der bekannten Schwierigkeit ihrer Objekte ein besonderes Interesse daran haben müßten, ihr theoretisches Fundament so fest wie möglich zu bauen. Es wäre allerdings falsch, die Gründe für diese abwartende Haltung allein in Unkenntnis oder übertrieben konservativer Einstellung zu suchen. Auch die Komplexität der Zusammenhänge, mit denen es die Populationsgenetik zu tun hat, und die Tatsache, daß in den ersten Jahrzehnten populationsgenetischer Forschung vor allem Möglichkeiten untersucht wurden, die generellen Gesetzmäßigkeiten zu finden und zu beschreiben, welche die Evolution und genetische Struktur ganzer Populationen bestimmen, mögen hierzu beigetragen haben. Auch heute noch ist man weit davon entfernt, diese voll zu übersehen, und es ist nach wie vor schwierig, nach allen Seiten befriedigende Erklärungen bestimmter, in der Natur anzutreffender Situationen zu geben. Bedauerlich bleibt jedoch in Anbetracht der Schwerfälligkeit des Experimentierens mit Bäumen der Zeitverlust von mindestens zwei oder drei Jahrzehnten, so verständlich die abwartende Haltung der Forstwissenschaftler auch sein mag.

3.1. Auslesewert des Gens, Eignung („Fitness“) des Individuums und Anpassungswert der Population bei konstantem Milieu

Erbliche Unterschiede zwischen Individuen einer Art oder zwischen Unterpopulationen der Art werden in der Mendelgenetik vor allem durch Besitz verschiedener Gene oder durch verschiedene Häufigkeiten der gleichen Gene erklärt. Von anderen möglichen Ursachen soll im folgenden abgesehen werden. Auslese innerhalb einer Population tritt ein, wenn bestimmte Phänotypen bevorzugt zur Fortpflanzung gelangen. Einen genetischen Effekt kann sie infolgedessen nur haben, wenn Korrelationen zwischen Genen oder Genotypen einerseits und den Phänotypen andererseits bestehen.

Fragt man nach dem Wert eines Gens für die natürliche Auslese, so fragt man also gleichzeitig nach dessen mittlerem Effekt über alle, jeweils mit ihren Häufigkeiten gewogenen Genotypen auf deren zugehörige mittlere Phänotypen in einem oder mehreren, der Auslese Ansatzpunkte bietenden Merkmalen. Übt es auf diese einen Einfluß aus, so müssen Unterschiede der mittleren Reproduktionswahrscheinlichkeit der Träger des Gens gegenüber allen Nichtträgern bestehen. Ein vernünftiges Maß für den Auslesewert eines Gens muß demzufolge die Wahrscheinlichkeit angeben, mit denen Träger des Gens Nachkommen produzieren und damit das Gen selbst in die nächste Generation überführen.

In der deutschen forstlichen Literatur ist, wenn von natürlicher Auslese gesprochen wird, auch heute noch meist vom Kampf ums Dasein oder vom Überleben des Tüchtigsten die Rede. Diese beiden Termini erfassen jedoch nur eine Seite des Phänomens der Auslese und sind nicht umfassend genug, um auch anderen Ursachen für Unterschiede der Reproduktionswahrscheinlichkeit Rechnung zu tragen. Der Grund dafür, daß man gerade im forstlichen Schrifttum nur diese eine Seite des Auslesewerts betont, mag darin liegen, daß dem Forstmann Unterschiede

Tabelle 9. Ergebnisse der Streunungsversorgungen Bi 24 (*Betula maximoviciana*).

Streunungsursache	TG	6 Austrieb 1961	7 Austrieb 1962	8 Abschluß 1960	9 Abschluß 1961	10 Par. β 1961	11 Par. B 1961	12 Wachstum bis 1962	13 Zuwachs 1961 u. 62	14 Länge des Blattstiels	15 Länge der Blattspreite	16 Breite der Blattspreite
1. Signifikanztests												
Zw. Wuchsgebieten	6	132,9500xxx	8,4732xxx	14,9563xxx	131,1288xxx	0,4855xxx	160,4024xxx	4439,45	1796,76	0,0368	0,5183	0,0915
Zw. Unterpopulation	14	2,0076	0,3524	2,0219x	1,8144	0,0511xxx	6,3735x	1889,82x	865,70x	0,0682	0,2456	0,1788
Zw. Familien	89	1,3924xxx	0,2032xxx	1,0430xx	1,3940xxx	0,0511x	4,5423x	991,24xxx	424,86xxx	0,0576x	0,2354xxx	0,1666
Fehler	327	0,4288	0,0694	0,6188	0,4361	0,0110	2,7213	413,82	230,76	0,0421	0,0721	0,1198
2. Varianzkomponenten												
Zw. Wuchsgebieten		2,2520	0,1400	0,2245	2,2234	0,0019	0,6629	42,36	16,98	0	0,0047	0
Zw. Unterpopulation		0,0284	0,0069	0,0451	0,0194	0,0004	0,0211	41,43	20,32	0,0005	0,0005	0,0006
Zw. Familien		0,2499	0,0335	0,1061	0,2395	0,0003	0,1138	144,36	48,53	0,0039	0,0408	0,0117
Fehler		0,4288	0,0694	0,6188	0,4361	0,0110	2,7213	413,82	230,76	0,0421	0,0721	0,1198
3. Intraklassenkorrelationen, % (genetische Varianzen allein)												
Zw. Wuchsgebieten		89,3	77,6	59,8	89,6	73,1	83,1	18,6	19,8	0	10,2	0
Zw. Unterpopulation		1,1	3,8	12,0	0,8	15,4	2,6	18,2	23,7	11,4	1,1	4,9
Zw. Familien		9,6	18,9	28,4	9,6	11,5	14,3	63,3	56,6	88,6	88,7	95,1
4. Anteil der Zwischen-Populations-Varianz an der Gesamtvarianz (%)												
		77,3	58,8	27,1	76,9	16,9	19,4	13,1	11,8	1,1	4,4	0,5
5. Höchste „Bestimmtheit“ aus multiplen Regressionen (%)												
		82,7	63,0	48,6	82,2	60,2	66,6	10,5	16,5	2,4	7,0	2,0

des Blühens und Fruchtens der Bäume, ihre unterschiedliche Beteiligung an einer Naturverjüngung oder an der Menge des in einem Bestand geernteten Samens nicht auffallen, daß er aber andererseits fast täglich die extremen Konkurrenzbedingungen in Waldbeständen sieht, die er bei Läuterungen und Durchforstungen selbst zu regeln versucht, und daß weiterhin die selektiven Effekte mancher Katastrophen, die seinen Wald betreffen, besonders ins Auge fallen.

Natürlich ist die Reproduktionswahrscheinlichkeit eines Gens zunächst auf entsprechende anderer, am gleichen Locus zu findender und folglich konkurrierender Gene bezogen. An einem Locus mit den allelen Genen A und a zum Beispiel werden deren Häufigkeiten p und q sich bei der Auslese von Generation zu Generation ändern, wenn eines der beiden eine höhere Reproduktionswahrscheinlichkeit besitzt. Hierauf aufbauende Maße für den Auslesewert des Gens wurden schon zu Anfang der populationsgenetischen Forschung gefunden (WRIGHT 1921, FISHER 1930 und früher, HALDANE 1932 und früher).

Ähnlich wie der Auslesewert des Gens kann auch der Eignungswert eines Individuums durch die Zahl der Nachkommen definiert werden, die es zur folgenden Generation beisteuert. Wenn Korrelationen zwischen Genotyp und Phänotyp bestehen, hat auch der Eignungswert des Individuums einen genetischen Hintergrund und kann als Eignungswert des betreffenden Genotyps aufgefaßt werden, verglichen natürlich wiederum mit allen anderen und mit ihren Häufigkeiten in der Population gewogenen Genotypen.

Der Eignungswert eines Genotyps ist nicht einfach die Summe aller mittleren Auslesewerte der Gene, die er einschließt, sondern er kann auch durch Interaktionen der Gene in gerade der spezifischen Kombination des Genotyps mitbestimmt sein. Hierfür ist es nicht nötig, daß Interaktionen zwischen den biochemischen Produkten oder Reaktionen der einzelnen Gene bestehen, welche die Ausprägung eines bestimmten Merkmals verändern. Weil die Eignung eines Individuums eine Funktion vieler einzelner Merkmale ist, spielen daneben auch die Relationen der Ausprägungen der Merkmale zueinander eine Rolle (vgl. z. B. WILLIAMS 1959 über Merkmalsinteraktionen beim Zustandekommen der Prägung eines komplexen Merkmals). Daß solche „somatischen Interaktionen“ große Bedeutung für die Eignungswerte haben können, geht aus vielen Untersuchungen hervor, einfach und einwandfrei zu deuten z. B. aus denen von ADAMS und DUARTE (1961). Eingehende Erörterungen der Bedeutung der Komplexität des Eignungswertes für das Verständnis der Auslese findet man auch bei CLAUSEN, KECK und HIESEY (1940 und später), erläutert mit vielen Beispielen aus dem Pflanzenreich. BIRCH (1960), in einer Untersuchung der genetischen Komponente in ökologischen Versuchen, kommt zu dem Schluß, daß Eignung stets als Kompromiß zwischen verschiedenen Ausleseprinzipien aufzufassen ist.

Während man den Auslesewert eines Gens in geeigneten Fällen aus den Änderungen der Häufigkeit in aufeinanderfolgenden Generationen ziemlich sicher bestimmen kann, gibt es nur in — bei fremdbefruchtenden Waldbaumarten — seltenen Situationen Möglichkeiten, die mittlere Eignung von Genotypen zu-

verlässig zu bestimmen. Wegen der Komplexität des Merkmals hat man immer wieder versucht, in Experimenten einfache Merkmale hierfür zu verwenden, von denen man annimmt, daß sie genügend eng mit dem Eignungswert korreliert sind, um als brauchbares Maß für diesen dienen zu können. In forstgenetischen Versuchen dürfte dies auf besonders große Schwierigkeiten stoßen, abgesehen vielleicht von Ausnahmefällen. Hinzu kommt, daß in Freilandversuchen ausgeprägte Interaktionen zwischen Genotypen und Jahreswitterung bestehen mögen und daß diese, sowie die mittleren Effekte der Genotypen selbst, in verschiedenen Lebensaltern und Entwicklungsstadien des Baumes verschieden sein können. Hierfür gibt es Beispiele in der Literatur zu vielen Pflanzen- und Tierarten. BARBER (1958) hat einen Genotyp in einer Eukalyptusart beschrieben, der in verschiedenen alten Populationen verschiedene Häufigkeiten aufweist und vermutlich verschiedene Eignungswerte in verschiedenen Altersstufen besitzt. Es muß also, um den Eignungswert eines Genotyps bei Bäumen korrekt anzugeben, die Summe der Eignungen für alle Stadien im Entwicklungsablauf von Baum und Bestand in Rechnung gestellt werden, gewogen jeweils mit der Wahrscheinlichkeit, mit der ein Baum bestimmten Alters zur Fortpflanzung kommt. Auslese muß demzufolge in Richtung auf Anpassung des gesamten Ablaufs der Entwicklung an die Umwelt wirken (WADDINGTONS 1957 und früher kanalisierende Auslese). Bei Bäumen mögen hierbei auch Bestandsbehandlung, Verjüngungsweise und andere Wirtschaftsmaßnahmen eine Rolle spielen. Es ist aus Herkunftsversuchen und Versuchen mit exotischen Arten bekannt, daß manche Herkünfte oder Baumarten in jüngeren Jahren an die Verhältnisse des neuen Anbauorts gut angepaßt zu sein scheinen, während sie später total versagen. Solche unterschiedlichen „Anforderungen“ an die Umwelt in verschiedenen Entwicklungsstadien sind aus Klimaraum-Versuchen für mehrere Pflanzenarten bekannt geworden und ebenso für verschiedene Genotypen der gleichen Art.

Wenn in einer Population Unterschiede zwischen Eignungswerten von Genotypen vorliegen, also Auslese stattfindet, so müssen nicht gleichzeitig auch Loci mit Allelen verschiedenen Auslesewerts vorhanden sein. Es kann sich um Populationen handeln, die sich im Auslesegleichgewicht befinden, bei denen die Genhäufigkeiten also von Generation zu Generation gleich bleiben, wenn der Selektionsdruck und damit die Eignungswerte der Genotypen unverändert bleiben (s. Abs. 32 über verschiedene Arten der Auslese).

THODAY (1953) hat eine eingehende Diskussion des Eignungswerts und der ihn bestimmenden Komponenten gegeben, auf die hier verwiesen wird. Er schließt auch die Eignungswerte ganzer Populationen in seine Betrachtungen ein, den Anpassungswert von Populationen, wie wir ihn zur besseren Unterscheidung hier nennen wollen. Versucht man diesen Anpassungswert korrekt und brauchbar als Grundlage für Experimente zu definieren, so stößt man auf noch größere Schwierigkeiten als bei der Definition des Eignungswerts. Während es dort immerhin noch möglich war, einen objektiven Maßstab zu finden, und die Hauptschwierigkeit darin bestand, diesen in

der Praxis anzuwenden, muß bei der Festlegung des Anpassungswertes ganzer Populationen bis zu einem gewissen Grade subjektiv und willkürlich verfahren werden. Es ist klar, daß jede Population angepaßt ist, die in einer bestimmten ökologischen Nische dauernd existieren kann. Aber es ist schwierig zu entscheiden, welche von zwei oder mehr genetisch verschiedenen Populationen, die sämtlich in der gleichen Nische dauernd existieren können, besser oder schlechter angepaßt ist. Hierfür muß man zuvor festlegen, welches Kriterium man dem Maß für den Anpassungswert zugrundelegen soll.

Man kann deshalb die Frage nach einem brauchbaren Maß für den Anpassungswert leider von verschiedenen Standpunkten aus stellen. So könnte man die mittlere Eignung aller Mitglieder der zu vergleichenden Populationen über das gesamte Material einander gegenüberstellen, womit eine direkte Verbindung zum Eignungswert hergestellt wäre. Aber diese Deutung des Anpassungswerts ist nicht immer zuverlässig, denn es sind Fälle bekannt geworden, in denen eine in Richtung auf hohe individuelle Eignung zielende Auslese den Anpassungswert einer Population offensichtlich herabsetzt (vgl. Abs. 35 über nicht-adaptive genetische Variation). Andere Möglichkeiten sind von CAIN und SHEPPARD (1956) erörtert worden. Das bedeutet natürlich nicht, daß der hohe Anpassungswert, der natürliche Populationen in ihrer Umwelt auszeichnet, anders als durch Auslese entstanden vorgestellt wird. Lediglich der umgekehrte Schluß, daß jede Auslese zu höheren Anpassungswerten führen muß, ist nicht immer richtig.

Eines der in Versuchen am häufigsten verwendeten Maße für den Anpassungswert von Populationen für ein bestimmtes Milieu ist der Malthusische Parameter (FISHER 1930). Er ist identisch mit LOTKAS (1925) potentieller Vermehrungsrate einer Population, d. h. der Vermehrungsrate, die bei ungehinderter Wachstum der Population zu erwarten wäre, sowie mit der „innate capacity for reproduction“ von ANDREWARTHA und BIRCH (1954). Bei Vergleichen von Lokalrassen von *Drosophila* in verschiedenen Umwelten hat man straffe Korrelationen zwischen der Umwelt der Lokalrassen und der Vermehrungsrate unter bestimmten Versuchsbedingungen gefunden (in neuerer Zeit BIRCH, DOBZHANSKY, ELLIOTT und LEWONTIN 1963, STONE, WILSON und GERSTENBERG 1963). Ob man das gleiche Maß auch bei Waldbaumpopulationen anwenden und wie man dabei experimentell vorgehen kann, mag dahingestellt bleiben. Die Vorstellung, daß die bestangepaßte Population durch die höchste Zahl von Individuen je Flächeneinheit ausgezeichnet sein soll, oder daß sie die höchste Zahl von Nachkommen je Baum liefern soll, ermutigt jedenfalls nicht zu Versuchen ähnlicher Art.

Da Konkurrenz anderer Arten ein wesentlicher Bestandteil des Milieus gerade von Waldbaumpopulationen ist, sei hier auch HALDANES (1932) Verfahren erwähnt, bei dem die Konkurrenzfähigkeit einer Population gegenüber anderen als eine Art Maß für den Anpassungswert verwendet wird. Die Bedeutung der Konkurrenz für die Entstehung genetischer Variation zwischen Unterpopulationen war schon früher

herausgestellt worden. KNIGHT und ROBERTSON (1957), CLARINGBOLD und BAKER (1961), MATHER und COOKE (1962) sowie BARKER (1963) erhielten in ihren Versuchen bei Anwendung des HALDANESchen Maßes gute Ergebnisse. Insbesondere ist das Ergebnis interessant, daß man die Konkurrenzfähigkeit wie ein quantitatives Merkmal behandeln kann und, wenigstens in einem Versuch, vorwiegend additiv-genetische Varianz für Konkurrenzleistung fand. Ähnliche Versuche mit Pflanzen hat vor allem SAKAI (1961 für Zusammenfassung) angestellt. Sie zeigen die ganze Problematik solcher Arbeiten mit schwierigen Objekten, wie es hier bereits, verglichen mit *Drosophila*, die annuellen Pflanzen sind, aber auch die Bedeutung solcher Untersuchungen für unsere künftigen Vorstellungen über das Wesen und die Rolle der Konkurrenz in unseren Versuchen. BARKER (1963) hat vorgeschlagen, die Konkurrenzfähigkeit einer Population gegen eine Standardpopulation zu testen, die mit den Versuchspopulationen nicht kreuzt. Ähnliche Versuche sind mit verschiedenen Linien obligat selbstbefruchtender Pflanzen seit langem bekannt. Ob sie jedoch unter vernünftigen Aufwand und bei vernünftiger Versuchsanordnung mit den forstlich wichtigen Baumarten wiederholt werden können, muß offengelassen werden.

Bei Konkurrenz zwischen Populationen fremdbefruchtender Arten muß es innerhalb der Populationen individuelle genetische Variation der Konkurrenzleistung geben. Wie LERNER und DEMPSTER (1962) gezeigt haben, kann die genetische Zusammensetzung der Populationen unter gewissen Umständen geradezu ausschlaggebend für den Ausgang des Wettbewerbs werden. Wenn von beiden Seiten verschiedene Genotypen konkurrieren, handelt es sich demnach bereits um heterogenes Milieu für beide Populationen und damit um ein Problem, das in einem anderen Abschnitt behandelt werden soll.

BEARDMORE, DOBZHANSKY und PAVLOVSKY (1960), BATTAGLIA und SMITH (1961) u. a. verwenden als Maß für die Anpassung von Populationen deren Produktion an Biomasse unter bestimmten Verhältnissen und begrenzter Nahrungsmenge (Biomasse = Zahl der Individuen \times Gewicht des mittleren Individuums). Dieses Maß mag für den Forstmann, der an Massenleistung je ha zu denken gewohnt ist, besonders attraktiv sein. Eine gewisse Verwandtschaft besteht hier zur Frage des Optimums einer Baumart, die in den forstlichen Grundlagenwissenschaften oft diskutiert wurde. SCHMALHAUSEN (1949) zählt die folgenden Möglichkeiten auf, Kriterien für das Artoptimum zu finden: Kontinuität der Verbreitung = biogeographisches Optimum, höchste Populationsdichte = ökologisches Optimum, minimale aktive Konkurrenz = biologisches Optimum und längste Lebensdauer = physiologisches Optimum. In den Forstwissenschaften werden daneben gelegentlich auch noch Merkmale aufgeführt, die allein oder vorwiegend für die wirtschaftliche Leistung von Belang sind. Das ist natürlich sowohl bei Überlegungen über das Artoptimum wie über den Anpassungswert bedenklich, zumal man aus Versuchen weiß, daß fremde und demzufolge wahrscheinlich nicht so gut wie die autochthonen angepaßte Herkünfte oft bessere wirtschaftliche Leistung zeigen.

3.2. Arten der Auslese, Adaptation und Koadaptation

Die Eignung von Individuen und der Anpassungswert ganzer Populationen müssen natürlich, trotz der Schwierigkeiten sie korrekt zu messen oder allgemeingültig zu definieren, unter dem Gesichtswinkel der Auslese gesehen werden. Es ist deshalb angebracht, wenigstens in großen Zügen, die Wirksamkeit der Auslese in der Natur oder im Experiment näher zu untersuchen. Wir wollen hier, im Anschluß an MATHER (1953), zunächst drei Arten von Auslese unterscheiden: gerichtete, stabilisierende (= Auslese auf ein Optimum) und disruptive.

Die gerichtete Auslese entspricht in den Populationen oder Versuchen der forstlichen Genetik etwa der Massen- oder Individualauslese des Züchters, der durch Auswahl von in gleicher Richtung vom Populationsmittel abweichenden Individuen oder Familien das Populationsmittel für ein oder mehrere Merkmale zu verändern sucht. In der Natur ist das Auslesemerkmal natürlich das komplexe Merkmal Eignung. Man kann sich die natürliche Auslese vom gerichteten Typ deshalb am besten als eine Art Indexauslese vorstellen, bei der jedes an der Eignung beteiligte Merkmal mit seiner relativen Bedeutung und seinen Korrelationen zu anderen Merkmalen gewogen wird. Da bei gerichteter Auslese die Eignung der Individuen mit extremer Ausprägung der Merkmale in einer Richtung am höchsten sein soll, sollte es bei Wiederholung der Auslese über mehrere Generationen zu einer stetigen Akkumulation von Genen kommen, die diese extreme Merkmalsprägung begünstigen. Voraussetzung ist natürlich das Vorhandensein von Korrelationen zwischen Eltern und Nachkommen.

FISHER (1930 und früher) hat festgestellt, daß der Fortschritt der Auslese je Generation eine Funktion der genetischen Varianz (additiv-genetisch) der die Eignung bestimmenden Merkmale ist. Bei fortgesetzter Auslese über eine hinreichend lange Zahl von Generationen sollte diese Varianz schließlich erschöpft sein und der Fortschritt der Auslese damit zum Stillstand kommen (vgl. in neuerer Zeit FALCONER 1955 und ROBERTSON 1955). In der Literatur zur Forstgenetik ist hieraus gelegentlich der Schluß gezogen worden, daß die oft gefundene hohe genetische Variation von mit der Eignung korrelierten Merkmalen in Waldbaumpopulationen darauf zurückzuführen ist, daß entweder die Auslese noch nicht „vollständig“ war oder aber nur mit geringen Intensitäten wirksam ist. Das kann natürlich sein, aber wir haben es andererseits in unseren Waldbaumpopulationen stets mit einem Nebeneinander verschiedener Arten der Auslese zu tun, die teilweise auch in Richtung auf hohe genetische Variation wirken können. Infolgedessen ist es nicht möglich, FISHERS Aussage umzukehren und anzunehmen, daß hohe genetische Variation ein Zeichen für fehlende Auslese ist, oder aber anzunehmen, daß ein Merkmal mit hoher genetischer Variation keine Bedeutung für die Eignung hat.

Gerade über die gerichtete Auslese ist in den letzten Jahrzehnten viel experimentiert worden. Da sie die Auslese des Züchters ist, ist sie natürlich von besonderem und oft von alleinigem Interesse. Bezüglich einer Zusammenfassung wird auf LERNER (1958), SHEPPARD (1960) und Diskussion bei SHELDON (1963)

verwiesen. Die speziellen Probleme dieser Art der Auslese bei Forstpflanzen sind bei STERN (1960) besprochen worden.

Stabilisierende Auslese und Auslese auf ein Optimum sind nicht unbedingt gleichzusetzen. In beiden Fällen handelt es sich aber darum, daß Individuen mit Merkmalsprägung im intermediären Bereich die höchste Eignung besitzen. Bei vorwiegend additiv-genetischer Varianz oder Dominanz im intermediären Bereich läuft dies auf eine Überlegenheit der Heterozygoten hinaus.

Ein anderes, von LERNER (1954) vorgeschlagenes Modell unterscheidet sich von diesem einfachsten dadurch, daß es auch für gewisse, abweichende Formen noch gute Eignungswerte zuläßt. Nur die mehrfach Homozygoten haben hier extrem geringe Eignungswerte. Da dieses Modell besonders geeignet ist, die Population in heterozygotem Zustand zu halten, und LERNER annimmt, daß damit die Population hohe genetische Homöostase erwirbt, nennt er es das Homöostatische Modell. Der Hauptunterschied zwischen beiden Modellen liegt also darin, daß im ersten die extremen Abweicher in jedem Fall geringste Eignung haben (vgl. ROBERTSON 1956), während im zweiten auch unter diesen sich Typen mit hohen Eignungswerten finden können. ALLARD und JAIN (1962) finden unter Verwendung dieses Kriteriums für eine Gerstenpopulation, daß wahrscheinlich beide Typen der Optimumsauslese nebeneinander vorkommen.

Ein drittes Modell hat WRIGHT (1935) gegeben. Er nimmt an, daß man der phänotypischen Skala, an der die Merkmalsprägung gemessen wird, eine genotypische Skala zuordnen kann. An der genotypischen Skala intermediäre Individuen sollen höchste Merkmalswerte besitzen und diese sollen höchste Eignung bedingen. Eine Begründung für dieses Modell findet man leicht in der Annahme optimaler Wirkstoffkonzentrationen oder ähnlichen, aus der Biochemie stammenden Vorstellungen. KOJIMA (1959) hat die Gleichgewichtsbedingungen auch für dieses Modell untersucht, COCKERHAM (1959) gibt die Zerlegung der genetischen Varianz dafür an.

Besondere Aufmerksamkeit im Zusammenhang gerade mit der stabilisierenden Auslese verdient ihr Effekt auf Kopplungssysteme (vgl. Abs. 36). Als Folge der Begünstigung der Intermediären (am Merkmalswert oder an der genotypischen Skala), die ja meist die Heterozygoten sein werden, kann sie nicht nur eine erhebliche freie genetische Variation aufrechterhalten (LATTER 1960), sondern führt auf längere Sicht auch zur Speicherung genetischer Variabilität in Kopplungsgruppen, Polygenblocks o. dgl.

Verglichen mit der umfangreichen Literatur über die gerichtete Auslese ist die zur stabilisierenden spärlich, insbesondere die auf Experimenten basierende. Immerhin bestätigt sie im wesentlichen die Richtigkeit der bestehenden theoretischen Vorstellungen. PROUD (1962) findet in stabilisierender Auslese unterworfenen Linien Abnahme der genetischen Variation bis zur Ausschöpfung der additiv-genetischen Varianz. Gleichzeitig veränderte sich aber auch das Populationsmittel. GIBSON und THODAY (1963) stellen ebenfalls Rückgang der genetischen Varianz unter den Bedingungen stabilisierender Auslese fest. Die Populationsmittel blieben in ihren Versuchen jedoch un-

verändert. Der Verlust an genetischer Variation, der vielfach an über lange Zeiten in konstantem Milieu gehaltenen Laborpopulationen beobachtet wurde, hat wahrscheinlich eine ähnliche Erklärung (vgl. LEWONTIN 1958). Typisch für eine solche Situation sind THODAYS (1959) Ergebnisse eines Versuchs mit stabilisierender Auslese, in dem er fand, daß die Population erheblich an genetischer Flexibilität verloren hatte.

Disruptive Auslese setzt das Vorhandensein von mindestens zwei verschiedenen ökologischen Nischen oder artifiziellen Auslesebedingungen voraus. Hier ist also Heterogenität des Milieus erforderlich, und die disruptive Auslese sollte demzufolge eigentlich erst im nächsten Abschnitt besprochen werden. Um der Gegenüberstellung willen sei sie jedoch vorweggenommen. Die uns interessierenden Ergebnisse der Versuche und theoretischen Überlegungen hierzu sind im wesentlichen die folgenden:

Disruptive Auslese erhöht die genetische Flexibilität der Population (THODAY 1959); extreme disruptive Auslese kann auch durch hohe Genaustauschraten zwischen den Linien entgegengesetzter Auslese bis hinauf zur Zufallspaarung nicht ausgeglichen werden (MILLICENT und THODAY 1960a, b); disruptive Auslese führt zur Ausbildung von Polymorphismen (s. Abs. 33, MATHER 1955, THODAY und BOAM 1959, THODAY 1960, CLARKE und SHEPPARD 1960); hinsichtlich Kopplung hat sie das umgekehrte Ergebnis wie stabilisierende Auslese, nämlich Begünstigung der Repulsionsphase (THODAY 1960, WOLSTENHOLM und THODAY 1963); disruptive Auslese verändert nach längeren Generationsfolgen u. U. auch die Dominanz- und Epistase-Verhältnisse in den Populationen (CLARKE und SHEPPARD 1960, SHEPPARD 1960, GIBSON und THODAY 1963); unter den gleichen Bedingungen kann sie zur Ausbildung von Isolierungsmechanismen führen (THODAY und GIBSON 1962).

Dies letzte Ergebnis interessiert im Hinblick auf die forstliche Genetik auch im Zusammenhang mit dem Problem der sympatrischen Artbildung und nahe verwandter, sympatrischer Arten sowie deren ökologischer Unterschiede. MAYR (1942, 1947 und später), DIVER (1940) sowie HARPER, CLATWORTHY, MACNAUGHTON und SAGAR (1961) haben diese Fragen unter Berücksichtigung der in neuerer Zeit erarbeiteten Ergebnisse untersucht. SMITH (1962) gibt die Voraussetzungen an, unter denen sympatrische Artbildung unter den Bedingungen natürlicher Auslese möglich ist. Sowohl aus diesen theoretischen Überlegungen wie auch aus experimentellen Befunden (CLARKE und SHEPPARD 1962) glaubt man heute zu der Annahme berechtigt zu sein, daß sympatrische Artbildung als Folge disruptiver Auslese möglich ist.

Es ist seit langem bekannt, daß Auslese nicht nur die ihr direkt unterworfenen „adaptiven“ Merkmale betrifft, sondern als Folge von Merkmalskorrelationen und -interaktionen (hinsichtlich des komplexen Eignungswerts) auch andere Merkmale. GOLDSCHMIDT (1934) unterscheidet dementsprechend direkt adaptive, korrelativ adaptive und neutrale Merkmale bzw. Gene. Über die Möglichkeit des Vorkommens von neutralen Genen hat es ausgedehnte Diskussionen gegeben, die bisher, nach Ansicht des Vf., zu keinem eindeutigen Ergebnis geführt haben.

Eine Zusammenfassung der Problematik der korrelierten Reaktion auf Auslese hat HASKELL (1954, 1959) gegeben. Er stützt sich dabei vor allem auf MATHERS (1943) Theorie der Polygenvererbung. Besonders augenfällig sind natürlich die in Ausleseversuchen immer wieder gefundenen korrelierten Veränderungen der Merkmale Fertilität und Vitalität, für die man in der Literatur eine große Zahl von Beispielen findet. Dabei ist allerdings nicht immer sicher, ob sie nicht eher als auf korrelierte Reaktion auf die in vielen Versuchen nicht kontrollierte, wegen geringer Populationsgrößen sicherlich aber erhebliche Inzucht zurückzuführen waren. Der gleiche Autor (HASKELL 1959, 1961) gibt auch genetische Korrelationen, die zu korrelierter Reaktion bei Obstgehölzen Anlaß gegeben haben (Blattform und Fruchtform, Polykotelie und Wachstum, vielleicht besonders interessant für den Forstgenetiker die hohe korrelierte Reaktion auf Auslese im Sämlingsstadium in Merkmalen erwachsener Bäume). Bei Forstpflanzen findet VAN BUIJTENEN (1963) eine negative genetische Korrelation zwischen Holzgewicht und Zuwachs bei *Pinus taeda*, die von einer positiven Milieukorrelation überlagert wird, so daß in Beständen normalerweise keine phänotypische Korrelation beider Merkmale zu beobachten ist. Ähnliche Verhältnisse scheint es auch bei der Lärche zu geben (unveröffentlichte Diplomarbeit des Instituts für Forstgenetik in Schmalenbeck). LANGNER und STERN (1964) finden eine positive Korrelation zwischen Austriebstermin und Spätholzprozent bei der Fichte, und DIETRICHSON (1963 und früher) beschreibt eine ebensolche zwischen Wachstumsabschluß im Herbst und Spätholzprozent bei der gleichen Baumart, die allerdings aus den Mittelwerten von Unterpulationen abgeleitet wurde. In der älteren Literatur der Forstgenetik findet man eine ganze Reihe von Korrelationen dieser Art, die bei SCHMIDT (1957) referiert sind. Sie wurden meist mit dem Ziel untersucht, sie bei Frühtests einzusetzen und basieren leider fast immer auf Korrelationen von Herkunftsmitteln, so daß ihre Bedeutung für die Verhältnisse innerhalb von Unterpulationen nicht immer klar ist.

Die genetische Grundlage solcher Korrelation kann natürlich verschieden sein. Eine einfachste Erklärung liefert die Annahme pleiotroper Genwirkung. Diese Annahme liegt auch der bekannten Theorie der genetischen Korrelationen zugrunde, die innerhalb der quantitativen Genetik entwickelt wurde (für Darstellung, Diskussion und experimentelle Beweise siehe FALCONER 1960a). Aber während Autoren wie FALCONER (1954) u. a. ihre Ergebnisse zwanglos aus pleiotroper Genwirkung erklären können, neigen andere dazu, für zumindest einen Teil der bekannt gewordenen genetischen Korrelationen Kopplung verantwortlich zu machen (HASKELL 1954, 1959, 1961 für weitere Literatur). Eine dritte Möglichkeit für korrelierte Auslese schließlich bietet die Annahme von mit dem Fortschritt der Auslese sich ändernden Optima für die nicht der direkten Auslese unterworfenen Merkmale, die Annahme also, daß neben der gewollten und kontrollierten Auslese in den Versuchen noch eine unkontrollierte Auslese stattfindet.

Diese letzte Annahme würde auch die Beobachtung vieler Züchter erklären, die in Ausleseversuchen fanden, daß der Erfolg ihrer Auslese von der nicht

kontrollierten balanciert wurde. Sie wird weiter gestützt durch die Ergebnisse von Ausleseversuchen, die in verschiedenen Umwelten wiederholt wurden, Ausgangspopulation, Richtung und Intensität der Auslese konstant. Die Umwelten können dabei konstant oder fluktuierend gehalten worden sein (BRAY, BELL and KING 1962, BAND 1963, BAND und IVES 1961, 1963, DRUGER 1962, FALCONER 1952, 1960b, FALCONER und LATYSZEWSKY 1952, HAMMOND 1947, JAMES 1961, KORKMAN 1961, LAGERWALL 1958, MCBRIDE 1958, ROBERTSON 1960, WRIGHT 1938). Die in der hier angegebenen Literatur zu findenden Ergebnisse und Überlegungen genügen, um das Wesentliche zu zeigen: In einigen Versuchen wurde korrelierte Reaktion anderer Merkmale gefunden, in anderen nicht. In einigen Versuchen hatte Auslese im geringeren Milieu besseren Erfolg, in anderen umgekehrt die Auslese im besseren, dies sowohl bei Vergleich der Linien in beiden oder beim Vergleich nur in einem Milieu. In anderen Fällen schließlich lieferte jeweils die Linie, die in einem bestimmten Milieu ausgelesen wurde, das beste Ergebnis gerade in diesem Milieu.

Für den besseren Auslesefortschritt im einen oder anderen Milieu ist natürlich — Ausleseintensität gleich — die Größe der Heritabilität verantwortlich, und über den Erfolg der Linie auch im anderen Milieu entscheiden die Genotyp \times Umwelt-Interaktionen. Man kann deshalb fragen, wie die Varianz, genetisch und phänotypisch, in einer Unterpulation verändert wird, wenn man sie in ein anderes, vielleicht extremes Milieu bringt, weil dort die Änderungen der Populationsparameter am deutlichsten sein sollten, wenn sie überhaupt vorkommen. HESLOP-HARRISON (1959) macht für die oft beobachtete abnorm hohe Varianz in solchen Versuchen vor allem zwei Ursachen verantwortlich: Einmal kann es sich darum handeln, daß infolge von Genotyp \times Umwelt-Interaktionen größere Unterschiede zwischen einzelnen Genotypen beobachtet werden, aber es kann auch geringe Entwicklungshomöostase unter den extremen Bedingungen des Versuchs hierfür verantwortlich sein (vgl. WADDINGTON 1957). Genotyp \times Umwelt-Interaktionen, die zu größerer Differenzierung zwischen den Genotypen führen, können theoretisch natürlich auch in einem günstigeren Milieu erwartet werden.

Von Forstpflanzenzüchtern ist in diesem Zusammenhang gelegentlich gefragt worden, ob man besser tut, die Plusbaumauswahl und die Nachkommenschaftsprüfung in die besten oder, umgekehrt, in die geringsten Umwelten zu verlegen, oder ob Plusbaumauswahl innerhalb einer bestimmten Herkunft, aber mit dem Ziel der Verwendung des Materials in anderen Gegenden von Erfolg ist oder nicht. Die Antwort auf diese und ähnliche Fragen kann also verschieden ausfallen, wie schon WRIGHT (1938) vermutet hat und wie weiter die Erfahrungen der Züchter beweisen. Sie hängt ab von den Populationsparametern der Merkmale, die man untersuchen will, einschließlich der Interaktionen zum Milieu, und läßt sich nur experimentell und von Fall zu Fall finden.

An einige der in der Literatur zu findenden Ergebnisse zur Auslese in verschiedenen Umwelten muß man vielleicht mit Vorsicht herangehen, denn es ist nicht klar, ob die Populationsgrößen hinreichend

waren, um Drift auszuschließen. Schließlich ist nachzutragen, daß für die korrelierte Reaktion auf Auslese in diesen Fällen auch veränderte genetische Korrelationen verantwortlich sein können, die natürlich ebenfalls vom Milieu mitbestimmt werden können wie jeder andere Populationsparameter.

In den vorhergehenden Ausführungen wurde nicht genügend betont, daß auch die Beziehungen der Gene untereinander mit über den Erfolg der Auslese entscheiden. Um den Prozeß des Adjustierens der Geninteraktionen im Verlaufe der Auslese besonders zu kennzeichnen, hat WRIGHT (1931, vgl. auch WRIGHT 1951, 1956) die Bezeichnung Koadaptation vorgeschlagen und diese der Anpassung (Adaptation) gegenübergestellt. Nach WALLACE und VETUKHIV (1955) werden drei Ebenen der Koadaptation unterschieden: Die Integration aus Regelung der epistatischen Interaktionen zwischen homozygoten Loci, die Koadaptation verschiedener Genanordnungen innerhalb der Unterpopulationen einschließlich Heterosis, sowie die Integration ganzer „Gene pools“ durch Auslese für Heterozygotie. MATHER (1943) betont im Zusammenhang hiermit die Rolle besonders der Kopplung und Rekombination und des Entstehens ganzer Blocks von Polygenen. Daß Koadaptation in der Natur für die Evolution und Mikroevolution eine überragende Bedeutung hat, ist durch ein großes Versuchsmaterial bewiesen (für Zusammenfassung DOBZHANSKY 1951). Die sich hieraus ergebenden Folgerungen für die Forstpflanzenzüchtung und u.U. auch für die praktische Forstwirtschaft werden in den Kapiteln 4 und 5 besprochen.

Da wir annehmen müssen, daß populationsgenetische Gleichgewichte bei Beteiligung hoher epistatischer Varianzen wenig stabil sind (KOJIMA und COCKERHAM 1958, KOJIMA 1959c, KOJIMA und KELLERHER 1961) und auch Dominanz nur unter besonderen Bedingungen den Anpassungswert einer Population erhöht, sollte als Folge der Koadaptation die genetische Varianz der meisten Merkmale in den Unterpopulationen vom additivgenetischen Typ sein. Auf nähere Erklärung dieses auch in Versuchen mit Waldbäumen oft bestätigten Zusammenhangs muß hier verzichtet werden. Weiter müssen wir annehmen, daß entlang eines Klins die koadaptiven Systeme der Unterpopulationen graduell um so verschiedener sind, je weiter die Unterpopulationen voneinander entfernt sind. Als Ursache hierfür ist nicht nur die geringere Chance für Genaustausch zwischen entfernteren Unterpopulationen anzusehen, sondern auch die zunehmende Verschiedenheit der Ausleseoptima, die für andere Gene ein verschiedenes genotypisches Milieu schaffen.

3.3. Strategie einer Population bei Anpassung an ein heterogenes Milieu

Die Umwelt einer Population von Waldbäumen ist unter natürlichen Bedingungen stets mehr oder weniger heterogen. Das Problem der Anpassung ist deshalb immer das der Anpassung an mehrere ökologische Nischen (= Sätze von Umweltbedingungen). Die möglichen Muster heterogener Umwelten und die durch natürliche Auslese als Reaktion hierauf entstehenden genetischen Variationsmuster der Baumarten sind bereits in den Abs. 21 und 22 besprochen worden.

Betrachten wir zunächst ein Merkmal, das der Auslese durch eine Umwelt-Komponente unterliegt, die entlang kontinuierlicher, geographischer Gradienten variiert. Engste Anpassung kann hier nur erreicht werden, wenn die Population als Ganzes einen ebenso kontinuierlichen Klin auszubilden vermag. Das ist am besten möglich, wenn das Merkmal durch eine große Zahl von Genen mit je kleinen Effekten vererbt wird. Polygenvererbung ist hier die ideale Lösung. Da wir wissen, daß auch die Wirkungsweise einzelner Gene durch Auslese von Systemen von Modifikatoren verändert werden kann (Koadaptation), sollte man annehmen, daß nach hinreichend langen Generationsfolgen überall, wo Populationen entlang kontinuierlicher Gradienten vorkommen, auch kontinuierliche Kline gewisser physiologischer Merkmale bestehen werden und daß die genetische Variation der Merkmale auf Polygenvererbung beruht. Die allgemeine Bedeutung der kontinuierlich-klinalen Variation für unsere Waldbaumpopulationen, auf die zuerst LANGLET (1936) hingewiesen hat, ist also gerade das, was eine „intelligente“ Population einem Milieu mit kontinuierlichen Gradienten entgegenzustellen hat.

Man muß annehmen, daß ein Klin einen Gleichgewichtszustand der Population widerspiegelt, der durch Auslese innerhalb der Unterpopulationen und Genaustausch zwischen benachbarten Unterpopulationen aufrecht erhalten wird (HALDANE 1948, FISHER 1950). Das Mittel jeder Unterpopulation sollte unter diesen Umständen nahe am optimalen Wert für die jeweilige Position am Klin liegen, und die Auslese innerhalb jeder Unterpopulation muß dann als Auslese für diesen optimalen Wert, als stabilisierende Auslese verstanden werden und nicht als gerichtete. Diese Auffassung des Klins als eine Aufeinanderfolge optimaler Mittelwerte der Unterpopulationen wird durch das Vorhandensein geographischer klinaler Variation auch bei Selbstbefruchtern bestätigt (SINSKAJA 1942), bei denen Genaustausch keine Rolle spielen kann und bei denen wegen Fehlens der Notwendigkeit, die Gene in jeder Generation neu zu kombinieren, die Voraussetzungen für eine Auslese extremer Linien gegeben sind. Die Auffassung eines kontinuierlichen Klins als Ergebnis des Vorkommens zweier extremer „Ökotypen“ an den beiden Enden des Areals der Population und mit einer Mischpopulation beider Ökotypen zwischen diesen Extremen dürfte demgegenüber nur in Ausnahmefällen richtig sein, vor allem wahrscheinlich bei „short clines“ (HUXLEY 1942). Ausnahmefälle dürften kontinuierliche Kline in solchen Fällen auch deshalb sein, weil man hier eher Häufigkeitskline einzelner Majorgene erwarten sollte, wie sie in besonderen Situationen auch bei Forstpflanzen gelegentlich gefunden werden.

Als Folge des Zusammenspiels von stabilisierender Auslese und Genaustausch entlang des Klins kann es in den Unterpopulationen nicht zur Ausschöpfung der genetischen Variation durch Auslese kommen, selbst dann nicht, wenn andere, diese Variation aufrechterhaltende Ursachen fehlen würden. Wir müssen im Gegenteil in solchen Unterpopulationen mit einer recht hohen genetischen Variation rechnen. Die Zahlen der Tabellen 7 und 8 zeigen, daß bei allen untersuchten Merkmalen beider Birkenversuche, auch bei den ausgesprochen adaptiven Merkmalen, die

erwartete hohe genetische Variation innerhalb der Unterpopulationen tatsächlich vorhanden ist. Stets macht die Varianz zwischen Familienmitteln aus gleicher Unterpopulation einen erheblichen Anteil der gesamten genetischen Varianz der Versuche aus. Hierbei ist zu beachten, daß in den Tabellen die Varianz der Mittelwerte von Nachkommenschaften einzelner Bäume angegeben ist. Diese müßte etwa mit 4 multipliziert werden, um eine Schätzung der genetischen Varianz zwischen Einzelbäumen der Unterpopulation zu ergeben, wäre also in Wirklichkeit noch viel höher. Weiter ist zu beachten, daß man in Versuchen mit Nachkommenschaften von Bäumen aus alten Beständen aus der Varianz der Familienmittel eine je nach der Intensität der Auslese in den Beständen zu geringe Schätzung der genetischen Varianz innerhalb der Unterpopulation erhält (TODA 1963). Von der Intensität dieser Auslese vermitteln die in Abs. 34 wiedergegebenen Zahlen aus einem Versuch mit Nachkommen alter Fichtenbestände eine vorläufige Vorstellung.

Betrachtet man nicht die einzelne Unterpopulation, sondern die Population als Ganzes, so findet man entlang des Klins eine besondere Art disruptiver Auslese. Gerichtete Auslese hingegen sollte es vorwiegend in den Randpopulationen geben, z. B. nahe der Waldgrenze in höchsten Gebirgslagen oder im hohen Norden. Man muß aber annehmen, daß auch hier gerichtete Auslese nur für die Merkmale wichtig ist, die für die Begrenzung der Verbreitung verantwortlich sind.

Diese Randpopulationen unserer Baumarten haben in der Forstgenetik seit jeher großes Interesse gefunden, weil für die Gebiete, in denen sie vorkommen, die Herkunft des Samens oder der Pflanzen für den Erfolg der Aufforstung besonders augenfällig ist, und weil die aus diesen Gebieten stammenden Herkünfte von den anderen auffällig verschieden sind. Es ist nicht möglich, die damit zusammenhängenden Fragen und Ergebnisse hier einigermaßen erschöpfend zu diskutieren, und es wird deshalb auf die Literatur verwiesen (CARSON 1959 für Zusammenfassung der Untersuchungen an Randpopulationen von *Drosophila melanogaster*, COOK 1961 für eine allgemeine Diskussion, DOBZHANSKY, HUNTER und PAVLOVSKY 1963 für einen besonders instruktiven Vergleich einer Randpopulation mit Unterpopulationen aus dem Zentrum der Verbreitung). Eine besondere Rolle spielen gerade für die Randpopulationen wiederkehrende Katastrophen, deren Bedeutung LEWIS (1962) erörtert hat. Ähnliche Eigenschaften wie Randpopulationen können Reliktvorkommen austerbender Baumarten haben, wie die von LANGNER (1959) untersuchte *Picea omorica*.

Ökotypische Variation, die bei regellosen und abrupten Variationsmustern der Umwelt oder einzelner Komponenten der Umwelt erwartet wird, sollte durch disruptive Auslese wiederum für die gesamte Population, zumindest bei Genaustausch zwischen benachbarten Unterpopulationen, und durch stabilisierende Auslese innerhalb der Unterpopulation ausgezeichnet sein. Distinkte Rassen, d. h. Ökotypen oder Unterarten, sollten erwartet werden, wenn die Unterschiede zwischen den Umwelten der Unterpopulationen groß sind im Verhältnis zur phänotypischen Flexibilität der in jeweils einer Umwelt opti-

malen Genotypen. Ist die betreffende Art auch im Gebiet zwischen den extremen Nischen vertreten, so sollte sich ein Häufigkeitsklin von Majorgenen einstellen.

Der optimale Vererbungsmodus adaptiver Merkmale in einer ökotypische Variation begünstigenden Umwelt ist also verschieden von dem bei kontinuierlichen Gradienten der ökologischen Variablen zu erwartenden. Deshalb ist die von STEBBINS (1950) stammende und von NIENSTAEDT (1960) auch für den Gebrauch in der forstlichen Genetik empfohlene Bezeichnung „ökotypisch-klinale“ Variation nicht geeignet, einen klaren Sachverhalt zu beschreiben. Es ist jetzt klar, daß die Termini Klin und Ökotyp weit mehr beinhalten, als man zunächst angenommen hatte.

Natürlich kann es in der gleichen Population, aber für verschiedene Merkmale, klinale und ökotypische Variation oder kontinuierlich-klinale Variation, Häufigkeitskline und ökotypische Variation nebeneinander geben, wenn die Auslese für einige Merkmale kontinuierlichen Gradienten ökologischer Variabler folgt, während andere der Auslese durch andere, ein anderes Variationsmuster zeigende, ökologische Variable unterworfen sind. Ein Beispiel hierfür bietet die Fichte. Der Trockensubstanzgehalt der Nadeln zeigt bei dieser Art eine deutliche, kontinuierlich-klinale Variation (LANGLET 1960). Andererseits findet man bei dem wahrscheinlich durch einige wenige Majorgene vererbten Merkmale Austriebstermin einen generellen Häufigkeitsklin in Nord-Süd-Richtung oder an Gebirgshängen, der jedoch örtliche Abweichungen zuläßt, die durch verschiedene Häufigkeiten des Auftretens von Spätfrösten erklärt sein mögen. Daß es beim letztgenannten Merkmal zur Ausbildung eines Häufigkeitsklins kam, mag auch durch Heterogenität der Umwelt in der Zeit erklärt sein. Die Verhältnisse bei der Verjüngung (empfindliches Stadium gegen Spätfröste, die Hauptursache der Auslese sein dürften) können von Generation zu Generation wechseln, je nachdem, ob der Hauptteil der Verjüngung unter Schirm ankommt oder den Spätfrösten ausgesetzt ist. Daneben existiert eine kleinflächige, mosaikartige Verteilung der Umwelt. Pflanzen auf Hügeln sind weniger frostgefährdet als solche in Mulden usw. Wie PANIN (1960) festgestellt hat, bestehen — zumindest in dem von ihm untersuchten Gebiet — auch im Blühtermin der frühen und späten Formen Unterschiede, so daß wahrscheinlich vorwiegend frühe mit frühen und späte mit späten Formen kreuzen. Dies bietet gute Voraussetzungen für einen raschen Erfolg der natürlichen Auslese. (Daß solche die Blühtermine variierenden Polymorphismen bei den Baumarten wahrscheinlich recht häufig sind, zeigen KOZUBOWS (1962) Untersuchungen über einen Polymorphismus der Antherenfarbe bei der Kiefer.)

Die Kronenform und der Beastungstyp der Fichte schließlich scheinen ebenfalls durch einen nicht zu große Anzahl von Majorgenen vererbt zu werden. In einzelnen Fällen dürften Häufigkeitskline vorliegen (HOLZER 1962 u. a.), während bestimmte Typen normalerweise nur in extremen Lagen vorkommen, wie die nur im hohen Norden und in hohen Gebirgslagen häufiger vorkommende Säulenfichte.

Auch bei anderen Baumarten sind Polymorphismen bekannt geworden, von denen hier nur der neben Austriebstermin und Kronentyp der Fichte wohl be-

kannteste erwähnt sei, die als Früh- und Späteichen bekannten Formen von Stiel- und Traubeneiche. Sie haben frühzeitig das Interesse der Forstleute gefunden, weil die späte Form normalerweise nicht unter *Tortrix viridana* leidet. SATCHELL (1962) hat zeigen können, daß es allerdings auch unter den frühen Formen solche gibt, die wegen raschen Wachstums der Triebe im Frühjahr den Raupenfraß überwinden, so daß es für die Eichen offenbar mehrere Möglichkeiten gibt, die Entwicklung der jungen Triebe im Frühjahr so einzurichten, daß der Wicklerschaden vermindert wird. Es ist nicht bekannt, ob der Wickler seinerseits einen ähnlichen Polymorphismus auszubilden vermag. Dieser wäre allerdings auch erst dann von adaptivem Wert, wenn der Anteil der „Späteichen“ in den Beständen beträchtlich ist.

Durch das Studium von in der Natur leicht zu beobachtenden Polymorphismen hat die populationsgenetische Forschung viele Impulse erhalten. Am bekanntesten sind wohl die Untersuchungen über Melanismen bei mehreren Lepidopteren (vor allem die Industriemelanismen), gewisse mimetische Formen bei Lepidopteren (für beide siehe FORD 1953 für Zusammenfassung) und die Polymorphismen der Schalenausfärbung bei Schneckenarten (LAMOTTE 1951, 1959). Von den meisten bekannten Polymorphismen weiß man heute, daß sie durch Auslese aufrecht erhalten werden, und es ist sehr wahrscheinlich, daß dies auch für die Polymorphismen gilt, denen wir in den Waldbaumpopulationen begegnen, auch dann, wenn man zunächst die Ansatzpunkte der Auslese nicht kennt.

Am übersichtlichsten sind die Verhältnisse natürlich bei einfachen Polymorphismen, die durch das Vorkommen von zwei oder mehr allelen Genen bedingt sind. Entweder besitzen hier die Heterozygoten den höchsten Eignungswert, oder es bestehen Unterschiede zwischen den Eignungswerten der Genotypen in verschiedenen Nischen, so daß disruptive Auslese wirksam wird. Die Gleichgewichtszustände hängen in beiden Fällen ab von den Unterschieden der Eignungswerte der Genotypen und im letzteren Fall auch von den Nisbenhäufigkeiten (LEVENE 1953). Sind am Zustandekommen des Polymorphismus mehrere Loci beteiligt und spielen auch noch Interaktionen zwischen den Loci mit herein, so können sich sehr komplizierte Situationen ergeben (Beispiele bei LEWONTIN und KOJIMA 1960, LEWONTIN und WHITE 1960, MORAN 1962, 1963, OWEN 1952). Kennzeichnend für solche Polymorphismen ist oft die Möglichkeit des Vorkommens mehrerer Gleichgewichte, von denen indessen nicht alle stabil genug zu sein brauchen, um sich unter den wechselnden Milieubedingungen in der Natur halten zu können. Welches Gleichgewicht sich in einer Population einstellt, hängt von den Genfrequenzen zu Beginn der Auslese ab. Besonders instruktiv ist in dieser Hinsicht das Ergebnis von MORAN (1963) für einen Polymorphismus ohne Kopplung mit nur zwei Loci und je zwei Allelen je Locus. Unter den gestellten Bedingungen besaß dieses System 5 verschiedene Gleichgewichtspunkte, von denen 3 als stabil anzusehen sind. Nicht ganz einfach sind die Voraussetzungen für einen stabilen Polymorphismus auch schon für nur einen Locus mit vielen Allelen (vgl. MANDEL 1959, OWEN 1953). Der einzige multiallele Locus, der bei Waldbäumen bisher untersucht worden ist,

ist der Selbststerilitätslocus bei *Betula verrucosa* (STERN 1963).

Weiter kompliziert werden die Verhältnisse, wenn durch die Auslese bestimmte Kopplungstypen begünstigt werden (PARSONS 1963 a, b, weitere Literatur in Abs. 36).

Wie CLARKE (1960) gezeigt hat, können die gleichen Auslesebedingungen auf die gleichen Polymorphismen nahe verwandter Arten verschiedene Wirkung haben (verschiedene Gleichgewichtslagen). Es ist deshalb nicht möglich, ohne weiteres von den in einer Baumart gefundenen Verhältnissen auf die in einer anderen zu schließen oder von einem Herkunftsgebiet auf das andere.

Selektive Polymorphismen können auch unter den Bedingungen strenger Inzucht erhalten bleiben, wenn die Unterschiede der Eignungswerte der Genotypen hinreichend verschieden sind. ALLARD und WORKMAN (1963) fanden in Inzuchtlinien von *Vicia faba* Überlegenheit der Eignungswerte der Heterozygoten um 20–30%, und MÜNTZING (1963) erhielt ähnliche Resultate mit Inzuchtlinien beim Roggen. Bezeichnenderweise waren in beiden Fällen die Unterschiede zwischen den Eignungswerten der Genotypen in hohem Grad milieuhabhängig, so daß veränderte Milieubedingungen zum Verschwinden der Polymorphismen oder zu sehr verschiedenen Gleichgewichtslagen führen können. Die Zahl der in der Literatur zu findenden Beispiele für selektive Polymorphismen auch bei Pflanzenarten ist groß. Die beiden hier angeführten mögen genügen, um das Wesentliche zu zeigen.

Wenn einer der beiden Homozygoten nicht lebensfähig ist oder doch nur einen sehr kleinen Eignungswert hat, so spricht man statt von einem Polymorphismus auch von der „genetischen Belastung“ der Population. Die Grenze für die genetische Belastung wird heute nach WALLACE und MADDEN (1953) meist bei -2 genetischen Standardabweichungen vom mittleren Eignungswert der Population gezogen. DOBZHANSKY und SPASSKY (1963) ergänzen dies Schema noch um eine genetische Elite oberhalb von $+2$ Standardabweichungen im Eignungswert. Sowohl die Begrenzungen wie die Unterscheidung von einem „normalen“ Polymorphismus sind also ziemlich willkürlich. Wenn die genetische Belastung in Art eines selektiven Polymorphismus durch Auslese aufrecht erhalten wird, spricht man von einer ausgewogenen Belastung, anderenfalls von der Mutationsbelastung, da man annehmen muß, daß in solchen Fällen die Belastung nur durch Mutation aufrecht erhalten werden kann. Auch die Komponenten einer ausgewogenen genetischen Belastung sind milieuhabhängig. Über die Art der bei Bäumen vorkommenden genetischen Belastung ist nichts bekannt, wenngleich wir aus Inzuchtversuchen mit vielen Baumarten wissen, daß sie erheblich sein muß.

Die Anpassung einer Population an eine heterogene Umwelt hat also vielfältige und wechselnde Aspekte (LEWONTIN 1957). Es ist oft nicht möglich zu entscheiden, ob ein bestimmtes Charakteristikum einer Unterpopulation adaptiv ist oder nicht, wenn man nicht das Gesamtbild der Population kennt. Ein so komplexer Sachverhalt kann nur mit Schwierigkeiten einfach und erschöpfend in allgemeiner Form beschrieben werden. Es ist deshalb in neuerer Zeit auch

Tabelle 10. *Optimale Phänotypen, optimale Populationsstrukturen und Variationsmuster entlang geographischer Gradienten für verschiedene Variationsmuster der Umwelt (nach LEVINS 1963, etwas modifiziert).*

	Differenz zwischen Umwelten klein im Vergleich zur phänotypischen Flexibilität	Differenz zwischen Umwelten groß im Vergleich zur phänotypischen Flexibilität	
		Umwelt heterogen im Raum.	Umwelt heterogen in der Zeit
Optimaler Phänotyp	Intermediär zwischen den Optima beider Umwelten	Optimaler Phänotyp, spe- zialisiert für die häufigere Umwelt	Spezialisiert für die eine oder andere Umwelt
Optimale Populations- struktur	Monomorphisch, von mäßi- ger Eignung in jeder Um- welt	Monomorphisch, speziali- siert	Polymorphisches Gemisch spezialisierter Typen
Muster entlang geographischer Gradienten	Kontinuierlicher Klin im Phänotyp	Diskrete Rassen, getrennt am kritischen Wert der Häufigkeiten der Umwelten	Klin in den Häufigkeiten der gleichen polymorphi- schen Typen

mehrfach versucht worden, die Möglichkeiten zu nutzen, welche die moderne Systemanalyse für solche Aufgaben anbietet. SCHMALHAUSEN (1960) entlehnte hierfür Begriffe und Vorstellungen aus der Kybernetik, WADDINGTON (1957) und LEWONTIN (1961) behandelten die Situation einer solchen Population als Aufgabe für die Theorie der strategischen Spiele. KIMURA (1961) hat in einer anregenden Arbeit besonders den Zusammenhang zwischen Auslese und Information herausgestellt, aber auch Teilprobleme wurden unter Verwendung ähnlicher Verfahren untersucht (z. B. von KING 1961).

Analogien zwischen bestimmten Situationen einer Population und den Begriffen einer solchen Theorie sind natürlich nicht immer ganz einwandfrei. Es ist nötig, sie entsprechend umzuformen oder bestimmte Annahmen zu machen, über die man geteilter Meinung sein kann. Aber man kommt auf diese Weise doch zu brauchbaren Vereinfachungen und klaren Formulierungen. Besonders interessant scheint die Formulierung des Problems der Anpassung einer Population an eine heterogene Umwelt als Aufgabe der Spieltheorie zu sein und im Zusammenhang damit die Definition des höchsten Anpassungswerts als deren „optimale Strategie“. Diese kann z. B. eine Minimax-Strategie sein, eine Strategie, die das Risiko für maximalen Verlust ins Minimum setzt. Auslese erscheint als die Methode, welche die Population anwendet, um Informationen zu sammeln und zu speichern.

Den größten Fortschritt in der sich hier abzeichnenden Entwicklung haben wahrscheinlich die Untersuchungen von LEVINS (1961, 1962, 1963) gebracht, auf deren Ergebnisse schon mehrfach zurückgegriffen wurde. LEVINS kommt bei Anwendung eines aus der Mengenlehre entlehnten Verfahrens zu einer eleganten Methode für die generelle Beschreibung des Zusammenspiels von Population und Umwelt. Es dürfte möglich sein, in sein Modell weitere Komponenten aufzunehmen, wie etwa Rekombination und Kopplung. Schon heute aber bieten seine Ergebnisse brauchbare Modelle, an denen man experimentelle Arbeiten auf dem Gebiet der forstlichen Genetik orientieren kann. In den Tabellen 10 und 11 sind die uns interessierenden Ergebnisse der Arbeiten von LEVINS zusammengefaßt.

Der Wert der Tabelle 10 besteht vor allem darin, daß sie Hinweise gibt, wo man die Ursachen eines in der Natur gefundenen Typs genetischer Merkmalsvariation suchen soll. Tabelle 11 enthält in übersichtlicher Form auch die Gedanken, die im Jahre 1955 für die Anlage eines Herkunftsversuchs mit

zwei sympatrischen Baumarten gleicher Gattung und Chromosomenzahl maßgebend waren. Vergleicht man die Angaben dieser Tabelle mit den Ergebnissen der beiden Versuche, so findet man, daß die opportunistische (MACARTHUR 1960) oder Unkrautart *B. japonica* sich von der Gleichgewichtsart *B. maximo-wicziana* wie erwartet unterscheidet durch höhere Variation zwischen Unterpopulationen gleichen Gebiets, die als Folge von Zufälligkeiten der Probenahme aufgefaßt werden können, und daß sie etwas weniger enge Anpassung an die Hauptkline aufweist.

Tabelle 11. *Verschiedene Typen der Anpassung entlang geographischer Gradienten (nach LEVINS, 1963, etwas modifiziert).*

1. Anpassungstyp annueller Unkräuter: Hohe individuelle phänotypische Flexibilität. Zufallsmäßige Unterschiede zwischen Unterpopulationen. Weniger enge Differenzierung entlang des Klins. Die Arten decken eine größere, ökologische Spannweite. Weniger Reaktion auf Auslese in verschiedenen Mikroumwelten.
2. Intermediärer Typ: Bodenvegetation von Wäldern, strauchartige Unkräuter, Arten sekundärer Pflanzengesellschaften (Subklimal-Vegetation).
3. Anpassungstyp der Klimax-Arten, speziell der Waldbaumarten: Geringe phänotypische Flexibilität. Ausgeprägte genetische Differenzierung entlang geographischer Gradienten. Jede Art an eine schmale Spannweite ökologischer Zonen gebunden. Wenig adaptiver Polymorphismus in den Populationen. Mehr Reaktion auf Auslese. Allopatrische Rassen.

Dies Beispiel mag zeigen, daß man mit Hilfe solcher Modelle auch in komplexen Situationen klare Formulierungen des Versuchsziels finden kann.

Eine für Waldbäume vielleicht nicht einzigartige, sicherlich aber seltene Strategie der Anpassung an eine heterogene Umwelt findet man bei der Gattung *Eukalyptus*, wie wir vor allem aus den Untersuchungen von PRYOR (1959 und früher) wissen. Während die meisten Baumarten, zumindest die europäischen, nur noch wenig Neigung erkennen lassen, neue Arten abzuspalten und auch nur noch wenig Möglichkeiten für Introgression bieten, ist die Evolution auch an der Ebene der Art bei *Eukalyptus* offenbar noch in vollem Gang. Diese Gattung verhält sich damit gegenüber anderen ähnlich wie in der *Drosophila*-Genetik z. B. *D. paulistorum* (DOBZHANSKY und SPASKY 1959) gegenüber *D. melanogaster*.

Die Rolle der Introgression für die Anpassung von Waldbaumpopulationen ist bisher auch in den Fällen, in denen Introgression Bedeutung haben könnte, nur schwer einzuschätzen. Zwar wissen wir einiges über die Voraussetzungen, unter denen Hybridpopulatio-

nen in der Natur entstehen und sich über längere Zeit halten können (SALISBURY 1940, der auch die ersten Untersuchungen an Eichen hierüber angestellt hat), doch genügt dies kaum zur richtigen Einschätzung der Bedeutung der Introgression. HALLER (1959) hat wahrscheinlich gemacht, daß *Pinus washoensis* als Hybrid zweier Kiefernarten aufzufassen ist, die im gleichen Gebiet vorkommen. BOBROV (1961) führt Beispiele aus Baikalsibirien an, wo ganze Hybrid-schwärme verschiedener Birken- und Lärchenarten existieren sollen. MELVILLE (1939) schließlich findet in einer biometrischen Studie eine gute Erklärung für die Variation der Ulmenarten in England aus Introgression. Gleichzeitig gibt er eines der wenigen Beispiele für einen aus Introgression zu erklärenden Kline, die bei Bäumen bekannt sind. Von anderen Pflanzenarten wissen wir, daß Introgression gelegentlich die Anpassungswerte einzelner Populationen erhöhen kann (STUTZ 1963) oder zum Entstehen neuer, besser angepaßter Arten führt (HARLAN und DE WET 1963). Trotz der wenigen Informationen, die wir bei Bäumen hierüber haben, kann man also die Möglichkeit nicht ausschließen, daß Introgression in einigen Fällen auch bei Baumarten die Strategie der Populationen mitbestimmt.

3.4. Maße für die Intensität der Auslese

Spätestens seit DARWIN wird natürliche Auslese allgemein als Hauptursache der genetischen Differenzierung von Unterpopulationen angesehen. Die Konzeption der Genökologie ist auf dieser Annahme aufgebaut (LANGLET 1964), und auch in der populationsgenetischen Forschung haben Probleme der natürlichen Auslese von Anfang an im Mittelpunkt gestanden. Wie HALDANE (1954a, b) hervorhebt, der sich eingehend mit dieser Frage auseinandergesetzt hat, ist es jedoch äußerst schwierig, die in einer Population oder Unterpopulation wirksame natürliche Auslese einigermaßen zuverlässig zu messen. Die hier bestehenden Schwierigkeiten ergeben sich nicht zuletzt daraus, daß man es in der Natur meist oder stets mit einem Nebeneinander von mehreren Arten der Auslese zu tun hat. Ein dieser Situation gerecht werdendes Maß müßte also recht komplex sein. Wir wollen es daher mit dem Hinweis bewenden lassen und uns auf die Besprechung einiger Fälle beschränken, die bei Herkunftsversuchen vorkommen und die man vielleicht hinreichend scharf definieren kann, um noch mit relativ einfachen Verfahren auszukommen.

Zunächst gibt es eine Reihe von Möglichkeiten, Auslese überhaupt nachzuweisen. Unter bestimmten, in Versuchen der forstlichen Genetik aber meist nicht hinreichend erfüllten Bedingungen ergeben natürlich auch sie Hinweise auf die Intensität der Auslese. Hierher gehören alle Verfahren, die von der Annahme von Zufallspaarung in der betreffenden Population ausgehen und bei denen die Häufigkeiten der Genotypen eines oder mehrerer Loci ausgezählt werden. Findet man dabei Abweichungen von den bei Zufallspaarung zu erwartenden Proportionen, so führt man dies auf unterschiedliche Eignungswerte der Genotypen zurück und kann sowohl Art wie Intensität der Auslese daraus ableiten. Die Problematik dieser Verfahren für die forstgenetische Forschung liegt auf der Hand. Einmal kann man damit nur solche Loci untersuchen, deren Genotypen einwandfrei identifiziert werden

können — ein seltener Sonderfall in der forstlichen Genetik, der zudem nicht ihre Hauptprobleme berührt, und zum anderen führen schon geringe Abweichungen von der Zufallspaarung zu irreführenden Resultaten, wenn die Eignungswerte der Genotypen nur wenig differieren. GUTIERREZ und SPRAGUE (1959) u. a. haben gezeigt, daß die Annahme von Zufallspaarung in Pflanzenbeständen problematisch ist. Literatur und Hinweise findet man bei CROW (1958) und MORAN (1963b).

Für Zwecke der Forstgenetik sind alle Verfahren von besonderem Wert, die bei quantitativer Merkmalsvariation angewendet werden können. HALDANE (1954) und LUSH (1954, vgl. hierzu auch HALDANES 1949 Vorschläge für das Messen der Evolutionsrate) haben solche Verfahren für bestimmte Fälle angegeben. HALDANES Verfahren ist generell brauchbar beim Messen der Intensität der phänotypischen Auslese, während LUSH vor allem daran interessiert ist, die Intensität gerichteter Auslese zu messen. Wahrscheinlich ist das letztere Verfahren für bestimmte Aufgaben der Forstgenetik gut geeignet, wenn es entsprechend modifiziert wird. LUSH geht daher von jener Population aus, deren Mittel durch Auslese über eine längere Zeitspanne verändert worden ist. Sein Maß für die Ausleseintensität ist

$$d\bar{G} = \frac{x - \bar{x}}{\sigma_x} r_{xG} \sigma_G$$

(= Intensität der Auslese \times Genauigkeit \times genetische Standardabweichung, alles für ein Merkmal X).

Es handelt sich hier also um ein Maß, das dem für die Voraussage des Auslesefortschritts in Züchtungsprogrammen ähnlich ist, und es ist natürlich ein Maß für die Wirksamkeit gerichteter Auslese. HALDANES Maßzahl kann demgegenüber auch bei anderen Arten der Auslese verwendet werden:

$$I = \log_e f_2(x_0) - \log_e f_1(x_0)$$

(f_1 und f_2 sind die Häufigkeiten der optimalen Phänotypen x_0 im Merkmal X zu den Zeilen 1 und 2, e ist die Basis der natürlichen Logarithmen. Bezüglich Ableitung wird auf den Aufsatz HALDANES verwiesen).

Die von BARBER (1958) gefundenen Unterschiede der Häufigkeiten bestimmter Genotypen in jungen und alten Beständen einer Eukalyptusart und die von LANGNER und STERN (1964) nachgewiesenen Unterschiede der Breite genetischer Variation des Austriebstermins in alten Beständen und deren Nachkommenschaften können mit Hilfe von HALDANES Verfahren eingesetzt werden, um die Ausleseintensität zu bestimmen. In dem letztgenannten Versuch betrug die Varianz der Zuchtwerte der alten Bäume (Definition bei FALCONER 1960) 0,138, die additiv-genetische Varianz in der Nachkommenschaft des Altbestandes 4,088. Das Verhältnis der zugehörigen Standardabweichungen, $0,372/2,022 = 0,184$, gibt hier einen brauchbaren Vergleich beider Populationen und damit der Intensität der stabilisierenden Auslese.

Beim Vergleich der Mittelwerte zweier Unterpopulationen, deren genetische Varianzen bekannt sind, kann man die Differenz der Mittel auch in Einheiten der genetischen Standardabweichung angeben und fragen, mit welcher Intensität man gerichtete Auslese treiben müßte, um in einer einzigen Generation das Mittel der einen in das der anderen Unterpopulation zu verändern (STERN 1961b). Dies Maß steht

dem von LUSH nahe, mißt aber unter den Verhältnissen in natürlichen Populationen wohl meist die Differenzen zwischen den Optimumwerten der beiden Unterpopulationen, nicht die Intensität der gerichteten Auslese über eine vorgegebene Zeitspanne, auf die es LUSH ankommt.

Einen interessanten Sonderfall stellt in diesem Zusammenhang die Variation von Unterpopulationen entlang eines Klins dar, die man sich etwa so vorstellen kann, wie in Abb. 2 skizziert. Der Regressionskoeffizient, der den Klin beschreibt, gibt hier an, um

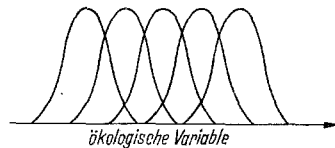


Abb. 2. Schematische Darstellung von Unterpopulationen entlang eines kontinuierlichen Klins.

wieviel sich die Mittel zweier um eine Einheit der ökologischen Variablen verschiedener Unterpopulationen durchschnittlich unterscheiden. Man kann also auch diesen Regressionskoeffizienten und damit den Klin in genetischen Standardabweichungen beschreiben und unter Verwendung der oben angegebenen Methode die Prozentzahl der Individuen schätzen, die man im Mittel auslesen müßte, um den Mittelwert einer Unterpopulation durch Auslese in den einer um 1, 2 oder mehr Einheiten der ökologischen Variablen entfernten zu verändern: Es ist

$$R = h^2 \sigma \bar{i} \quad (\bar{i} = z/p)$$

(R = Reaktion auf Auslese in Abhängigkeit von der Heritabilität h^2 , der phänotypischen Standardab-

weichung und der Ausleseintensität. Letztere entspricht dem Verhältnis der Ordinaten im Punkt der Stützung der Normalverteilung durch Auslese zum Anteil der oberhalb dieses Punktes eingestufteten Individuen). Hierbei nimmt man am einfachsten $\sigma_p = \sigma_G$ an und folglich $h^2 = 1$.

In Tabelle 12 sind die Ergebnisse dieser Schätzung für die beiden Birkenversuche angegeben. Man findet entlang der dort verwendeten Altitudinal- und Longitudinalkline, berechnet aus der multiplen Regression für diese beiden ökologischen Variablen, für alle Merkmale nur geringe Ausleseintensitäten, wenn man Unterpopulationen vergleicht, die nur um einen Breitengrad oder 100 m Höhenlage verschieden sind. Diese auf geringe Ausleseintensitäten entlang eines Klins und über nicht zu große Abstände deutenden Ergebnisse stimmen gut überein mit den von KETLEWELL und BERRY (1961) für einen Häufigkeitsklin bei einer Schmetterlingsart gefundenen Daten und mit den theoretischen Überlegungen von HALDANE (1948), die auf der Annahme von Verhältnissen beruhten, die SUMNER (1932 und früher) gefunden hatte, sowie den Überlegungen von FISHER (1950). Auch eine graphische Darstellung der Verteilung des Merkmals Trockensubstanzgehalt zweier um 100 m Höhenlage unterschiedener skandinavischer Kiefernherkünfte, die LANGLET (1934) gibt, deutet auf ähnliche Verhältnisse. Typisch ist vor allem die breite Streuung des Merkmals in den Unterpopulationen (bei LANGLET allerdings die phänotypische).

Vergleicht man die Unterschiede zwischen entfernteren Unterpopulationen, so werden die erforderlichen Ausleseintensitäten erheblich größer. Das gleiche ist der Fall, wenn man nicht nur ein einziges

Tabelle 12. Intensität der natürlichen Auslese für einige Merkmale, geschätzt aus der additiv-genetischen Varianz und den multiplen Regressionskoeffizienten für geogr. Breite und Höhe ü. d. M.

(1)	(2) VA	(3) \sqrt{VA}	(4) Mult. Regr. geogr. Breite	(5) Mult. Regr. Höhe ü. d. M.	(6) Sp. 4/Sp. 3	(7) Sp. 5/Sp. 3	(8)* %auszulesender Individuen geogr. Breite	(9)** Höhe ü. d. M.
Bi 23, <i>Betula japonica</i>								
6 = Austrieb 1961	0,9602	0,9799	-0,2871	+0,0033	-0,2930	+0,0034	83	98
7 = Austrieb 1962	0,7274	0,8529	-0,1916	+0,0112	-0,2246	+0,0131	88	92
8 = Abschluß 1960	0,6438	0,8024	-0,3417	-0,0063	-0,4258	-0,0079	75	98
9 = Abschluß 1961	0,8915	0,9442	-0,3316	-0,0134	-0,3512	-0,0142	80	91
10 = Rostbefall 12. 9. 1960	0,0869	0,2948	+0,0529	+0,0010	+0,1794	+0,0034	96	98
11 = Rostbefall 29. 9. 1960	0,0602	0,2454	+0,0501	+0,0010	+0,2042	+0,0041	90	98
12 = Rostbefall 24. 8. 1961	0,1318	0,3630	+0,1495	+0,0025	+0,4118	+0,0069	77	97
13 = Blattbrand 1960	0,1261	0,3551	-0,0798	-0,0027	-0,2247	-0,0076	88	98
14 = Par. β 1961	0,0017	0,0412	-0,0025	+0,0003	-0,0607	+0,0073	98	98
15 = Par. B 1961	0,6619	0,8136	-0,2171	+0,0005	-0,2668	+0,0006	87	100
16 = Zuwachs 1961 und 1962	407,998	20,199	-5,2050	-0,2476	-0,2577	-0,0123	86	93
17 = Wachstum bis 1962	1107,06	33,273	-7,6047	-0,3780	-0,2286	-0,0114	88	93
18 = Länge des Blattstiels	0,0112	0,1058	-0,0454	-0,0011	-0,4291	-0,0104	75	93
19 = Länge der Blattspreite	—	—	-0,0364	-0,0026	—	—	—	—
20 = Breite der Blattspreite	0,0534	0,2311	-0,0562	-0,0027	-0,2432	-0,0117	85	93
Bi 24, <i>Betula maximowicziana</i>								
6 = Austrieb 1961	0,9494	0,9744	-0,1669	+0,0139	-0,1713	+0,0143	96	91
7 = Austrieb 1962	0,1305	0,3612	+0,0245	+0,0076	+0,0678	+0,0210	98	89
8 = Abschluß 1960	0,4470	0,6686	-0,1797	-0,0047	-0,2688	-0,0070	87	97
9 = Abschluß 1961	0,9677	0,9837	-0,1255	+0,0156	-0,1276	+0,0016	93	99
10 = Par. β 1961	0,0014	0,0374	+0,1900	+0,0018	+5,0802	+0,0481	(1)	75
11 = Par. B 1961	0,4658	0,6825	-0,2841	+0,0132	-0,4163	+0,0193	77	91
12 = Wachstum bis 1962	204,28	14,293	-10,8366	-0,2923	-0,7582	-0,0205	53	89
13 = Zuwachs 1961 und 1962	598,16	24,457	-5,7308	-0,1018	-0,2343	-0,0042	88	98
14 = Länge des Blattstiels	0,0153	0,1237	-0,0062	-0,0007	-0,0501	-0,0057	98	98
15 = Länge der Blattspreite	0,1629	0,4036	-0,0318	-0,0017	-0,0788	-0,0042	98	98
16 = Breite der Blattspreite	0,0465	0,2156	-0,0005	-0,0011	-0,0023	-0,0051	100	98

* Berechnet aus $i = R/hVA$ unter der Annahme $h = 1$; der %Satz gibt an, wieviel Individuen von einer Seite der Verteilung auszulesen sind, um das Populationsmittel in das einer um 1 Breitengrad entfernten zu verändern.

** Wie vor, Unterschied zwischen Herkunftsorten der Populationen in 100 m Höhenlage.

Merkmal, sondern mehrere Merkmale gleichzeitig betrachtet. Nimmt man an, daß die Merkmale unabhängig voneinander vererbt werden, und unterstellt die im Mittel für den Latitudinalklin bei *B. japonica* gefundenen Intensitäten, so erhält man folgende Verhältnisse:

Zahl der Merkmale	% auszulesender Individuen
1	85
5	44
10	20
15	9
20	4
25	2
30	1

Bei genetischen Korrelationen zwischen den Merkmalen sind die Ergebnisse natürlich anders. Gleichzeitige Auslese auf korrelierte Merkmale führt zu besonders raschem Auslesefortschritt (BELIAEV und RATNER 1961 u. a.).

An den obigen Zahlen kann man sich leicht zwei Sachverhalte klarmachen. Einmal zeigen sie, warum für den Taxonomen (s. Teil 1) nur Merkmalskombinationen für die Unterscheidung von „Ökotypen“ brauchbar sind, nicht aber die einzelnen Merkmale selbst, bei denen die Variation innerhalb der Unterpopulationen die zwischen den Unterpopulationen oft weit übertrifft. Zum anderen sieht man, daß man sich hinsichtlich der Bedeutung der natürlichen Auslese für die Differenzierung der Unterpopulationen ganz falsche Vorstellungen macht, wenn man nur ein einziges Merkmal in Rechnung stellt. Trotz geringfügiger Unterschiede in den einzelnen Merkmalen können die Unterschiede zwischen Unterpopulationen insgesamt groß sein. Es ist also etwas anderes, die Bedeutung der Auslese für die Mikroevolution im Zusammenhang mit einem einzigen oder mit der Gruppe aller adaptiven Merkmale zu untersuchen. Im letzteren Fall dürfte es außer Frage stehen, daß die Auslese, selbst bei relativ kleinen Milieunterschieden, mehr bedeutet als die anderen möglichen Ursachen für Unterschiede zwischen Unterpopulationen.

Für die Praxis der Herkunftsversuche ergibt sich hier, daß man, um die Verhältnisse in einem Herkunftsversuch hinreichend übersehen zu können, auch Informationen über die genetische Variation in den Unterpopulationen benötigt. Erst dann hat man die Möglichkeit, auch die Intensität der Auslese und damit einen der wesentlichsten Populationsparameter zu schätzen, wie vor allem MORLEY (1959) betont hat. Der gleiche Verfasser (MORLEY 1958, MORLEY und EVANS 1959) hat mit seinen Versuchen hervorragende Beispiele für genetisch-ökologische Untersuchungen in Pflanzenbeständen geliefert.

Den Sonderfall, Stabilitätstest für Polymorphismen, hat KIMURA (1956) behandelt. Er mag in manchen Fällen auch für die forstliche Genetik von Interesse sein.

Abschließend zum Problem des Messens oder auch nur Nachweisens der natürlichen Auslese sei noch auf gelegentlich in der forstlichen Literatur zu findende Äußerungen hierzu eingegangen. Man fand in Herkunftsversuchen, daß Nachkommenschaften von in anderem Milieu herangewachsenen Unterpopulationen etwa das gleiche Bild zeigten, wie die Originalher-

künfte. Daraus wurde der Schluß gezogen, daß die neuen Auslesebedingungen offenbar nicht in der Lage waren, die genetische Zusammensetzung der Herkunft zu verändern. Hiergegen ist einzuwenden, daß bei Anzucht der Pflanzen in der Baumschule, bei Ausschaltung der Konkurrenz und anderer, für den Erfolg der natürlichen Verjüngung maßgebender Komponenten der Umwelt natürlich auch die Möglichkeiten eingeschränkt werden, Auslese wirksam werden zu lassen. Schließlich sind (vgl. Abs. 36) in einer einzigen Generation auch Rekombinationen in nennenswertem Umfang noch nicht zu erwarten. Solche Versuche sind deshalb nicht geeignet, ein Bild von der Größenordnung der Effekte der natürlichen Auslese zu geben.

3.5. Nicht adaptive genetische Variation

Es besteht kein Zweifel daran, daß Auslese die Hauptursache für die genetische Differenzierung von Unterpopulationen ist und daß diese Differenzierung im allgemeinen adaptiven Charakter trägt, also den Anpassungswert der Population der Art im betreffenden Gebiet erhöht. Das besondere, auf Versuch und Irrtum basierende Verfahren jedoch, dessen sich die Population bedienen muß, um Informationen für den Aufbau ihrer optimalen Strategie zu gewinnen, sowie die z. T. durch ihr eigenes genetisches System vorgegebenen Regeln für dieses Spiel, die nur bis zu einem gewissen Grad modifiziert werden können, erlauben ihr andererseits keine perfekte Anpassung. Nicht jeder genetische Unterschied zwischen zwei Unterpopulationen muß also notwendig adaptiv sein. VAN VALEN (1960) hat die Hauptursachen für derartige, nicht adaptive genetische Variation und die am meisten überzeugenden Beispiele für eine solche Variation zusammengestellt. Es kann also auf seine Zusammenfassung verwiesen und die folgende Erörterung auf die für die forstliche Genetik wesentlichsten Punkte beschränkt werden.

In extremen Fällen kann es vorkommen, daß die Auslese selbst den Anpassungswert der Population (in irgendeiner der möglichen Definitionen) herabsetzt. CROSBY (1949) hat das wohl bekannteste Beispiel hierzu bei Pflanzen gegeben, in dem ein Genkomplex einen hohen Auslesewert besaß, der den Anpassungswert der Population als Ganzes herabsetzte. DUNN (1957) findet ein ähnliches Beispiel bei Mäusen. Ursache ist in solchen Fällen das Versagen des Versuch- und Irrtum-Verfahrens der natürlichen Auslese als Quelle der Information in einer Situation, in der hohe Eignungswerte der Individuen nicht mit hohen Anpassungswerten der Population korreliert sind.

Auch Änderungen der Umwelt können dazu führen, daß bisher adaptive Populationsmerkmale ihren Wert verlieren. Ursache hierfür ist wieder das Versagen der Auslese, die Informationen stets nur über die Vergangenheit liefern kann und dabei den Notwendigkeiten der Zukunft lediglich durch solche Maßnahmen wie Speicherung genetischer Variabilität, Auslese auf hohe phänotypische Flexibilität u. a. Rechnung tragen kann. Solche Veränderungen der Umweltspielen im Zusammenhang mit den Maßnahmen der modernen Forstwirtschaft oder der Entwicklung von Kulturlandschaften für unsere Baumarten sicherlich eine große Rolle. Die Anpassungswerte einer Popula-

tion an die ursprünglichen, natürlichen Gegebenheiten oder an die Betriebsformen der Forstwirtschaft und besonderen Bedingungen der Kulturlandschaft sind verschieden.

Seitens der Forstgenetik hat unter allen Möglichkeiten nichtadaptiver genetischer Variation der genetische Drift oder SEWALL-WRIGHT-Effekt am meisten Beachtung gefunden (J. W. WRIGHT 1952, WANG, PERRY und JOHNSON 1960 u. a.). Hierunter werden die Änderungen der Genfrequenzen verstanden, die in Populationen begrenzten Umfangs eintreten müssen, wenn die betreffenden Allele nicht oder nur wenig verschiedene Auslesewerte haben und wenn jede Generation aus einer zufallsmäßigen Stichprobe von Gameten der vorhergehenden entsteht. Drift kann in kleinen, insulären und folglich ganz oder teilweise isolierten Unterpopulationen eine Rolle spielen, oder auch als Folge der vorzugsweisen Paarung benachbarter Individuen in kontinuierlichen Beständen (WRIGHT 1946). In diesem Fall spricht man von Distanzisolierung. Daß Zufallsunterschiede in der Verteilung der Gene auf verschiedene Unterpopulationen oder räumlich innerhalb größerer Unterpopulationen der Baumarten bestehen können, dürfte außer Frage stehen (vgl. STERN 1961). Es ist jedoch im Einzelfall nicht leicht festzustellen, ob sie auf Drift im eigentlichen Sinn oder auf andere Zufälligkeiten bei der Reproduktion der Populationen zurückzuführen sind.

Für solche Zufälligkeiten finden sich auch bei den Waldbaumpopulationen viele Ansatzpunkte. Schon bei der Einwanderung der Art in ihr derzeitiges Areal können durch Entstehen kleiner, vor der eigentlichen Wanderungsfront gelegener, zunächst isolierter, dann sich ausbreitender Populationen großräumige Unterschiede zwischen Populationen entstehen (REINIG 1937, ähnlich MAYRS „Founder princip“). In solchen Fällen entscheidet der Genbestand einiger weniger Individuen für den künftigen, großen Populationen. Auch bei Verjüngung der Wälder, sowohl im Gleichgewichtswald wie nach Katastrophen, können zufällige Unterschiede zwischen Unterpopulationen entstehen, die nicht auf Drift im eigentlichen Sinn zurückzuführen sind (vgl. in diesem Zusammenhang auch EPLING, LEWIS und FRANCIS 1960).

Damit soll die Möglichkeit nicht in Frage gestellt werden, daß Drift bei den Baumarten eine Rolle spielen kann. EPLING und DOBZHANSKY (1942), LAMOTTE (1951, 1959) u. a. haben Beispiele mit anderen Objekten gegeben, die so überzeugend sind, daß man Drift als Ursache genetischer Unterschiede zwischen Unterpopulationen auch bei Bäumen nicht ausschließen möchte. Ein korrekter Nachweis oder eine korrekte Einschätzung seiner Effekte in Waldbaumpopulationen stößt jedoch auf Schwierigkeiten. Vor allem kann man den effektiven Umfang der Unterpopulationen oder, bei Distanzisolierung, der Nachbarschaften über längere Zeiten nicht zuverlässig bestimmen. Ergebnisse von Pollenflugversuchen zeigen nur eine Seite des Problems.

Im allgemeinen sind größere Effekte von Zufallsmäßigkeiten der Probenahme bei stark fluktuierender Populationsgröße von Generation zu Generation zu erwarten. Einmal wird bei Ausdehnung der Population die Intensität der Auslese vermindert, kommt es

also zu größeren Häufigkeiten auch von Genen mit geringeren Auslesewerten, andererseits können bei Verkleinerung des Populationsumfangs dann insuläre Unterpopulationen mit differierenden Genfrequenzen zurückbleiben. Unter sonst vergleichbaren Arten sollte deshalb die mit der mehr unregelmäßigen Reproduktionsweise größere Differenzierung als Folge von Zufälligkeiten aufweisen. Bei unseren beiden Birkenarten ist dies *B. japonica*. Wie die europäische *B. verrucosa* stellt sie sich auf Kahlflächen rasch und mit größeren Populationen ein, ist aber am Klimaxwald meist nur mit kleinen Gruppen beteiligt. Uns ist ein Fall bekannt, in dem ein ganzer Bestand von *B. verrucosa* aus Samen eines einzigen, in der Nachbarschaft einer Kahlfläche stehenden Baumes entstand. Solche extremen Fluktuationen der Populationsgröße sollten günstigste Voraussetzungen für Differenzierung als Folge von Zufälligkeiten bieten.

Vergleicht man in den Tabellen 8 und 9 die Intraklass-Korrelationen für „zwischen Unterpopulationen gleichen Wuchsgebiets“, so findet man bei *B. japonica* rund 31, bei *B. maximowicziana* im Mittel aber nur rund 9% der genetischen Varianz der Versuche in dieser Komponente wieder. Sie ist also, wie erwartet, sehr viel größer bei der opportunistischen Art *B. japonica*.

Nimmt man an, daß die Unterschiede zwischen den Unterpopulationen gleichen Gebiets durch Drift entstanden sind oder daß die Zufälligkeiten der Probenahme im Mittel wie Drift gewirkt haben, so kann man die Unterpopulationen eines jeden Gebiets auffassen als eine Gruppe aus der gleichen zufallspaarenden Population abgeleiteter „Inzuchtlinien“. Unter den weiteren Voraussetzungen, daß innerhalb jeder Unterpopulation Zufallspaarung vorherrscht und daß die genetischen Varianzen ganz oder doch zum weit überwiegenden Teil vom additiv-genetischen Typ sind, kann man unter Verwendung einer von WRIGHT (1921) angegebenen Beziehung auch den mittleren Inzuchtgrad der Unterpopulationen schätzen und als Maß für die Effekte der Zufälligkeiten auf die Differenzierung der Unterpopulationen verwenden. Bei Zutreffen der genannten Voraussetzungen ist der Erwartungswert für die Varianzkomponente aus Unterschieden zwischen Unterpopulationen gleichen Gebiets $2VF_A$ und der für die Varianz innerhalb der Unterpopulationen $(1-F)V_A$. F steht hier für WRIGHTS Inzuchtkoeffizient, V_A für die additiv-genetische Varianz. In Tabelle 13 sind die so geschätzten Inzuchtgrade der Unterpopulationen beider Birkenarten zusammengestellt. Sie betragen im Mittel 10,2% bei *B. japonica* und nur 3,5% bei *B. maximowicziana* und halten sich dabei in dem Rahmen, der bereits aus den Verhältnissen der Intraklass-Korrelationen abgesteckt war. Die aus dem generellen Modell (Tab. 10, 11) zu fordernden Verhältnisse für den Vergleich von Unkraut- und Gleichgewichtsart sind also auch hier gegeben.

Bei diesem Vergleich ist leider nicht ganz klar, wieviel von der Variation zwischen Unterpopulationen des gleichen Gebiets durch Auslese und wieviel tatsächlich durch Zufälligkeiten der Probenahme erklärt ist. Bei gleicher Empfindlichkeit gegen Auslese sollte nämlich für *B. japonica* auch eine breitere Variation der Unterpopulationen erwartet werden, weil diese Art im gleichen Gebiet ein breiteres Spek-

trum von Umwelten besiedelt. Trotz guter Übereinstimmung mit der Erwartung ist also der obige Vergleich nicht ganz einwandfrei. Es ist aber in anderen, hiernicht aufgeführten Versuchen festgestellt worden, daß *B. japonica* die für eine Unkrautart zu fordernde höhere phänotypische Flexibilität besitzt, die zu geringerer Empfindlichkeit gegen Auslese führen sollte. Deshalb ist die Interpretation der Resultate, wie vorstehend gegeben, sicher nicht ganz falsch.

Die Folgen auch der nicht adaptiven genetischen Variation für die Population als Ganzes, d.h. für ihre evolutionäre Strategie, hat WRIGHT (1931) untersucht. Er kommt zu dem Schluß, daß die Aufteilung einer Population in Unterpopulationen dieser die idealen Voraussetzungen für weiteren evolutionären Fortschritt bietet. KIMURA, MARUYAMA und CROW (1963) aber stellen demgegenüber fest, daß unter diesen Umständen jede Unterpopulation einen hohen Preis hierfür zu zahlen hat, wenn die Aufteilung zu weit getrieben wird. In diesem Fall wird als Folge von Drift in den Unterpopulationen eine Anhäufung von Genen mit kleinen, abträglichen Effekten erwartet, die in größeren Populationen durch Auslese eliminiert werden würden. Ein Versuch von NILSSON (1958) mit Kreuzungen von Bäumen innerhalb und zwischen Unterpopulationen der Fichte aus gleichem Gebiet deutet auf Verhältnisse, wie sie hier vermutet werden. CROW und KIMURA (1956) haben auch ein theoretisches Modell für das Zustandekommen nicht adaptiver Variation als Folge von Auslese gegeben.

3.6. Kopplung

Bereits 1930 hat FISHER in seinem Buch, in dem er die Überlegungen DARWINS mit den damals neuen Erkenntnissen der Mendelgenetik in Übereinstimmung zu bringen versuchte, festgestellt, daß Auslese auch in Richtung auf Herstellung bestimmter Kopplungsverhältnisse wirken sollte. DARLINGTON (1939) hat sich dann in seiner bekannten Untersuchung der Entstehung und evolutionären Bedeutung verschiedener Typen genetischer Systeme eingehender mit den Möglichkeiten beschäftigt, die sie für Kopplung und Rekombination eröffnen. MATHER (1943) schließlich hat das gleiche Problem vor dem Hintergrund seiner Polygentheorie zunächst rein theoretisch untersucht. Seither ist ein umfassendes Beweismaterial zusammengetragen worden, das die Richtigkeit dieser Überlegungen, zugleich aber auch die Komplexität der mit der Rolle der Kopplung in der Populationsgenetik zusammenhängenden Fragen zeigt. BODMER und PARSONS (1962) haben dieses Material gesichtet und kritisch geprüft. Die seither erschienene Literatur hierzu hat keine für uns wichtigen neuen Gesichtspunkte gebracht.

Modelle für die Berücksichtigung der Kopplung in Versuchen der quantitativen Genetik haben SCHNELL (1961) u. a. entwickelt. Weiter sind eine Reihe von Modellpopulationen mit verschiedenen Populationsparametern einschließlich Kopplung mit Hilfe elek-

Tabelle 13. Inzuchtkoeffizienten *F* und additiv-genetische Varianzen *VA*, geschätzt aus der Varianz zwischen Unterpopulationen und zwischen Familien.

	<i>F</i>		<i>VA</i>	
	Bi 24	Bi 23	Bi 23	Bi 24
Austrieb 1961	0,0844	0,0150	0,9602	0,9494
Austrieb 1962	0,1202	0,0268	0,7274	0,1305
Abschluß 1960	0,1215	0,0506	0,6438	0,4470
Abschluß 1961	0,1248	0,0100	0,8915	0,9677
Rostbefall 12. 9. 1960	0,1024	—	0,0869	—
Rostbefall 29. 9. 1960	0,1030	—	0,0602	—
Rostbefall 24. 8. 1961	0,1745	—	0,1318	—
Blattbrand 1960	0,0293	—	0,1261	—
Par. β 1961	0,0294	0,1428(!)	0,0017	0,0014
Par. B 1961	0,0524	0,0228	0,6619	0,4658
Zuwachs 1961 und 1962	0,1542	0,0497	407,998	204,28
Wachstum bis 1962	0,1424	0,0346	1107,06	598,16
Länge des Blattstiels	0,1071	0,0192	0,0112	0,0153
Länge der Blattspreite	—	0,0018	—	0,1629
Breite der Blattspreite	0,0787	0,0064	0,0534	0,0465

tronischer Rechenggeräte simuliert worden (FRASER 1957, COMSTOCK und BAKER, 1962, u. a.). Dabei stellte sich heraus, daß die Effekte von Auslese und Drift ganz erheblich durch Kopplung modifiziert werden können. COMSTOCK und BAKER kommen deshalb zu dem Schluß, daß die Bedeutung der Kopplung für dieses Gebiet in der Vergangenheit unterschätzt worden sei. Auch BODMER und PARSONS (1962) heben dies hervor, doch dürfte ihre Anregung, in Ausleseprogrammen mehr als bisher die aus Rekombination frei werdende genetische Variation zu berücksichtigen, bei Forstpflanzen und vielleicht auch bei einjährigen Arten aus wirtschaftlichen Gründen kaum zu berücksichtigen sein.

Für die Forstpflanzenzüchtung sind wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Kopplung die aus der Subdivision der Waldbaumpopulation entstehenden Probleme am wichtigsten. Die Unterpopulationen einer Baumart in verschiedenen Teilen ihres Verbreitungsgebiets waren meist über hinreichend lange Generationsfolgen den besonderen Auslesebedingungen verschiedener Umwelten unterworfen, um verschiedene Kopplungssysteme aufbauen zu können, wie CLAUSEN, KECK und HIESEY (1958) dies für ihre „Ökotypen“ nachgewiesen haben. Betrachtet man die genetische Variation einer Baumart aus diesem Gesichtswinkel, so kommt man zu dem Schluß, daß die Kopplungsverhältnisse als wesentlicher Bestandteil des genetischen Variationsmusters der Art aufgefaßt werden müssen. Sie müssen dann eine gewisse Bedeutung auch für die Planung von Züchtungsprogrammen haben, die mit Material aus mehreren Unterpopulationen begonnen wurden, da sie Merkmalskorrelationen verursachen können, die für den Fortschritt der Auslese entscheidend sind.

Die erste Frage, die seitens der Forstpflanzenzüchtung hier zu stellen wäre, ist die nach der Kopplung von Genen, die an der genetischen Variation des gleichen oder an der genetischen Kovariation verschiedener adaptiver Merkmale beteiligt sind. Bei nicht adaptiven Merkmalen wird man in der Regel Kopplungsgleichgewichte annehmen können, bei adaptiven Merkmalen sollten besondere Gleichgewichtszustände erwartet werden. Auslese muß natürlich in erster Linie in den Kopplungsgruppen zu Genkombinationen führen, in denen jedes Gen für sich oder in der betreffenden Kombination den Trägern des Chromosoms höhere Eignung verschafft.

Bei gerichteter Auslese auf eines oder mehrere Merkmale wird dies die Begünstigung extremer Phänotypen zur Folge haben. Bei stabilisierender Auslese hingegen sollten Kopplungsverhältnisse entstehen, die unter den Bedingungen des Paarungssystems die Entstehung von Gameten begünstigen, welche mit großer Wahrscheinlichkeit zur Ausbildung intermediärer Phänotypen in den Nachkommenschaften Anlaß geben. Bei disruptiver Auslese, bei der beide Extreme höhere Eignungswerte haben als die Intermediären, sollte das Gegenteil erwartet werden, Polymorphismen etwa, wie THODAY und BOAM (1959) sie in ihren Versuchen gefunden haben. Bei gleichzeitiger disruptiver Auslese auf mehrere Merkmale können auf diese Weise komplizierte Polymorphismen entstehen. Daß das Paarungssystem hierbei eine entscheidende Rolle spielt, bedarf keiner Erklärung.

Vor allem DARLINGTON (1939) hat die Möglichkeiten untersucht, die verschiedene genetische Systeme für die Einschränkung der freien genetischen Variation durch Kopplung bieten oder, umgekehrt, Variation durch Rekombination frei zu machen. Letzteres ist entscheidend für die genetische Flexibilität einer Population, d. i. ihr Vermögen, sich unter dem Einfluß von Auslese mehr oder weniger rasch an ein neues Milieu oder an Milieuschwankungen anzupassen. Es war deshalb zu vermuten und ist inzwischen durch viele Versuche bewiesen worden, daß auch die Rekombinationsfrequenzen und damit die Befähigung der Population zur Herstellung von Kopplungsverhältnissen, Aufrechterhaltung oder Auflösung derselben, durch Auslese verändert werden können. Die Effektivität der Strategie einer Population wird hierdurch maßgebend mitbestimmt.

GRANT (1958) hat unter besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse bei den höheren Pflanzen vor dem Hintergrund der verschiedenen ökologischen Situationen und genetischen Systeme die Möglichkeiten untersucht, die hier denkbar sind. Er kommt zu dem Schluß, daß die oft hohen Chromosomenzahlen (= Zahl von Kopplungsgruppen) bei den Baumarten und anderen langlebigen Gewächsen, deren obligate Fremdbefruchtung erforderndes Paarungssystem (vgl. hierzu BAKER 1959 und DOBZHANSKY 1950 für die Ursachen der von dieser Regel abweichenden Verhältnisse in tropischen Regenwäldern) sowie die Seltenheit des Vorkommens von Translokationen und Inversionen den Erfordernissen an eine optimale Strategie solcher Arten am besten gerecht werden. Hohe Chromosomenzahlen und Seltenheit von crossover einschränkenden Chromosomenstrukturen bedeuten natürlich hohe und freie genetische Variabilität in jeder Generation. Die auf Umkombination der Chromosomen in jeder Generation zielende obligate Fremdbefruchtung hat das gleiche Ziel. Andererseits muß hieraus für Populationen der Baumarten die Notwendigkeit resultieren, die in jeder Generation frei vorhandene genetische Variation immer wieder durch stabilisierende Auslese um die Optimumwerte der Merkmale zusammenzuhalten (vgl. Abs. 34). Wir haben gesehen, daß es populationsgenetische Situationen gibt, in denen stabilisierende Auslese dieser Art der Population genügend und in jeder Generation verfügbare genetische Variation beläßt, um sich an besondere Verhältnisse rasch anpassen zu können.

Für den Forstpflanzenzüchter ist es zunächst erfreulich, mit einem Material arbeiten zu können, das eine breite und vor allem auch freie genetische Variabilität anbietet. Die begründete Vermutung, daß bei den Baumarten aber andererseits weniger latente genetische Variabilität vorhanden ist, als man sie von anderen Objekten kennt, sollte für ihn Anlaß sein, mit einem von Anfang an möglichst breiten Ausgangsmaterial zu arbeiten, um den künftigen Fortschritt der Auslese nicht zu gefährden.

Im Zusammenhang mit den Problemen der Forstpflanzenzüchtung interessiert nun die Frage, wie die Kopplungsrelationen entlang eines Klins oder bei ökotypischem Variationsmuster aussehen werden. Bei klinaler Variation haben wir es, wie bereits festgestellt, mit einer Kombination von stabilisierender Auslese in den Unterpopulationen, mit disruptiver Auslese über die ganze Population und teilweise gerichteter Auslese an den Extremen zu tun. Die Ausleseoptima der Unterpopulationen für die betroffenen Merkmale sollten dabei die Gradienten der Umwelt widerspiegeln. Genaustausch findet vor allem zwischen benachbarten Unterpopulationen statt, deren Optima bei klinaler Variation nur wenig verschieden sind. Ein Pollenkorn etwa, das die für seine eigene Unterpopulation günstigsten Genkombinationen der einzelnen Kopplungsgruppen trägt, wird in einer benachbarten Unterpopulation einen Nachkommen ergeben, der in allen Merkmalen etwas vom Optimum dieser Unterpopulation abweicht und deshalb geringere Eignung hat. Kopplung trägt hier also mit zur Isolierung der Unterpopulation bei in einem Ausmaß, das wir bisher nicht kennen, das aber sicher nicht unbedeutend sein kann, wenn sich in künftigen Versuchen herausstellen sollte, daß bei den Baumarten auch „Kopplungskline“ die Regel sind. Bei ökotypischem Variationsmuster hingegen, d. h. bei einem Variationsmuster ohne Trends der Ausleseoptima, wird ein Pollenkorn in der benachbarten Unterpopulation, deren Optimum eine andere Merkmalskombination erfordert, einen Nachkommen hervorbringen, der in einigen Merkmalen gute, in anderen weniger gute Voraussetzungen für einen hohen Eignungswert besitzt. Die Verhältnisse sind dann weit weniger übersichtlich und regelmäßig.

STEBBINS (1958) hat darauf hingewiesen, daß in Populationen, die über eine heterogene Umwelt vorkommen und die größeren Fluktuationen der Populationsgröße ausgesetzt sind, höhere Anpassungswerte der Unterpopulationen bei herabgesetzter Rekombinationshäufigkeit erreicht werden. Das dürfte jedoch kaum für die „opportunistischen“ unter den Baumarten gelten, bei denen die Umwelt vor allem auch in der Zeit heterogen ist. Hier gilt es, den von Generation zu Generation wechselnden Umwelten Rechnung zu tragen. Von der genetischen Seite her kann das wohl am besten durch hohe und freie genetische Variation und damit höchstmögliche genetische Flexibilität erreicht werden. Bei den mehr spezialisierten Gleichgewichtsarten hingegen sollten die auch von STEBBINS (1958) als Merkmal für Spezialisierung angesehenen Kopplungskorrelationen der adaptiven Merkmale eine größere Rolle spielen, zumal wir gesehen haben, daß klinale Variation in die gleiche Richtung drängt und mehr spezialisierte Arten

Tabelle 14. *Bi 23, Kovarianzanalyse, Austrieb = x, Abschluß = y.*

Unterp.	FG	SQ _{Aus}	SP	SQ _{Ab}	b	FG	Σd_y^2	MS
1	5	0,9425	+0,1275	0,8351	+0,1339	4	0,8179	
2	5	0,3117	-0,0795	0,3443	-0,2551	4	0,3240	
3	5	0,1523	-0,1258	0,6491	-0,8260	4	0,7221	
4	5	0,5965	+0,3123	1,4675	+0,5236	4	1,3040	
5	5	0,8121	-0,1111	0,3129	-0,1368	4	0,2977	
6	5	0,0663	+0,1186	1,2869	+1,7888	4	1,5766	
7	5	0,5536	-0,3416	2,7699	-0,6171	4	2,5591	
8	5	1,5527	-0,9652	1,6485	-0,6216	4	1,0485	
9	5	0,3909	-0,0241	0,0659	-0,0617	4	0,0644	
10	5	0,9113	-0,1538	1,6667	-0,1688	4	1,6407	
11	5	1,3023	-0,4974	0,6141	-0,3819	4	0,4241	
12	5	2,0755	+0,1170	1,1669	+0,0564	4	1,1603	
13	5	0,2199	-0,0617	0,4245	-0,2806	4	0,4072	
14	5	0,8265	+0,1361	0,9731	+0,1647	4	0,9507	
15	5	3,0203	-0,0704	0,4267	-0,2220	4	0,2779	
Innerhalb						60	13,5752	0,2263
Regr. Koeff.						14	0,7183	0,0513
Gemeinsam	75	13,7344	-2,2191	14,6521	-0,1616	74	14,2935	0,1932
Ber. Mittel						14	113,4092	8,1007xxx
Gesamt	89	79,1141	-0,1528	127,7030		88	127,7027	
Effekt der mittleren Regression auf Abschluß							MQ	
Innerhalb der Gruppen unkorrigiert							75	14,6521
Reduktion durch Regression							1	0,3586
Innerhalb der Gruppen nach Reduktion							74	14,2935

0,3586 nicht sign.
0,1932

Tabelle 15. *Bi 24, Kovarianzanalyse, Austrieb = x, Abschluß = y.*

Unterp.	FG	SQ _{Aus}	SP	SQ _{Ab}	b	FG	Σd_y^2	MS
1	5	0,7787	0,9520	1,9322	1,2226	4	0,7683	
2	5	0,5402	0,4691	0,6392	0,8684	4	0,4610	
3	5	0,9671	0,8394	1,2675	0,8680	4	0,5389	
4	5	0,7118	0,8295	1,5191	1,1654	4	0,5524	
5	5	0,6291	0,1569	0,2686	0,2494	4	0,2295	
6	5	0,4694	0,5713	0,8557	1,2171	4	0,1606	
7	5	0,1462	0,1181	0,3101	0,8078	4	0,2147	
8	5	0,6848	0,5737	0,5047	0,8378	4	0,0241	
9	5	0,8837	0,3912	0,5003	0,4427	4	0,2695	
10	5	0,5798	0,5624	0,8747	0,9700	4	0,4245	
11	5	0,5767	0,3215	0,2873	0,5575	4	0,1081	
12	5	0,5631	0,3023	0,5655	0,5368	4	0,4032	
Innerhalb						48	4,1548	0,08655
Regr. Koeff.						11	0,4493	0,04084
Gemeinsam	60	7,5306	6,0874	9,5249	0,8084	59	4,6041	0,07803
Ber. Mittel						11	1,9775	0,1798xx
Gesamt	71	66,5154	67,9104	75,9163		70	6,5816	
Effekt der mittleren Regression auf Abschluß							MQ	
Innerhalb der Gruppen unkorrigiert							60	9,5249
Reduktion durch Regression							1	4,9208
Innerhalb der Gruppen nach Korrektur							59	4,6041

bessere Voraussetzungen für enge Anpassung an Kline bieten.

In den Tabellen 14 und 15 sind die Ergebnisse einer Kovarianzanalyse zusammengestellt, die das Ziel hatte zu untersuchen, ob zwischen zwei adaptiven Merkmalen, Wachstumsbeginn im Frühjahr und Wachstumsabschluß im Herbst, zwischen und innerhalb der Unterpopulationen genetische Korrelationen bestehen. Es wird angenommen, daß Pleiotropie hier keine Rolle spielt und daß demzufolge etwa gefundene genetische Korrelationen auf Kopplung zurückzuführen sind. Hier interessieren natürlich vor allem die genetischen Korrelationen innerhalb der Unterpopulationen, weil die zwischen Unterpopulationen vorliegenden natürlich allein aus parallelen Kline erklärt sein können. Daß solche Kline bestehen, hatten wir schon aus den Korrelationen zwischen den Merkmalen und zu den ökologischen

Variablen ersehen. Es zeigt sich nun, daß bei *B. maximowicziana* auch innerhalb der Unterpopulationen eine signifikante Korrelation der beiden Merkmale besteht. Aber nach Abzug der durch die Totalregression erklärten Varianz finden sich immer noch signifikante Unterschiede zwischen den Mitteln der Unterpopulationen, so daß mit nicht ganz einheitlichen Verhältnissen zu rechnen ist, d. h. mit Abweichungen einzelner Unterpopulationen von der mittleren Situation. Wo die Gründe hierfür zu suchen sind, können wir nur vermuten.

Bei *B. japonica* kann keine signifikante genetische Korrelation innerhalb der Unterpopulationen nachgewiesen werden. Hier ist in dem für Tab. 14 ausgewählten Material (Unterpopulationen mit je 6 Familien) auch die Totalkorrelation nicht signifikant. Das liegt daran, daß dieses Material nur einen kleineren Teil des Verbreitungsgebiets deckt als das für

die einfachen Korrelationskoeffizienten verwendete, was jedoch nicht Fehlen von Signifikanz auch der Korrelationen in den Unterpopulationen zur Folge haben dürfte.

Man darf wohl annehmen, daß die hier sich abzeichnenden Unterschiede zwischen den beiden Arten die Folge der verschiedenen Reproduktionsweisen sind. Bei der Unkrautart *B. japonica* wechseln die Bedingungen der Auslese von Generation zu Generation, während sie bei *B. maximowicziana* mehr konstant sein dürften. Kopplungskorrelationen können sich deshalb bei der letzteren — ceteris paribus — eher einstellen. Beide Arten haben gleiche Chromosomenzahlen.

Wie z. B. CAIN und SHEPPARD (1954) gezeigt haben (weitere Beispiele und Diskussionen bei BODMER und PARSONS 1962), können auch die Rekombinationshäufigkeiten in verschiedenen Unterpopulationen differieren. Eine besondere Stellung dürften hier wieder die Randpopulationen einnehmen, bei denen entweder eine besonders hohe genetische Flexibilität gefordert wird, wenn extreme Fluktuationen des Milieus das Vorkommen der Art begrenzen, oder umgekehrt Spezialisierung. Hochlagenherkünfte oder hochnordische Herkünfte dürften deshalb auch in jeder Hinsicht besondere Situationen bieten (andere „Randlagen“ kommen in Europa kaum vor).

Schließlich ist darauf hinzuweisen, daß Kopplung beim Zustandekommen des integrierten Gene pools einer Population eine Rolle spielt (MATHER 1943) und daß demzufolge der Prozeß der Koadaptation nur bei Berücksichtigung der Kopplungsverhältnisse richtig verstanden werden kann. Dabei spielen natürlich auch Kopplungskorrelationen zwischen verschiedenen Merkmalen mit. Hierauf war im Abs. 33 bereits hingewiesen worden.

Diese wenigen für Planung, Anlage und Auswertung von Herkunfts- und Ausleseversuchen mit Forstpflanzen interessierenden Fakten zur Bedeutung der Kopplung für natürliche Populationen der Baumarten mögen hier genügen. Bezüglich eingehender Darstellung wird nochmals auf die Literatur verwiesen. Leider gibt es auch hierzu nur wenige Ergebnisse von Versuchen mit Waldbäumen, was um so bedauerlicher ist, als gerade diese Probleme sehr komplex und nicht einfach zu übersehen sind. Ein Beispiel dafür, wie vorsichtig man bei der Interpretation von Versuchsergebnissen oder bei der Extrapolation von mit anderem Material erarbeiteten Ergebnissen auf ein in dieser Beziehung unbekanntes Material gerade hier sein muß, geben etwa die Experimente von REES und AHMAD (1963), die in ihrem Material eine Umkehr der Hauptregeln über den adaptiven Wert der Chiasmahäufigkeiten fanden, wenn bestimmte Komponenten der Umwelt geändert wurden.

4. Kombinierte Auslese zwischen und innerhalb verschiedener Unterpopulationen

Als Hauptziel des Einsatzes von Modellen aus Populationsgenetik und quantitativer Genetik in der Forstpflanzenzüchtung war eingangs die Notwendigkeit genannt worden, für die Planung der langfristigen und kostspieligen Versuche der Forstpflanzenzüchtung nützliche Informationen zu gewinnen, in besonderen Fällen auch für die Planung bestimmter Maßnahmen der Forstwirtschaft. Auf einige Schluß-

folgerungen für die Forstpflanzenzüchtung war bereits im vorhergehenden Kapitel verwiesen worden. In diesem und den beiden nächsten Abschnitten soll versucht werden, wenigstens in kurzen Zügen, weitere Folgerungen für die praktische Arbeit der Forstpflanzenzüchtung zu ziehen.

Die wichtigsten Informationen, die man bei kombinierter Auslese in und zwischen Unterpopulationen benötigt und aus auf Grundlage der quantitativen Genetik geplanten Versuchen erhalten kann, sind:

Schätzungen der genetischen Varianzen, mit denen bei gleichzeitiger Auslese in und zwischen Unterpopulationen gerechnet werden kann (für Auslese im wesentlichen in einer Unterpopulation vgl. STERN 1960, 1963),

Schätzungen von Grad und Art der genetischen Korrelationen zwischen den Auslesemerkmalen selbst und zu anderen, den Erfolg der Auslese mitbestimmenden Merkmalen,

Informationen über die „Strategie“ der Baumart und damit ihrer vermutlichen Reaktion auf Auslese,

Schätzungen des Grades der Koadaptation und damit der Konsequenzen von Kreuzungen zwischen Populationen für Züchtungsprogramme und praktische Forstwirtschaft.

Diese Informationen gehen zwar weit über das hinaus, was man mit der konventionellen genökologischen Näherung zu erreichen versuchte. Aber es wäre falsch, in Versuchen, die auch die neueren Ergebnisse populationsgenetischer Forschung berücksichtigen, etwas anderes zu sehen als eine geradlinige Fortsetzung der bisherigen Forschungsrichtung. Der Hauptunterschied besteht darin, daß man den Schwerpunkt jetzt mehr auf den genetischen Aspekt des Problems verlegen kann, weil inzwischen die Möglichkeiten hierfür erarbeitet worden sind. Aber auch die Einsicht in die Notwendigkeit, dies zu tun, war sowohl bei Genökologen wie bei experimentell arbeitenden Taxonomen seit langem vorhanden. Was fehlte, waren lediglich geeignete, d. h. den Besonderheiten der Probleme angepaßte und hinreichend einfache Versuchstechniken und Modelle. Schon CLAUSEN, KECK und HIESEY (1940 und später) haben ihre der Genökologie und der experimentellen Taxonomie gewidmeten Versuche durch einfache Kreuzungsexperimente ergänzt und viele ihrer wertvollsten Beiträge gerade diesem Verfahren zu verdanken.

Eine eingehende Diskussion der Ziele und Wege populationsgenetischer Untersuchungen in natürlichen Pflanzenpopulationen und Pflanzenbeständen allgemein findet man bei MORLEY (1959). Die schon früher erwähnten Versuche des gleichen Verfassers z. B. (MORLEY 1958, MORLEY und EVANS 1959) zeigen auch, welcher Art die Ergebnisse sind, die man aus Versuchen erwarten kann, die gleichzeitig Schätzungen der genetischen Variation zwischen und in Unterpopulationen liefern. Die Erweiterung des Bildes der Population um Beschreibungen von Ausmaß und Art der genetischen Varianz in den Unterpopulationen, Intensität und Art der natürlichen Auslese, Kopplungsverhältnisse, allgemein um eine Beschreibung der genetischen Prozesse, die neben dem Variationsmuster der Umwelt für das genetische Varia-

tionsmuster der Art verantwortlich sind, hat nicht nur theoretischen oder akademischen Wert. Sie ist der wesentlichste Beitrag der Populationsgenetik auch für die Herkunftsforschung und die Forstpflanzenzüchtung allgemein. Die Herkunftsforschung wird damit Grundlage und Bestandteil jedes auf Auslese basierenden Züchtungsverfahrens bei Forstpflanzen, kann aber andererseits nicht länger isoliert betrieben werden.

Das Problem der gleichzeitigen Auslese in mehreren Unterpopulationen, die also für die Forstpflanzenzüchtung der Normalfall ist, wurde erst in neuester Zeit und auch nur für Sonderfälle untersucht. GRIFFING (1962) hat die Möglichkeiten für die Voraussage des Erfolgs der Auslese bei gleichzeitiger Auslese in zwei zufallspaarenden Populationen untersucht für den Fall, daß auf allgemeine Kombinations-eignung ausgelesen wird. Dies ist auch das Ziel der Auslese von Bäumen für die Samenplantagen der forstlichen Auslesezüchtung, da solche Plantagen in der Regel aus vielen Klonen zusammengestellt werden und infolgedessen nur die allgemeine Kombinations-eignung genutzt werden kann. Eine Möglichkeit zur Berichtigung der Heritabilität in Fällen, in denen in mehreren Unterpopulationen gleichzeitig ausgelesen wird, wurde bei STERN (1961, 1963) angegeben. Die Zuverlässigkeit des Verfahrens ist jedoch vom Zutreffen einer Reihe von Voraussetzungen abhängig, über deren Richtigkeit wir noch nicht hinreichend informiert sind. Hierfür sind weitere Versuche nötig, die vor allem auch über die F_1 hinausgeführt werden müssen. Interessante Erörterungen von Populationsstrukturen, die bei den Waldbäumen wahrscheinlich sind, findet man bei WRIGHT (1952).

Es ist nicht ganz einfach festzustellen, inwieweit heute schon in der Forstpflanzenzüchtung von den Möglichkeiten Gebrauch gemacht wird, Methoden und Erkenntnisse der Populationsgenetik für die Züchtungsplanung einzusetzen. Von den sich häufenden Angaben über Heritabilitätsschätzungen, bei denen meist sehr enge Voraussetzungen über die betreffenden Populationen gemacht wurden, sei hier abgesehen. Wir stehen ganz am Anfang einer neuen Entwicklung, und Versuche mit Forstpflanzen brauchen zudem ihre Zeit. Immerhin findet man auch in der Literatur der Forstgenetik Hinweise darauf, daß an einzelnen Instituten und mit mehreren Baumarten Versuchsprogramme hierzu eingeleitet worden sind. Das „Industrieprogramm“ der Universität von Nord Karolina zum Beispiel sieht eine Reihe von einschlägigen Untersuchungen mit mehreren Baumarten vor (ZOBEL 1960 u. a.). LIBBY (1961) hat ein Versuchsprogramm mit *Pinus radiata* entwickelt, das dazu bestimmt ist, die für Züchtungsarbeiten mit dieser für die Forstwirtschaft in vielen Ländern wichtigen Baumart wichtigsten Populationseigenschaften zu schätzen. Der gleiche Autor (LIBBY 1962, LIBBY und JUND 1962) hat auch versucht, die Möglichkeiten für den Einsatz von Klonen für solche Untersuchungen zu klären, die bei Versuchen mit Forstpflanzen wesentliche Vereinfachungen der Versuchsanordnungen zulassen würden (vgl. LIBBY 1961). BANNISTER (1963) hat ein ähnliches Programm mit der gleichen Baumart eingeleitet. Daneben gibt es eine Reihe von Veröffentlichungen über laufende oder geplante Versuche, die jeweils der Klärung isolierter Fragen

dienen und auf die hier nicht eingegangen werden kann.

Man darf wohl erwarten, daß wir in 10 oder 15 Jahren mehr über Möglichkeiten und Ergebnisse des Einsatzes von Verfahren aus der Populationsgenetik in der Forstpflanzenzüchtung wissen und daß wir bis dahin auch über Methoden und Modelle verfügen, die den besonderen Voraussetzungen und Problemen der Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung besser angepaßt sind als die bisherigen.

5. Versuche mit Herkunftshybriden

Das in den vorhergehenden Abschnitten abgeleitete Modell einer natürlichen Waldbaumpopulation bietet eine gewisse Grundlage auch für die Präzisierung der Fragestellung von Versuchen mit Herkunftshybriden. Derartige Versuche sind zwar in der Vergangenheit nicht allzu häufig angestellt worden (DENGLER 1942, NILSSON 1958 für Beispiele), aber sie werden in der Zukunft sicherlich mehr Interesse finden, da an vielen Züchtungsstationen und Instituten geeignetes Ausgangsmaterial heranwächst.

Solche Versuche können das Ziel haben, die Ausichten einer planmäßigen Hybridzüchtung zu prüfen, welche die unter bestimmten Umständen zu erwartenden Heterosiserscheinungen bei Kreuzung zwischen verschiedenen Herkunftsfür eine Art nutzen soll. Es kann sich aber auch darum handeln, bestimmte Eigenschaften zu kombinieren, die in der Natur bei verschiedenen Herkunftsfür angetroffen werden. Schließlich interessiert den Forstpflanzenzüchter das Ergebnis der Kreuzung zwischen Unterpopulationen aus dem gleichen Wuchsgebiet im Zusammenhang mit auf Massen- oder Individualauslese basierenden Züchtungsprogrammen, für die „Plus-bäume“ über ein ganzes Herkunftsgebiet ausgewählt werden. Auch die praktische Forstwirtschaft hat ein gewisses Interesse an diesen Versuchen, weil die unter den Bedingungen der modernen Forstwirtschaft entstehenden Bestände oft Herkunftsgemische darstellen oder bereits als Nachkommen von Beständen entstanden sind, in denen mehrere Herkunftsfür gemischt waren.

Ernsthafte Folgen für die praktische Forstwirtschaft, um diese Frage vorwegzunehmen, ergeben sich natürlich nur dann, wenn die erste oder zweite Generation nach Herkunftskreuzung verminderte Leistung zeigt. Versuche hierzu sollten also das Ziel haben, den Grad der Integration des Gene pools von Populationen aus verschiedenen Herkunftsgebieten festzustellen sowie die Verträglichkeit der in den verschiedenen Gebieten entstandenen Genkomplexe. Diese Frage dürfte im wesentlichen identisch sein mit der Frage nach Ausmaß und Art der in Populationen aus Herkunftskreuzung auftretenden epistatischen Varianzen. Sie interessiert auch im Zusammenhang mit den Arbeiten der Forstpflanzenzüchtung, so daß sie in deren mehr generellen Versuchen mit geklärt werden kann. Die Verhältnisse können dabei bei den einzelnen Arten ganz verschieden sein, wie viele Versuche der Populationsgenetik und Züchtungsforschung beweisen. Nach Kreuzung verschiedener Lokalrassen bestimmter *Drosophila*-Arten findet man in der Regel eine erhebliche Minderung der Vitalität in der F_2 (vor allem Versuche von DOBZHANSKY und Mitarbeitern), was auf einen hohen

Grad an Koadaptation hinweist. Beim Mais andererseits erhielt man das gegenteilige Ergebnis (POLLACK, ROBINSON und COMSTOCK 1957). Für die Baumarten gibt es nur wenige Versuchsergebnisse hierzu. LANGNER (1958) fand große Heterogenität in Wachstum und Form sowie im Durchschnitt ausgeprägte Vitalitätsminderung bei Nachkommen von Hybriden der japanischen mit der europäischen Lärche, und STERN (1960b) machte ähnliche Beobachtungen an Art- und Herkunftshybriden der Birke.

In Anbetracht der Vielzahl möglicher praktischer Fragestellungen für Versuche der Forstpflanzenzüchtung mit Herkunftshybriden sollen diese im folgenden nach den Problemstellungen geordnet besprochen werden, die sich aus dem Populationsmodell ergeben. Die praktischen Fragestellungen lassen sich dann stets dem einen oder anderen Typ zuordnen.

Der erste Fall ist der der Kreuzung zwischen Unterpopulationen aus dem gleichen Gebiet. Diese können wegen verschiedener Auslesebedingungen unterschieden sein, wegen Zufälligkeiten der Probenahme oder beidem. Da Regressionstechniken, mit deren Hilfe man die Auslese nachweisen und ihre Effekte einschätzen kann, wegen der Komplexität der Milieuviation und der geringen Spannweite der Variation der ökologischen Variablen oft versagen werden, ist es nötig, andere Kriterien für die Einschätzung der Effekte beider Ursachen zu suchen.

Eine solche Möglichkeit würde bestehen, wenn die Überlegung zutrifft, daß wegen vorwiegend additiv-genetischer Varianz der überwiegenden Anzahl von Merkmalen in natürlichen Populationen und der Wirksamkeit der natürlichen Auslese in Art von Massenauslese die Hybriden zwischen je zwei Unterpopulationen intermediär sein sollten (vorausgesetzt natürlich, daß sich die beiden überhaupt unterscheiden lassen). Zufälligkeiten der Probenahme sollten andererseits inzuchtähnliche Effekte haben, was bei gleichzeitigem Vorhandensein von gerichteter Dominanz in bestimmten Merkmalen zu Abweichungen vom Mittel über beide Unterpopulationen führen sollte. Ganz klar sind diese Verhältnisse jedoch nicht — aus Gründen, die hier nicht besprochen werden können.

In einem Kreuzungsversuch, welcher der Klärung dieser Frage dienen soll, müssen also die Unterpopulationen selbst durch je eine repräsentative Stichprobe vertreten sein und daneben durch eine ebenso repräsentative Stichprobe von Hybriden. Am besten läßt sich das wahrscheinlich durch einen diallelen Kreuzungsplan erreichen, wie er in Abb. 3 angegeben ist. Die Varianzkomponenten, die man im Anschluß an einen Feldversuch mit Material ge-

winnt, das nach einem solchen oder ähnlichen Plan hergestellt wurde, sind die folgenden:

zwischen Unterpopulationen,
allgemeine Kombinationseignung der Unterpopulationen untereinander, spezifische Kombinationseignung der Unterpopulationen untereinander,

(die Deutung dieser beiden Komponenten ist abhängig von Annahmen über die Population)

Abweichungen der Hybriden vom Mittel der elterlichen Unterpopulationen,

(Deutung s. o.)

allgemeine Kombinationseignung in den Unterpopulationen (= additiv genetische Varianz, wenn innerhalb der Unterpopulationen Zufallspaarung angenommen wird),

spezifische Kombinationseignung in den Unterpopulationen

(= in der Hauptsache Dominanzvarianz, wenn Zufallspaarung in den Unterpopulationen angenommen wird)

allgemeine Kombinationseignung einzelner Bäume bei Kreuzung mit Bäumen aus anderen Unterpopulationen,

spezifische Kombinationseignung von Bäumen bei Kreuzung mit Bäumen aus anderen Unterpopulationen

(die Deutung auch dieser beiden Komponenten ist abhängig von den angenommenen Ursachen der Differenzen zwischen Unterpopulationen. Weiter kann man hier einen Vergleich der Kombinationseignung einzelner Bäume in der eigenen und in anderen Unterpopulationen usw. anschließen).

Das praktische Ziel dieser Versuche ist es, Unterlagen für die Planung von Ausleseprogrammen zu liefern (Heritabilität, Art und Stärke der genetischen Korrelationen, Inzuchtgrad der Unterpopulationen). Darüber hinaus tragen sie natürlich zum Verständnis des genetischen Variationsmusters der Art im betreffenden Gebiet bei.

Bei der Wahl des in Abb. 3 angegebenen sowie der im folgenden empfohlenen Kreuzungspläne war die Überlegung maßgebend, daß man bei Verwendung von Mischpollen und Mischsaatgut mehrerer Bäume je Unterpopulation zwar zu einer geringeren Zahl von Prüfgliedern kommt, daß man dabei aber einmal Informationen über das Verhalten der einzelnen Bäume verliert, die für die Deutung der Ergebnisse benötigt werden, und zum anderen auch bessere Möglichkeiten hat, die Stichproben aus Unterpopulationen und Hybriden „repräsentativ“ zu gestalten. Es fehlen uns zwar noch eingehende Untersuchungen darüber, wie man die an der Stufe der Individuen entstehenden Varianzen im einzelnen interpretieren soll (in Termini der quantitativen Genetik), wir wissen aber, daß sie wertvolle Hinweise für die Planung von Züchtungsprogrammen liefern können (vgl. NILSSON 1958). Um hier zu besser begründeten Vorstellungen zu kommen, wird es nötig sein, auch F_2 -Familien und Rückkreuzungen herzustellen. Hierfür ist es von Vorteil, die Familien getrennt zu halten, um die Verwandtschaftsgrade der zu verwendenden F_1 -Nachkommen unter Kontrolle zu behalten.

Schon dieser einfachste Fall für Kreuzungen zwischen Unterpopulationen zeigt, wie komplex die hierbei auftretenden Fragen sind. Dabei sind in der

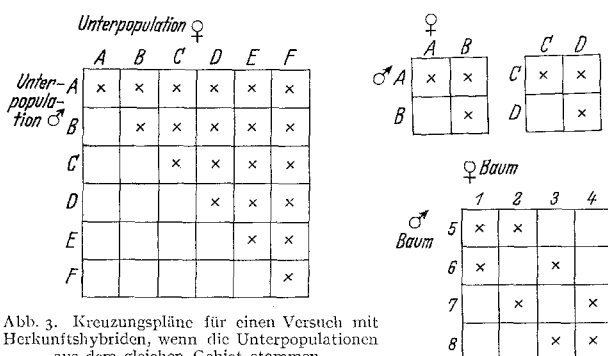


Abb. 3. Kreuzungspläne für einen Versuch mit Herkunftshybriden, wenn die Unterpopulationen aus dem gleichen Gebiet stammen.

obigen, verkürzt skizzierten Streuungserlegung noch nicht alle interessierenden Zusammenhänge berücksichtigt!

Bei Versuchen mit Unterpopulationen, die entlang eines einfachen Klins angeordnet sind, setzt man am besten voraus, daß es sich um einen Klin handelt, der über das Versuchsareal die Hauptursache der genetischen Variation zwischen den Unterpopulationen darstellt. Das Milieu innerhalb des Gebiets soll also nicht so stark variieren, daß neben den zur klinalen Variation Anlaß gebenden weitere Ausleseursachen von gleich großer oder größerer Bedeutung vorhanden sind. Der einfachste Fall dieser Art wäre ein Altitudinalklin an einem Gebirgshang, aber auch JOHNSSENS (1956) Versuch mit Aspenklonen entlang eines Nord-Süd-Klins in Skandinavien würde ein Beispiel für unseren Fall sein, wenn nicht die Aspe wegen ihres besonderen Reproduktionssystems eine abweichende Behandlung erfordern würde.

Einen wahrscheinlich geeigneten Kreuzungsplan für Herkunftskreuzungen entlang eines einfachen Klins findet man in Abb. 4. Innerhalb der Kombinationen zwischen gleichen und verschiedenen Unterpopulationen sollte wieder ein unvollständiges Diallel gekreuzt werden, wie es schon in Abb. 3 angegeben wurde. Die Unterpopulationen sind natürlich wieder sämtlich vertreten, während die Kombinationen zwischen den Unterpopulationen nicht alle ausgeführt zu werden brauchen. Das ist wahrscheinlich ausreichend, weil man entlang des Klins auch mit Trends der Ergebnisse von Kombinationen zwischen den Unterpopulationen rechnen kann, die für Interpopulationen verwendet werden können.

Die Auswertung erfolgt wieder vermittels einer speziellen Streuungserlegung, aber am besten unter Zuhilfenahme von geeigneten Regressionstechniken für den Nachweis und Vergleich der Trends. Die Prüfung des intermediären Verhaltens bzw. Abweichens der Hybriden vom Mittel aus beiden Eltern ist auch hier wichtig, weil man daraus Hinweise auf die Mitwirkung anderer Ursachen als Massenauslese für die Variation entlang des Klins erwarten darf. Es ist möglich, daß mit zunehmender Entfernung der Unterpopulationen am Klin Epistase eine immer größere Rolle spielt. Dann sollte spezifische Kombinationseignung einen immer größeren Einfluß haben, je weiter die Kreuzungspartner voneinander entfernt standen.

Beim Arbeiten mit Hybriden zwischen weit entfernten Populationen entstehen neue Probleme. Solche Populationen, etwa der Fichte aus Zentraleuropa und Innerasien, sollten ganz erhebliche genetische Unterschiede aufweisen. Will man diese Verhältnisse prüfen, so sollte jedes Gebiet am besten durch mindestens zwei oder mehr Unterpopulationen mit je mehreren Einzelbäumen repräsentiert werden. Als Folge der großen genetischen Differenzen zwischen Individuen aus verschiedenen Gebieten, sollten hier spezifische Kombinationseffekte eine größere Rolle spielen als in den vorstehend besprochenen Fällen (vgl. NILSSON 1958). Bei gleichzeitiger Prüfung mehrerer Gebiete empfiehlt es sich aus diesem Grunde, auch alle Kombinationen zwischen den Populationen auszuführen

Unterpopulation ♀

	1	2	3	4	5	6	7
Unterpopulation ♂	x	x	x	x	x	x	x
1		x					
2			x				
3				x			
4	x	x	x		x	x	x
5					x		
6						x	
7	x	x	x	x	x	x	x

Klin →

Abb. 4. Kreuzungsplan für einen Versuch mit Herkunftshybriden, wenn die Unterpopulationen entlang eines einfachen Klins ausgewählt wurden.

Neben diesen drei Typen von Versuchen mit Herkunftshybriden mag es andere mit besonderer Zielsetzung geben. So kann es sich darum handeln, bestimmte Eigenschaften aus einer Herkunft in eine andere zu überführen oder aber mehrere wünschenswerte Eigenschaften zweier Herkünfte miteinander zu kombinieren. So war eines der Ziele der Versuche mit Hybriden zwischen Fichtenherkünften aus Zentraleuropa und Skandinavien die Kombination der überlegenen Wuchseigenschaften der Herkünfte vom Kontinent mit der Frosthärte der skandinavischen Fichten (NILSSON 1958). Der Erfolg von Versuchen dieser Art, den man, wenn möglich, schon in der F_1 haben möchte, hängt natürlich vom Vererbungsmodus ab. Hier ist eine Vielzahl verschiedener Situationen denkbar, die jede für sich ein besonderes Vorgehen erforderlich machen. Allgemeine Regeln kann man deshalb kaum angeben. Wohl aber ist es möglich, in den Versuchen zumindest mit den F_1 -Nachkommen gleichzeitig andere Fragestellungen mit zu prüfen, etwa die vorher erwähnten.

Genotyp \times Milieu-Interaktionen können zu allen genannten genetischen Effekten entstehen. Wichtig dürfte es sein, vor allem die Interaktionen der Umwelt mit den mittleren Effekten der Unterpopulationen und mit denen der einzelnen Bäume auseinanderzuhalten. Spezielle Probleme entstehen in diesem Zusammenhang bei klinaler Variation. Mit Hinblick hierauf sollte man die Feldversuche in geeigneter Weise entlang des Klins wiederholen (vgl. WAKELEYS 1961 Resultate über klinale Variation bei derartiger Verteilung der Feldversuche).

Auch in Versuchen mit Herkunftshybriden ist es also gut, auch die Variation innerhalb der Unterpopulation mit zu untersuchen, um alle Informationen zu erhalten, die schon in der F_1 anfallen können, und um die etwa notwendig werdenden folgenden Versuche besser einrichten zu können. Dies zeigt einmal mehr, daß es nötig ist, die Arbeiten der konventionellen Herkunftsforschung durch geeignete Maßnahmen auszubauen, wenn man vollen Nutzen daraus ziehen will. Überlegungen gerade im Zusammenhang mit den Herkunftshybriden und, wie noch zu zeigen sein wird, auch mit den Arthybriden sind dazu angetan, uns vor Augen zu führen, wie wenig wir sowohl über die Möglichkeiten wissen, die der Züchtung hier entstehen, wie auch über die Methoden, mit denen man versuchen könnte, diese Möglichkeiten in genügend einfacher Weise zu erforschen.

Wenigstens hinweisen wollen wir hier auf die Problematik von genetischen Varianzen, genetischen Korrelationen u. dgl. in Beständen, die nicht nachgewiesenermaßen autochthon sind. Diese sind ab-

hängig von der Zusammensetzung solcher Bestände und deshalb weder repräsentativ noch brauchbar für die Züchtungsplanung.

6. Versuche mit Arthybriden

Hybridzüchtung auf der Grundlage zweier oder mehrerer Populationen, die als botanische Arten unterschieden werden, ist bei Forstpflanzen vor allem mit Lärchen, Kiefern und Pappeln versuchsweise erprobt und als aussichtsreich befunden worden. In allen Fällen hat zumindest eine der beiden der als Partner für ein Züchtungsprogramm in Frage kommenden Arten ein großes Verbreitungsgebiet. Deshalb ist die genetische Differenzierung der Herkünfte, d. h. das genetische Variationsmuster der Arten, neben der individuellen, genetischen Variation innerhalb der Herkünfte maßgebend für die Überlegungen im Zusammenhang mit jedem Züchtungsprogramm mit Arthybriden. Die Gesichtspunkte, die sich hierbei ergeben, sind z. T. denen ähnlich, die im vorhergehenden Abschnitt skizziert wurden, mit dem Unterschied allerdings, daß man es nun mit zwei Arten und demzufolge zwei genetischen Variationsmustern gleichzeitig zu tun hat. Die Versuchspläne werden dementsprechend komplizierter.

Ziel jedes Züchtungsprogramms mit Arthybriden ist es, die „Heterosis“ zu nutzen, die bei den Hybriden auftritt. Es soll deshalb kurz dargestellt werden, was hierunter zu verstehen ist und wie man sich das Zustandekommen von Heterosis bei Arthybriden (und auch bei Herkunftshybriden) vorstellen kann. Vielleicht sollte man statt von Heterosis besser von „Luxurieren“ sprechen, um Widersprüche zu einigen der in der Literatur zu findenden Definitionen dieses Begriffs zu vermeiden. Hinter beiden Worten steht natürlich die gleiche Beobachtung überlegenen Wachstums o. dgl. der Hybriden der F_1 gegenüber beiden (bei einzelnen Autoren nur einem der) Eltern. Die Eltern sind bei uns nun keine Inzuchtlinien, wie sie in der bekannten Inzucht-Heterosis-Züchtung verwendet werden, sondern hochgradig heterozygote Individuen aus — meist obligat — fremdbefruchteten Populationen, die nach Unterpopulationen, Gebieten, Klinen o. dgl. als genetisch durchaus begründete Ordnungsprinzipien klassifiziert werden können.

Abgesehen davon, daß wir demzufolge auch innerhalb der Hybridfamilien genetische Differenzen zwischen den Mitgliedern erwarten dürften, spielt dieser Unterschied jedoch keine Rolle. Die genetischen Ursachen der Heterosis dürften in beiden Fällen die gleichen sein. Sie können einerseits in Superdominanz oder Überdominanz zu suchen sein (FISHER 1922, 1930, EAST 1936, HULL 1945, 1946), wobei die für bestimmte Loci heterozygoten Individuen oder Familien Wachstumsüberlegenheit o. dgl. zeigen. Andererseits kann gerichtete Dominanz vorliegen, was bei entsprechender Verteilung der Allele auf die Arten auch bei Arthybriden zu Heterosis führen kann (DAVENPORT 1908, BRUCE 1910, KEEBLE und PELLEW 1910, ELBERTON 1911, JONES 1917, COLLINS 1921). In beiden Fällen sind Interaktionen zwischen allelen Genen die Ursache der Heterosis, als Vorteil für die letztgenannte Erklärung wird jedoch angeführt, daß sie nicht nur bei Vorkommen von Überdominanz zutrifft. Schließlich können auch Interaktionen zwischen nicht allelen Genen Ursache von

Heterosis sein, also Epistase (RICHEY 1942, POWERS 1944). Welche Ursachen Heterosis in einem bestimmten Fall hat, läßt sich nur experimentell und in mehrere Generationen einschließenden Versuchen erklären.

Bei den Waldbäumen sind Hinweise auf die genetischen Ursachen der in den Versuchen gefundenen Heterosis nach Art- oder Herkunftskreuzung noch selten, nicht zuletzt deshalb, weil das Versuchsmaterial für solche Untersuchungen erst heranwachsen muß. Für den Hybriden zwischen europäischer und japanischer Lärche darf man nach LANGNERS (1958) Befunden jedoch annehmen, daß hier Epistase zumindest beteiligt war. Wir dürfen hoffen, daß weitere Informationen in den nächsten Jahren verfügbar werden.

Es gibt eine größere Zahl von Versuchen, die zeigen, daß der Grad der Heterosis oder das Vorkommen von Heterosis überhaupt nicht nur von den Kreuzungspartnern (Population, Unterpopulation, Individuum) abhängt, sondern auch von der Umwelt, in der man Eltern und Nachkommen vergleicht. Das ändert nichts an den obigen Überlegungen über die Ursachen der Heterosis, sondern stellt nur die übliche und fast immer notwendige Erweiterung der Modellvorstellungen auch auf Interaktionen zwischen Genotypen und Umwelt dar. Diese ist dann allgemein genug, um auf alle bisher bekannten Fälle angewendet zu werden, wenn es nur auf die Ausdeutung der Resultate für Zwecke der Züchtungsplanung ankommt.

Als Erklärung der Ursachen von Heterosis oder Luxurieren auch bei Art- und Herkunftshybriden reicht also die Annahme von Interaktionen zwischen allelen oder nichtallelen Genen aus. Ein Züchtungsverfahren, das dieser besonderen Situation Rechnung trägt, soll nachfolgend wenigstens kurz dargestellt werden.

Wir wollen annehmen, daß es bei der Hybridzüchtung nur darauf ankommt, eine F_1 mit möglichst hoher Leistung zu erzielen, nicht aber irgendwelche in der F_2 oder später erscheinenden Spaltungen im weiteren Gang der Züchtung einzusetzen. Das geeignete Verfahren scheint dann eine Variante der wiederholten, reziproken Auslese zu sein, das für Ausnutzung gerade auch der spezifischen Kombinationseffekte entwickelt wurde. Bei uns wird eine Prüfung der Kombinationseignung ganzer Populationen und Unterpopulationen am Anfang stehen, mit der man in geeigneter Weise wieder Versuche auch zur Erfolgsaussicht der Individualauslese verbinden kann. Daß es vernünftig ist, die Möglichkeit des Vorkommens hoher spezifischer Kombinationseignung wenigstens nicht von vornherein auszuschließen, deuten wenigstens NILSSONS (1958) Versuche an.

Bei der wiederholten Auslese werden Leistungsprüfungen mit Familien nach Kreuzung zwischen den Arten und Erhaltungsanbauten von Material für die Auslese nach Kreuzung innerhalb der Arten nebeneinander und gleichzeitig ausgeführt. Infolgedessen dürfte der Zeit- und Mittelbedarf für ein solches Züchtungsprogramm gerade bei Waldbäumen unverhältnismäßig hoch sein. Eine Vereinfachung wäre vielleicht zu erreichen, wenn man statt der Kombinationen zwischen verschiedenen Bäumen für Vermeh-

rung, Erhaltung und Auslese Inzuchtlinien einsetzen könnte. Doch steht dem wahrscheinlich in den meisten Fällen die mangelnde Vitalität solcher Linien entgegen, die zur Auslese auch auf Vitalität der Linien selbst zwingt. Natürlich tritt auch bei Verzicht auf bewußte Inzucht im Zuchtmaterial nach einigen Generationen ein gewisser Inzuchtgrad ein, doch ist dieser voraussichtlich gering genug, um durch schwache Auslese ausgeglichen zu werden.

Auch zu einigen wichtigen Teilproblemen der Züchtung auf Basis von Arthybriden bei Forstpflanzen fehlen noch Informationen. Die obigen Erörterungen sollten wenigstens zeigen, wo sie in der Hauptsache fehlen.

Verf. ist der Deutschen Forschungsgemeinschaft für finanzielle Unterstützung sowie den Herren Prof. Å. GUSTAFSSON, Stockholm, und Prof. W. LANGNER, Schmalenbeck, für ihre Hilfe zu Dank verpflichtet.

Zusammenfassung

Die älteren Herkunftsversuche hatten das Ziel, das genetische Variationsmuster der Baumarten zu beschreiben (wirtschaftliche Zielsetzung) und durch dessen Abhängigkeiten von der Umwelt die Wirksamkeit der natürlichen Auslese zu zeigen (genökologische Zielsetzung). Gelegentlich werden auch taxonomische Fragen mit bearbeitet. Als bester Plan für die Stichprobenentnahme von Material für solche Versuche kann Probenentnahme entlang von „transsects“ angesehen werden. Eine Kombination von Labor-, Baumschul- und Feldversuchen ermöglicht Prüfung auch umfangreichen Versuchsmaterials, wie es bei hinreichend dichter Probenahme und großem Verbreitungsgebiet der Baumart notwendigerweise anfällt.

Von Herkunftsversuchen, die als Grundlage für Züchtungsprogramme dienen sollen, müssen auch Informationen über die genetische Variation und Kovariation innerhalb der Herkunft gefordert werden. Bei geeigneter Versuchsanordnung können dann nicht nur Informationen über die Wirksamkeit der natürlichen Auslese überhaupt, sondern auch über das Zusammenspiel von Umweltvariation und genetischen Prozessen in den Populationen gewonnen werden. Art und Ausmaß der genetischen Variation und Kovariation in den Herkunft, Feststellung von Art, Richtung und Intensität der natürlichen Auslese, Bedeutung von Zufälligkeiten für die Differenzierung von Herkunft sowie der Grad der Koadaptation beim Vergleich entfernter Herkunft stellen die Populationsparameter dar, an denen der Forstpflanzenzüchter interessiert ist, wenn er die Erfolgsaussicht bestimmter Phasen eines Züchtungsprogramms einschätzen will.

Zur Erläuterung wurden Ergebnisse zweier Herkunftsversuche mit Birken verwendet. Es wird darauf hingewiesen, daß es notwendig ist, Modelle und Verfahren zu entwickeln, die für die Verhältnisse in den Waldbaumpopulationen passen und den Schwierigkeiten beim Experimentieren mit Bäumen Rechnung tragen.

Literatur

1. ADAMS, M. W., and R. DUARTE: The nature of heterosis for a complex trait in a field bean cross. *Crop Sci.* 1, 380 (1961). — 2. ALLARD, R. W., and S. K. JAIN: Population studies in predominantly selfpollinated spe-

cies. II. Analysis of quantitative genetic changes in a bulk-hybrid population of barley. *Evolution* 16, 90–101 (1962). — 3. ALLARD, R. W., and P. L. WORKMAN: Population studies in predominantly selfpollinating species. IV. Seasonal fluctuations in estimated values of genetic parameters in Lima bean Populations. *Evolution* 17, 470–480 (1963). — 4. ANDREWARTHA, H. G., and L. C. BIRCH: The distribution and abundance of animals. Chicago: Univ. Press 1954. — 5. BAKER, H. G.: Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. Cold Spring Harbor Symp. on Quant. Biol. 24, 177–191 (1959). — 7. BAND, H. T., and P. T. IVES: Correlated changes in environment and lethal frequency in a natural population of *Drosophila melanogaster*. *Proc. Nat. Ac. Sci. Wash.* 47, 180–185 (1961). — 6. BAND, H. T.: Genetic structure of populations. II. Viabilities and variances of heterozygotes in constant and fluctuating environments. *Evolution* 17, 307–319 (1963). — 8. BAND, H. T., and P. T. IVES: Genetic structure of populations. I. On the nature of the genetic load in the South Amherst population of *Drosophila melanogaster*. *Ev.* 17, 198–215 (1963). — 9. BANNISTER, M. H.: Planning a genetical survey of *Pinus radiata*. World Cons. on For. Gen. and Tree Impr., Stockholm, Contr. 4/1 (1963). — 10. BARBER, H. N.: The processes of natural selection. *Proc. X. Int. Congr. Gen. Montreal*, 13–14 (1958). — 11. BARKER, J. S. F.: The estimation of relative fitness of *Drosophila* populations. II. Experimental evaluation of factors affecting fitness. *Evolution* 17, 56–71 (1963). — 12. BATTAGLIA, B., and H. SMITH: The Darwinian fitness of polymorphic and monomorphic populations of *Drosophila pseudoobscura* at 16°. *Heredity* 16, 457–484 (1961). — 13. BEARDMORE, J. A., TH. DOBZHANSKY and O. PAVLOVSKY: An attempt to compare the fitness of polymorphic and monomorphic experimental populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Heredity* 14, 19–33 (1960). — 14. BELIAEV, D. K., and V. A. RATNER: Eine Analyse genetischer und phänotypischer Korrelationen im Zusammenhang mit einigen Problemen der Auslese und Evolution. *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 140, 699–702 (1961). — 15. BERG, R. L.: The ecological significance of correlation pleiades. *Evolution* 14, 171–180 (1960). — 16. BIRCH, L. C.: The genetic factor in population ecology. *Am. Nat.* 94, 5–24 (1960). — 17. BIRCH, L. C., TH. DOBZHANSKY, P. O. ELLIOTT and R. C. LEWONTIN: Relative fitness of geographic races of *Drosophila serrata*. *Evolution* 17, 72–83 (1963). — 18. BOBROV, E. G.: Introgressive Hybridisation innerhalb der Flora von Baikal-Sibirien. *Bot. Gaz.* 46, 313–327 (1961). — 19. BÖCHER, T. W.: Racial divergences in *Prunella vulgaris* in relation to habitate and climate. *New Phytol.* 48, 285 bis 314 (1949). — 20. BODMER, W. F., and P. A. PARSONS: Linkage and recombination in evolution. *Adv. in Genetics* 11, 1–100 (1962). — 21. BRAY, D. F., A. E. BELL and S. C. KING: The importance of genotype by environment interaction with reference to control population. *Gen. Res.* 3, 282–302 (1962). — 22. BRINAR, M.: Über den Saisonrhythmus verschiedener Buchenprovenienzen und Ökotypen. *Pos. Od. Goz. Vest.* 1963. — 23. BRUCE, A. B.: The Mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. *Science* 32, 627–628 (1910). — 24. VAN BUIJTENEN, H.: Heritability of wood properties and their relation to growth rate in *Pinus taeda*. World Cons. on For. Gen. and Tree Impr., Stockholm, Contr. 7/2 (1963). — 25. CAIN, A. J., and P. M. SHEPPARD: The theory of balanced polymorphism. *Am. Nat.* 88, 321–326 (1954). — 26. CAIN, A. J., and P. M. SHEPPARD: Adaptive and selective value. *Am. Nat.* 90, 202–203 (1956). — 27. CALLAHAN, R. Z.: Experimental taxonomy — more than seed source study. *Proc. IX. Congr. Bot.* 2, No. 57 (1957). — 28. CARSON, H. L.: The genetic characteristics of marginal populations of *Drosophila melanogaster*. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 24, 276–287 (1959). — 29. CLARINGBOLD, P. J., and J. S. F. BAKER: The estimation of relative fitness of *Drosophila* populations. *J. theor. Biol.* 1, 190–203 (1961). — 30. CLARKE, B.: Divergent effects of natural selection on two closely related polymorphic snails. *Heredity* 14, 423–443 (1960). — 31. CLARKE, C. A., and P. M. SHEPPARD: The evolution of dominance under disruptive selection. *Heredity* 14, 73–87 (1960). — 32. CLARKE, C. A., and P. M. SHEPPARD: Disruptive selection and its effect on a metrical character in the butterfly *Papilio dardanus*. *Evolution* 16, 214–226 (1962). —

33. CLARKE, G. L.: Elements of ecology. New York: J. Wiley 1954. — 34. CLAUSEN, J.: Stages in evolution of plant species. Cornell Univ. Press 1951. — 35. CLAUSEN, J., D. D. KECK, and W. M. HIESEY: Experimental studies on the nature of species. I. Effect of varied environments on western North American plants. Carn. Inst. Wash. Pub. No. 520 (1940). — 36. CLAUSEN, J., D. D. KECK, and W. M. HIESEY: Experimental studies on the nature of species. IV. Genetic structure of ecological races. Carn. Inst. Wash. Publ. 615 (1958). — 37. COCKERHAM, C. C.: Partitions of hereditary variance for various genetic models. Genetics 44, 1141–1148 (1959). — 38. COLLINS, G. N.: Dominance and the vigor of first generation hybrids. Am. Nat. 55, 116–133 (1921). — 39. COMSTOCK, R. E., and L. H. BAKER: Monte Carlo studies of linkage effects in population genetics. Genetics 47, 949 (1962). — 40. COOK, L. M.: The edge effect in population genetics. Am. Nat. 95, 295–307 (1961). — 41. CRITCHFIELD, W. B.: Geographic variation in *Pinus contorta*. Mar. Moores Found. Pub. No. 3, Harvard Univ. Cambr. Mass. 1957. — 42. CROSBY, J. L.: Selection of an unfavorable gene complex. Evolution 3, 212–230 (1949). — 43. CROW, J., and M. KIMURA: Some genetic problems in natural populations. Proc. III. Berkeley Symp. on Math. Stat. and Prob. 4, 1–22 (1956). — 44. CROW, J. F.: Some possibilities for measuring selection intensities in man. Human Biology 30, 1–13 (1958). — 45. DARLINGTON, C. D.: Evolution of genetic systems. London: Cambr. Univ. Press 1939. — 46. DAVENPORT, C. B.: Degeneration, albinism and inbreeding. Science 28, 454–455 (1908). — 47. DENGLER, A.: Herkunfts- und Kreuzungsversuche im Versuchsgarten des Waldbauinstituts Eberswalde. Mitt. Dt. Dendr. Ges. 55, 147–169 (1942). — 48. DESSUREAUX, L.: Heritability of tolerance to manganese toxicity in lucerna. Euphytica 8, 260–265 (1959). — 49. DIETRICHSSON, J.: Some results from an anatomic investigation of Norway spruce provenances in four international spruce tests in Norway and Sweden. World Cons. on For. Gen. and Tree Impr., Stockholm, Contr. 3/6 (1963). — 50. DIVER, C.: The problem of closely related species living in the same area. In: Huxley, J., The New Systematics. Oxford 1940. — 51. DOBZHANSKY, TH.: Evolution in the tropics. Am. Sci. 38, 209–221 (1950). — 52. DOBZHANSKY, TH.: Genetics and the origin of species. New York: Col. Univ. Press 1951. — 53. DOBZHANSKY, TH., and C. EPLING: Contributions to the genetics, taxonomy and ecology of *Drosophila pseudoobscura* and its relatives. Carn. Inst. Wash. Publ. No. 554 (1944). — 54. DOBZHANSKY, TH., A. S. HUNTER, O. PAVLOVSKY, B. SPASSKY, and B. WALLACE: Genetics of natural populations. XXXI. Genetics of an isolated marginal population of *Drosophila pseudoobscura*. Genetics 48, 91–104 (1963). — 55. DOBZHANSKY, TH., and B. SPASSKY: *Drosophila paulistorum*, a cluster of species in statu nascendi. Proc. Nat. Ac. Sci. Wash. 45, 419–428 (1959). — 56. DOBZHANSKY, TH., and B. SPASSKY: Genetics of natural populations. XXXIV. Adaptive norm, genetic load and genetic elite in *Drosophila pseudoobscura*. Genetics 48, 1467–1487 (1963). — 57. DRUGER, M.: Selection and body size in *Drosophila pseudoobscura* at different temperatures. Genetics 47, 209–222 (1962). — 58. DUNN, L. C.: Evidence of evolutionary forces leading to the spread of lethal genes in wild populations of house mice. Proc. Nat. Ac. Sci. Wash. 43, 158–163 (1957). — 59. EAST, E. M.: Heterosis. Genetics 21, 375–397 (1936). — 60. ELDERTON, E. A.: On the marriage of first cousins. London: Cambr. Univ. Press 1911. — 61. ELLENBERG, H.: Bodenreaktion (einschl. Kalkfrage). In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, herausgeg. v. W. Ruhland, 4 (1958). — 62. ENEROTH, O.: Studier över risken vid användning av tallfrö av främmande proveniens. Medd. St. Skogsf. Anst. No. 23 (1926/27). — 63. EPLING, C., and TH. DOBZHANSKY: Genetics of natural populations. VI. Microgeographic races in *Linanthus parryae*. Genetics 27, 317–332 (1942). — 64. EPLING, C., H. LEWIS, and M. B. FRANCIS: The breeding group and seed storage, a study in population dynamics. Evolution 14, 238–255 (1960). — 65. FÄGRIG, K.: Some fundamental problems of taxonomy and phylogenetics. Bot. Rev. 3, 400–423 (1937). — 66. FALCONER, D. S.: The problem of environment and selection. Am. Nat. 96, 293–298 (1952). — 67. FALCONER, D. S.: Validity of the theory of genetic correlation. J. Heredity 45, 42–44 (1954). — 68. FALCONER, D. S.: Patterns of response in selection experiments with mice. Cold Spring Harbor Symp. on Quant. Biol. 20, 178–196 (1955). — 69. FALCONER, D. S.: Introduction to quantitative genetics. New York: The Ronald Press Comp. 1960a. — 70. FALCONER, D. S.: Selection of mice for growth on high and low planes of nutrition. Gen. Res. 1, 91–113 (1960b). — 71. FALCONER, D. S., and M. LATYSZEWSKY: The environment in relation to selection for size in mice. J. Gen. 51, 67–80 (1952). — 72. FISHER, R. A.: On the dominance ratio. Proc. Roy. Soc. Edinb. 42, 321–341 (1922). — 73. FISHER, R. A.: The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon Press 1930. — 74. FISHER, R. A.: Gene frequencies in a cline determined by selection and diffusion. Biometrics 6, 353–361 (1950). — 75. FISHER, R. A.: Polymorphism and natural selection. J. Ecol. 46, 289–293 (1958). — 76. FORD, E. B.: The genetics of polymorphism in the lepidoptera. Adv. in Gen. 5, 43–88 (1953). — 77. FRASER, A. S.: Simulation of genetic systems by automatic digital computers. II. Effects of linkage on rates of advance under selection. Austr. J. Biol. Sci. 10, 492–499 (1957). — 78. GIBSON, J. B., and J. M. THODAY: Effects of disruptive selection. VIII. Imposed quasi random mating. Heredity 18, 513 bis 524 (1963). — 79. GILMOUR, J. S. L., and J. W. GREGOR: Demes: A suggested new terminology. Nature 144, 333–334 (1939). — 80. GOLDSCHMIDT, R.: Lymantria. Bibl. Gen. 11, 1–50 (1934). — 81. GRANT, V.: The regulation of recombination in plants. Cold Spring Harbor Symp. on Quant. Biol. 23, 337–363 (1958). — 82. GREGOR, J. W.: The ecotype. Biol. Rev. 19, 20–30 (1944). — 83. GREGOR, J. W., and P. J. WATSON: Ecotypic differentiation: Observations and reflections. Evolution 15, 166 bis 173 (1961). — 84. GRIFFING, B.: Prediction formulae for general combining ability selection methods using one or two random mating populations. Austr. J. Biol. Sci. 15, 650–665 (1962). — 85. GUSTAFSSON, Å.: Some aspects of variation and evolution in plants. Evolution 5, 181–184 (1951). — 86. GUTIERREZ, M. G., and G. SPRAGUE: Randomness of mating in isolated plantings of maize. Genetics 44, 1075–1082 (1959). — 87. HALDANE, J. B. S.: The causes of evolution. London 1932. — 88. HALDANE, J. B. S.: The theory of a cline. Journ. of Gen. 48, 277–284 (1948). — 89. HALDANE, J. B. S.: Suggestions as to quantitative measurements of rates of evolution. Evolution 3, 51–56 (1949). — 90. HALDANE, J. B. S.: The measurement of natural selection. Proc. IX. Congr. Gen. 1, 480–487 (1954a). — 91. HALDANE, J. B. S.: The measurement of natural selection. Caryologia 6, Suppl. 1954, 480–487 (1954b). — 92. HALLER, J. R.: The role of hybridization in the origin and evolution of *Pinus washoensis*. Proc. IX. Int. Congr. Bot. Montreal 2, 149 (1959). — 93. HAMMOND, J.: Animal breeding in relation to nutrition and environmental conditions. Biol. Rev. 22, 195–213 (1947). — 94. HARLAN, J. R., and J. M. J. DE WET: The compilospecies concept. Evolution 17, 497–501 (1963). — 95. HARPER, J. L., J. N. CLATWORTHY, I. H. MACNAUGHTON, and G. R. SAGAR: The evolution of closely related species living in the same area. Evolution 15, 209–227 (1961). — 96. HASKELL, G.: Correlated response to polygenic selection in animals and plants. Am. Nat. 88, 5–33 (1954). — 97. HASKELL, G.: Further evidence against pleiotropic gene action in correlated responses to selection. Genetics 30, 140–151 (1959). — 98. HASKELL, G.: Seedling morphology in applied genetics and plant breeding. Bot. Rev. 27, 382–421 (1961). — 99. HESLOP-HARRISON, J.: Variability and environment. Evolution 13, 145–147 (1959). — 100. HOLZER, K.: Die Höhengliederung der Fichte in den österreichischen Alpen am Beispiel der Seetaler Alpen. Mim. 1962. — 101. HULL, F. H.: Recurrent selection for specific combining ability in corn. J. Am. Soc. 37, 134 bis 145 (1945). — 102. HULL, F. H.: Overdominance and corn breeding where hybrid seed is not feasible. J. Am. Agr. Soc. 38, 1100–1103 (1946). — 103. HUXLEY, J.: Towards the New Systematics. In: J. HUXLEY, The New Systematics, Oxford 1940. — 104. HUXLEY, J.: Evolution, the modern synthesis. New York and London 1942. — 105. JAMES, J. W.: Selection in two environments. Heredity 16, 145–152 (1961). — 106. JOHNSON, H.: Heterosiserscheinungen bei Hybriden zwischen Breitengradrassen von *Populus tremula*. Z. Forstgen. und Forstpflz. 5, 156–160 (1956). — 107. JONES, D. F.: Dominance

- of linked factors as a means of accounting for heterosis. *Genetics* **2**, 466–479 (1917). — 108. KEEBLE, F., and C. FELLOW: The mode of inheritance of stature and time of flowering in peas (*Pisum sativum*). *J. Gen.* **1**, 47–56 (1910). — 109. KETTLEWELL, H. B. D., and R. J. BERRY: The study of a cline. *Amathes Glareosa* Esp. and its melanin F. Edda Staud (Lep.) in Shetland. *Heredity* **16**, 403–414 (1961). — 110. KIMURA, M.: Rules for testing stability of a selective polymorphism. *Proc. Nat. Ac. Sci. Wash.* **42**, 336–340 (1956). — 111. KIMURA, M.: Natural selection as the process of accumulating genetic information in adaptive evolution. *Gen. Res.* **2**, 127–140 (1961). — 112. KIMURA, M., T. MARUYAMA, and J. F. CROW: The genetic load in small populations. *Genetics* **48**, 1303–1312 (1963). — 113. KING, J. C.: Inbreeding, heterosis and information theory. *Am. Nat.* **95**, 345–364 (1961). — 114. KNIGHT, G. R., and A. ROBERTSON: Fitness as a measurable character in *Drosophila*. *Genetics* **42**, 524–530 (1957). — 115. KOJIMA, K. I.: Stable equilibria for the optimum model. *Proc. Nat. Ac. Sci. Wash.* **45**, 989–993 (1959a). — 116. KOJIMA, K. I.: Stable equilibria for the optimum model. *Proc. Nat. Ac. Sci.* **45**, 989–993 (1959b). — 117. KOJIMA, K. I.: Role of epistasis and overdominance in stability of equilibria with selection. *Proc. Nat. Ac. Sci. Wash.* **45**, 984–989 (1959c). — 118. KOJIMA, K. I.: An analysis of genetic systems in which the phenotype depends upon deviations from an optimum. *Diss. Abstr.*, LC Card. Mich., **19**, 59–341, 2722–2733 (1959d). — 119. KOJIMA, K. I., and C. C. COCKERHAM: Stability of equilibrium when selecting for genes which exhibit epistasis. *Proc. X. Int. Congr. Gen. Montreal*, **50** (1958). — 120. KOJIMA, K. I., and T. M. KELLEHER: Changes of mean fitness in random mating populations when epistasis and linkage are present. *Genetics* **46**, 527–540 (1961). — 121. KORKMAN, N.: Selection for size in mice in different nutritional environments. *Heredity* **47**, 342–356 (1961). — 122. KOZUBOW, G. M.: Eine Form von *Pinus silvestris* mit roten Antheren. *Bot. Gaz.* **47**, 276–280 (1962). — 123. KRIEBEL, H.: Patterns of genetic variation in sugar maple. *Ohio Agr. Exp. Sta. Wooster, Ohio, Res. Bull.* **791** (1957). — 124. LAGERWALL, M.: The effect of plane of nutrition on growth, reproduction and life span in mammals as shown in mice. *Ann. Roy. Agr. Coll. Sw.* **24**, 1–47 (1958). — 125. LAMOTTE, M.: Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepea nemoralis* (L.). *Bull. Biol. de France et de Belge, Suppl.* **35**, 1–239 (1951). — 126. LAMOTTE, M.: Polymorphism of natural populations of *Cepea nemoralis*. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* **24**, 65–86 (1959). — 127. LANGLET, O.: Proveniensfrågan i ny belysning. *Skogen* No. 21 (1934). — 128. LANGLET, Ö.: Studier över tallens fysiologiska variabilitet och dess samband med klimatet (Ett bidrag till kännedom om tallens ekotyper). *Medd. Stat. Skogsf. Anst.* **29**, No. 4 (1936). — 129. LANGLET, O.: Proveniensförsök med olika trädslag (Översikt och diskussion av hittills erhållna resultat). *Sv. Skogsv. För. Tidskr.* No. 1–2 (1938). — 130. LANGLET, O.: Mellaneuropeiska granprovenienser i svenskt skogsbruk. *Kungl. Lant- och Skogsbr. Ak. Tidskr.* **259–329** (1960). — 131. LANGLET, O.: Patterns and terms of intraspecific variability. *Nature* **200**, 347–348 (1963). — 132. LANGLET, O.: 200 år genökologi. *Sv. Bot. Tidskr.* (1964, im Druck). — 133. LANGNER, W.: Vorsicht mit Hybridlärchen. *Allg. Forstz.* **13**, 2–18, 40–56 (1958). — 134. LANGNER, W.: Selbstfertilität und Inzucht bei *Picea omorica*. *Silv. Gen.* **8**, 69–104 (1959). — 135. LANGNER, W., and K. STERN: Untersuchungen über den Austriebstermin von Fichten und dessen Beziehungen zu anderen Merkmalen. *Allg. Forst- und Jagdzeitung* **135**, 53–60 (1964). — 136. LANGNER, W., K. STERN, and J. W. WRIGHT: Multiple factorial analysis of a provenance experiment with Japanese larch. (1964, im Druck). — 137. LATTE, B. D. H.: Natural selection for an intermediate optimum. *Austr. J. Biol. Sci.* **13**, 30–35 (1960). — 138. LERNER, M.: Genetic homoeostasis. New York: John Wiley 1954. — 139. LERNER, M.: The genetic basis of selection. New York: John Wiley 1958. — 140. LERNER, M., and E. DEMPSTER: Indeterminism in interspecific competition. *Proc. Nat. Sci. Ac. Wash.* **48**, 821–826 (1962). — 141. LEVENE, H.: Genetic equilibria when more than one ecological niche is available. *Am. Nat.* **87**, 331–333 (1953). — 142. LEVINS, R.: Mendelian species as adaptive systems. *General Systems* **6**, 33–39 (1961). — 143. LEVINS, R.: Theory of fitness in a heterogeneous environment. I. Fitness set and adaptive function. *Am. Nat.* **96**, 361–373 (1962). — 144. LEVINS, R.: Theory of fitness in a heterogeneous environment. II. Developmental flexibility and niche selection. *Am. Nat.* **97**, 75–90 (1963). — 145. LEWIS, H.: Catastrophic selection as a factor in speciation. *Evolution* **16**, 257–271 (1962). — 146. LEWONTIN, R.: The adaptations of populations to varying environments. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* **22**, 395–408 (1957). — 147. LEWONTIN, R. C.: Loss of heterosis in a constant environment (Studies on heterozygosity and homoeostasis). *Evolution* **12**, 494–503 (1958). — 148. LEWONTIN, R.: Evolution and theory of games. *J. Theor. Biol.* **1**, 382–403 (1961). — 149. LEWONTIN, R. C., and K. I. KOJIMA: The evolutionary dynamics of complex polymorphism. *Evolution* **14**, 458–472 (1960). — 150. LEWONTIN, R. C., and M. J. D. WHITE: Interaction between inversion polymorphism of two chromosome pairs in the grasshopper *Moraba scurra*. *Evolution* **14**, 116–129 (1960). — 151. LIBBY, W. J.: Research Proposal. Mimeogr. 1961. — 152. LIBBY, W. J.: Estimation of variance components of internode length in a cloned population of *Mimulus guttatus*. *Genetics* **47**, 769–777 (1962). — 153. LIBBY, W. J., and E. JUND: Variance associated with cloning. *Heredity* **17**, 533–540 (1962). — 154. LOTKA, A. J.: Elements of physical biology. Baltimore: Williams and Wilkins 1925. — 155. LUNDEGÅRDH, H.: Environment and plant development. London: Arnold 1931. — 156. LUSH, J. L.: Rates of genetic changes in populations of farm animals. *Proc. IX. Congr. Gen.* **589–599** (1954). — 157. MACARTHUR, R.: On the relative abundance of species. *Am. Nat.* **94**, 5–24 (1960). — 158. MANDEL, S. P. H.: The stability of a multiple allelic system. *Heredity* **13**, 289–302 (1959). — 159. MATHER, K.: Polygenic inheritance and natural selection. *Biol. Rev. Cambr. Phil. Soc.* **18**, 32–64 (1943). — 160. MATHER, K.: The genetical structure of populations. *Symp. Soc. Exp. Biol.* **7**, 66–95 (1953). — 161. MATHER, K.: Polymorphism as an outcome of disruptive selection. *Evolution* **9**, 52–61 (1955). — 162. MATHER, K., and P. COOKE: Differences in competitive ability between genotypes of *Drosophila*. *Heredity* **17**, 381–408 (1962). — 163. MAYR, E.: Systematics and the origin of species. New York: Col. Univ. Press 1942. — 164. MAYR, E.: Ecological factors in speciation. *Evolution* **1**, 263–288 (1947). — 165. MCBRIDE, G.: The environment and animal breeding procedures. *An. Breed. Abstr.* **26**, 340–358 (1958). — 166. MELCHERS, G.: Genetik und Evolution. *Ztschr. ind. Abst. u. Vererb. Lehre* **76**, 229–245 (1939). — 167. MELVILLE, R.: The application of biometrical methods to the study of elms. *Proc. Linn. Soc. London* **151**, 152 bis 168 (1939). — 168. MILLICENT, E., and J. M. THODAY: Gene flow and divergence under disruptive selection. *Heredity* **14**, 226–240 (1960a). — 169. MILLICENT, E., and J. M. THODAY: Gene flow and divergence under disruptive selection. *Science* **131**, 1311–1312 (1960b). — 170. MOORE, C. W. E.: Interaction of species and soil in relation to the distribution of eucalypts. *Ecology* **40**, 734–735 (1959). — 171. MORAN, P. A. P.: The statistical processes of evolutionary theory. Oxford: Clarendon Press 1962. — 172. MORAN, P. A. P.: Balanced polymorphism with unlinked loci. *Austr. J. Biol. Sci.* **16**, 1–6 (1963a). — 173. MORAN, P. A. P.: On the measurement of natural selection dependent on several loci. *Evolution* **17**, 182–186 (1963b). — 174. MORISHIMA, H., and H. I. OKA: The pattern of interspecific variation in the genus *Oryza*: Its quantitative representation by statistical methods. *Evolution* **14**, 153–165 (1960). — 175. MORLEY, F. H. W.: The inheritance and ecological significance of seed dormancy in subterranean clover (*Trifolium subterraneum*). *Austr. J. Biol. Sci.* **11**, 261–274 (1958). — 176. MORLEY, F. H. W.: Natural selection and variation in plants. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* **24**, 47–56 (1959). — 177. MORLEY, F. H. W., and L. T. EVANS: Flower initiation in *Trifolium subterraneum* L. II. Limitations by vernalization, low temperatures and photoperiod in the field of Canberra. *Austr. J. agr. Res.* **10**, 17–26 (1959). — 178. MÜNTZING, A.: A case of preserved heterozygosity in spite of long continued inbreeding. *Heredity* **50**, 377–416 (1963). — 179. NIENSTÄDT, H.: The ecotype concept in forest genetics. *St.*

- Pa. Lake States For. Exp. St., St. Paul Minn. No. 81 (1960). — 180. NILSSON, B.: Studier av avkommer efter korsning av gran av svensk och mellaneuropeisk härkomst. (1964, im Druck). — 181. NILSSON, B.: Studier av 3-åriga avkommer efter korsning svensk gran x kontinentgran. Sv. Skogsv. För. Tidskr. 225–250 (1958). — 182. OWEN, G.: A genetical system admitting of two stable equilibria. Nature 170, 1127–1128 (1952). — 183. OWEN, G.: Balanced polymorphism of a multiple allele series. Proc. IX. Int. Congr. Gen. 1240–1241 (1953). — 184. PANIN, W. A.: Frühe und späte Formen der Fichte. Lesn. Chosj. 13, 17–25 (1960). — 185. PARSONS, P. A.: Complex polymorphisms where the coupling and repulsion double heterozygote viabilities differ. Heredity 18, 369 bis 374 (1963a). — 186. PARSONS, P. A.: Polymorphism and the balanced polygenic combination. Evolution 17, 564–574 (1963b). — 187. POLLACK, E., H. F. ROBINSON, and R. E. COMSTOCK: Inter-population hybrids in open pollinated varieties of maize. Am. Nat. 91, 387–391 (1957). — 188. POWERS, L.: An expansion of Jones theory for the explanation of heterosis. Am. Nat. 78, 275–280 (1944). — 189. PROUD, T.: The effects of stabilizing selection on the time of development in *Drosophila melanogaster*. Gen. Res. 3, 364–382 (1962). — 190. PRYOR, L. D.: Evolution in eucalypts. Austr. J. Biol. Sci. 22, 2–48 (1959). — 191. REES, H., and K. AHMAD: Chiasma frequencies in *Lolium* populations. Evolution 17, 575–579 (1963). — 192. REINIG, W. E.: Elimination and Selektion. Jena 1937. — 193. RICHEY, F. D.: Mock-dominance and hybrid vigor. Science 96, 280–281 (1942). — 194. ROBERTSON, A.: Selection in animals: Synthesis. Cold Spring Harbor Symp. Biol. 20, 225–229 (1955). — 195. ROBERTSON, A.: The effect of selection against extreme deviants based on deviation or on homozygosity. J. Gen. 54, 236–248 (1956). — 196. ROBERTSON, F. W.: The ecological genetics of growth in *Drosophila*. II. Selection for large body size on different diets. Gen. Res. 1, 305–318 (1960). — 197. SAKAI, K.-I.: Competitive ability in plants: Its inheritance and some related problems. Mech. in Biol. Comp. Symp. Soc. Exp. Biol. 15, 245–263 (1961). — 198. SALISBURY, E. J.: Ecological aspects of plant taxonomy. In: J. HUXLEY, The New Systematics. Oxford 1940. — 199. SATCHELL, J. E.: Resistance in oak (*Quercus* spp.) to defoliation by *Tortrix viridana* L. in Roudsea wood National Reserve. Ann. Appl. Biol. 50, 431–442 (1962). — 200. SCHMALHAUSEN, I. I.: Factors of evolution (The theory of stabilizing selection). Blakiston Philadelphia 1949. — 201. SCHMALHAUSEN, I. I.: Evolution and Cybernetics. Evolution 14, 509–524 (1960). — 202. SCHMIDT, W.: Die Sicherung von Frühdiagnosen bei langlebigen Gewächsen. Der Züchter, 4. Sonderh. 39–69 (1957). — 203. SCHNELL, F. W.: Some general formulations of linkage effects in inbreeding. Genetics 46, 947–957 (1961). — 204. SCHOTTE, G.: Tallfröets proveniens — Norrlands viktigaste skogsodlingsfråga. Medd. St. Skogsf. Anst. No. 20 (1923). — 205. SCHRÖCK, O.: Beitrag zur Forstpflanzenzüchtung. Forstw. Centralbl. 68, 240–254 (1949). — 206. SHELDON, B. L.: Studies on artificial selection of quantitative characters. I. Selection for abdominal bristles in *Drosophila melanogaster*. II. Selection for body weight in *Drosophila melanogaster*. Austr. J. Biol. Sci. 16, 490–515, 516–541 (1963). — 207. SHEPPARD, P. M.: Natural selection and heredity. London 1960. — 208. SINSKAJA, E. N.: The species problem in modern botanical literature. Usp. Sovrem. Biol. 15, 326–359 (1942). — 209. SMITH, J. M.: Disruptive selection, polymorphism and sympatric speciation. Nature 195, 60–62 (1962). — 210. SNAYDON, R. W.: The growth and competitive ability of contrasting natural populations of *Trifolium repens* L. on calcareous and acid soils. J. Ecol. 50, 439–447 (1962). — 211. SNAYDON, R. W., and A. D. BRADSHAW: Differences between natural populations of *Trifolium repens* L. in response to mineral nutrients. J. Exp. Bot. 13, 422–434 (1962a). — 212. SNAYDON, R. W., and A. D. BRADSHAW: The performance and survival of contrasting natural populations of White Clover when planted into an upland *Festuca agrostis* sward. J. Brit. Grassl. Soc. 17, 113–118 (1962b). — 213. SØEGAARD, B.: Breeding for resistance to insect attacks. World Cons. Stockholm 1963. — 214. SOKAL, R.: Quantitative taxonomy. New York 1962. — 215. SOKAL, R. R., and C. D. MICHENER: A statistical method for evaluating systematic relationships. Univ. Kansas Sci. Bull. 28, 1409–1437 (1958). — 216. STEBBINS, G. L.: Variation and evolution in plants. New York: Col. Univ. Press 1950. — 217. STEBBINS, G. L.: Longevity, habitat and release of genetic variability. Cold Spring Harbor Symp. on Quant. Biol. 23, 365–378 (1958). — 218. STERN, K.: Grundzüge der Planung einer Auslesezüchtung bei den Hauptholzarten. Frankfurt/M.: Verlag Sauerländer 1960a. — 219. STERN, K.: Über einen grundsätzlichen Unterschied der forstlichen Saat- und Pflanzgutgesetzgebung in der Schweiz und der Bundesrepublik Deutschland. Schweiz. Zeitschr. f. Forstw. 111, 145–163 (1960b). — 220. STERN, K.: Über einige populationsgenetische Probleme der Auslese bei Forstpflanzen. Centralbl. f. d. ges. Forstwesen 78, 197–216 (1961a). — 221. STERN, K.: Preliminary estimates of the genetic structure of two sympatric populations of birches as determined by random effects and natural selection. Proc. 9th Northeastern Tree Impr. Conf., Syracuse N. Y., 25–34 (1961b). — 222. STERN, K.: Tree Breeding methods: Population Genetics as a basis for selection. Heritability, combining ability and progeny testing. World Cons. on For. Gen. and Tree Impr., Stockholm, Contr. 2/0 (1963). — 223. STERN, K.: Über die Selbststerilität bei der Sandbirke. Silvae Gen. 12, (1963). — 224. STONE, W. S., F. B. WILSON and V. L. GERSTENBERG: Genetic studies of natural populations of *Drosophila*: *Drosophila pseudoobscura*, a large dominant population. Genetics 48, 1088–1106 (1963). — 225. STUTZ, H.: Hybridisation and introgression in *Cowania* and *Pursia*. Genetics 48, 912–913 (1963). — 226. SUMNER, F. B.: Genetic, distributional and evolutionary studies of the subspecies of deer mice (*Peromyscus*). Bibl. Gen. 9, 1–106 (1932). — 227. TANSLEY, A. G.: On the competition between *Galium saxatile* L. and *Galium sylvestre* Poll. on different types of soil. J. ecol. 5, 155–170 (1917). — 228. THODAY, J. M.: Components of Fitness. Symp. Soc. Exp. Biol. Cambr. 7, 96–113 (1953). — 229. THODAY, J. M.: Effects of disruptive selection. I. Genetic flexibility. Heredity 13, 187–203 (1959). — 230. THODAY, J. M.: Effects of disruptive selection. III. Coupling and repulsion. Heredity 14, 35–49 (1960). — 231. THODAY, J. M., and T. B. BOAM: Effects of disruptive selection. II. Polymorphism and divergence without isolation. Heredity 13, 205–218 (1959). — 232. THODAY, J. M., and J. B. GIBSON: Isolation by disruptive selection. Nature 193, 1164–1166 (1962). — 233. TODA, R.: Mass selection and heritability studies in forest trees. World Cons. on For. Gen. and Tree Improvement Stockholm, Contr. 2a/2 (1963). — 234. TURESSON, G.: The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas 3 (1922a). — 235. TURESSON, G.: The species and the variety as ecological units. Hereditas 3 (1922b). — 236. TURESSON, G.: Rassenökologie und Pflanzengeographie. Bot. Not. 420–437 (1936). — 237. VAN VALEN, L.: Nonadaptive aspects of evolution. Am. Nat. 94, 305–308 (1960). — 238. WADDINGTON, C. H.: The strategy of genes. London: Allen and Unwin 1957. — 239. WAKELEY, P. C.: Results of the south-wide pine seed source study through 1960–61. Proc. VI. South. Conf. on Tree Impr., 10–24, Gainesville (1961). — 240. WALLACE, B., and C. MADDEN: The frequencies of sub- and supervitals in experimental populations of *Drosophila melanogaster*. Genetics 38, 456–470 (1953). — 241. WALLACE, B., and M. VETUKHIV: Adaptive organisation of the gene pools of *Drosophila* populations. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 20, 303–310 (1955). — 242. WANG, CHI-WU, T. O. PERRY, and A. G. JOHNSON: Pollen dispersion of Slash pine (*Pinus elliottii* Eng.) with special reference to seed orchard management. Silvae Gen. 9, 65–92 (1960). — 243. WEBER, E.: Betrachtungen zur Diskriminanzanalyse. Z. f. Pflanzenzüchtung 38, 1–36 (1957). — 244. WILLIAMS, W.: Heterosis and the genetics of complex characters. Nature 184, 527–530 (1959). — 245. WOLSTENHOLM, D. R., and J. M. THODAY: Effects of disruptive selection. VII. A third chromosome polymorphism. Heredity 18, 413–432 (1963). — 246. WRIGHT, J. W.: Pollen dispersion of some forest trees. Northeastern For. Exp. Station Pa. No. 46 (1952). — 247. WRIGHT, J. W., and W. I. BULL: Geographic variation in European Black pine — two years results. For. Sci. 8, 32–42 (1962). — 248. WRIGHT, J. W., and I. W. BULL: Geographic variation in Scotch pine. Silv. Gen.

12, 1–25 (1963). — 249. WRIGHT, S.: System of mating. *Genetics* 6 (1921). — 250. WRIGHT, S.: Evolution in mendelian populations. *Genetics* 16 (1931). — 251. WRIGHT, S.: Evolution in populations in approximate equilibrium. *J. Gen.* 30, 257–266 (1935). — 252. WRIGHT, S.: Genetic principles governing the rate of progress of livestock breeding. *Proc. Am. Soc. An. Prod.*, 32. Ann. Meet., 18–26 (1938). — 253. WRIGHT, S.: Isolation by distance.

Genetics 31 (1946). — 254. WRIGHT, S.: The genetical structure of populations. *Ann. of Eugen.* 15 (1951). — 255. WRIGHT, S.: The theoretical variance within and among subdivisions of a population that is in a steady state. *Genetics* 37, 312–321 (1952). — 256. WRIGHT, S.: Modes of selection. *Am. Nat.* 90, 5–24 (1956). — 257. ZOBEL, B., and B. McELWEE: Plans for progeny testing. *Mim.* 1960.

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung Groß-Lüsewitz
der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin

Das Resistenzverhalten einiger Kartoffelsorten gegenüber dem S-Virus und die Möglichkeit der S-Virussanierung in der Kartoffelerhaltungszucht

Von M. SCHOLZ

Einleitung

Die Aufgabe der Kartoffelerhaltungszucht besteht in der Erzeugung von leistungsfähigem Pflanzgut für die weitere Vermehrung.

Zweck des Zuchtaufbaues ist die Eliminierung aller viruskranken Stauden und Klone sowie die Entfernung aller dem Typ nicht entsprechenden Formen (SCHICK und HOPFE, 1962). Die Forderung, sämtliches viruskranke Material für den weiteren Zuchtaufbau auszuschließen, beinhaltet auch die Beseitigung der latent mit Virus verseuchten Klone, deren Nachweis durch die Einführung des serologischen Testes in die Kartoffelzüchtung serienmäßig möglich geworden ist.

Die Entdeckung des Kartoffel-S-Virus stellt der Kartoffel-Neu- und Erhaltungszüchtung neue Probleme. Es ergibt sich die Frage, ob alle in den Kartoffeln vorhandenen Viren generell zu bekämpfen oder ob je nach der Aggressivität des Virus unterschiedliche Maßnahmen, von denen noch ein ökonomischer Nutzen zu erwarten ist, durchzuführen sind.

Die Untersuchungen von BRUST (1952), MÜNSTER und PELET (1954), GABRIEL und ROZTROPOWICZ (1959) über die Ertragsbeeinflussung des S-Virus zeigen, daß eine Ertragsminderung von 5–20% auftritt. SCHOLZ (1962) konnte für das Gebiet der DDR eine Ertragsdepression von 12% im Mittel aller Sorten und Anbauorte nachweisen. Dazu kommt, daß der Stärkegehalt der Kartoffeln durch das S-Virus negativ beeinflusst wird (SCHOLZ, 1964). Die ertragsmindernde Wirkung des S-Virus kommt nach den angeführten Versuchsergebnissen etwa der Ertragsminderung durch das Kartoffel-X-Virus gleich. Von diesem Gesichtspunkt wäre die S-Virussanierung bei allen verseuchten Sorten zweckmäßig und der Einsatz der Neuzüchtung zur Schaffung S-Virus resistenter Formen notwendig.

Die Schwierigkeit, diese Aufgabe zu lösen, besteht darin, daß das S-Virus im Weltkartoffelsortiment überwiegend latent verbreitet und daß kaum Zuchtmaterial mit hoher S-Virusresistenz vorhanden ist.

In den nachfolgenden Untersuchungen sind verschiedene Anbaustufen auf ihre S-Virusverseuchung geprüft worden, um daraus Schlußfolgerungen für die zweckmäßige Form der S-Virussanierung in der Kartoffelerhaltungszucht ziehen zu können. Des weiteren sollte untersucht werden, ob ein unterschiedliches Resistenzverhalten der Sorten gegenüber die-

sem Virus vorhanden ist, das durch Kombination weiter vererbt wird.

Versuchsdurchführung und Ergebnisse

Der serologische Test wurde nach der von VAN SLOGTEREN (1955) beschriebenen Mikro-Präzipitationsmethode vorgenommen. Dabei wurde das Übergießen der Tropfen mit Paraffinöl unterlassen. Um der Austrocknung vorzubeugen, wurde der Saft- und Serumanteil erhöht (für 80–100 Teste 1 ml Serum). Das für die Tests benötigte S-Anti- und Normalserum wurde im Institut für Pflanzenzüchtung Groß-Lüsewitz hergestellt. Für die Serumbereitstellung danke ich Herrn Dr. HAMANN.

Alle durchgeführten Untersuchungen wurden im Institut für Pflanzenzüchtung Groß-Lüsewitz und der Zucht Abteilung des VEG Saatzeit Bütow vorgenommen.

1. S-Virusverseuchung verschiedener Anbaustufen

1960/61 wurden mehrere Sorten und deren Anbaustufen auf ihre S-Virusverseuchung untersucht. Das dafür benötigte Pflanzenmaterial wurde aus Augenstecklingsproben verschiedener Herkunft entnommen. Die Ergebnisse sind in den Tabellen 1 und 2 in absoluten und Prozent-Zahlen dargestellt. Die Gliederung der Sorten erfolgte nach der prozentualen Verseuchung der Anbaustufe Elite (E). Danach steht in beiden Untersuchungsjahren die Sorte Ora an erster und Merkur an letzter Stelle. Die Versuchsergebnisse von 1960 konnten, von geringen Abweichungen abgesehen, 1961 bestätigt werden. Die Rangfolge der Sorten ist gleichzusetzen mit ihrem Resistenzverhalten gegenüber dem S-Virus, da die Anbaustufe E durch keinerlei Tests auf S-Virus beeinflusst wurde. Der Einfluß des Vermehrers durch eine mögliche visuelle Selektion ist nach den Untersuchungsergebnissen der Anbaustufe E bei Frühmölle und Aquila nicht gegeben. Daß dieser Einfluß im Zuchtgarten möglich ist, zeigt die vergleichsweise angeführte prozentuale Verseuchung der Zuchtgarten-Elite (Zg. E). Sie ist im Vergleich zur E bei allen geprüften Sorten bedeutend geringer, auch bei solchen Sorten wie z. B. Fink, Apollo, Vera, Sperber und Merkur, bei denen die S-positiven Klone für den weiteren Zuchtaufbau nicht durch den serologischen Test entfernt wurden.