

Selektionseffekte waldbaulicher Eingriffe in Forstbestände

GUSTAV VINCENT

Institut der experimentellen Botanik der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften, Brno (ČSSR)

Silvicultural Treatments and their Selection Effects

Summary. Selection can be defined in terms of its observable consequences as the non random differential reproduction of genotypes (Lerner 1958). In the forest stands we are selecting during the improvements-fellings and reproduction treatments the individuals surpassing in growth or in production of first-class timber. However the silvicultural treatments taken in forest stands guarantee a permanent increase of forest production only in such cases, if they have been taken with respect to the principles of directional (dynamic) selection. These principles require that the trees determined for further growing and for forest regeneration are selected by their hereditary properties, i.e. by their genotypes.

For making this selection feasible, our study deals with the genetic parameters and gives some examples of the application of the response, the selection differential, the heritability in the narrow and in the broad sense, as well as of the genetic and genotypic gain. On the strength of this parameter we have the possibility to estimate the economic success of several silvicultural treatments in forest stands.

The mentioned examples demonstrate that the selection measures of a higher intensity will be manifested in a higher selection differential, in a higher genetic and genotypic gain and that the mentioned measures show more distinct effects in the variable populations — in natural forest — than in the population characteristic by a smaller variability, e.g. in many uniform artificially established stands.

The examples of influences of different selection on the genotypes composition of population prove that genetics instructs us to differentiate the different genotypes of the same species and gives us at the same time a new criterions for evaluating selectional treatments. These criterions from economic point of view is necessary to consider in silviculture as advantageous even for the reason that we can judge from these criterions the genetical composition of forest stands in the following generation, it means, within the scope of time for more than a human age.

Der bekannte Genetiker I. M. Lerner (1958) definiert die Selektion als eine differenzierte und nicht zufällige Reproduktion von Genotypen.* Nach dieser Definition könnten wir von einem selektiven Eingriff in einen beliebigen Bestand erst dann sprechen, wenn die zur weiteren waldbaulichen Pflege oder zur Verjüngung ausgewählten Individuen nach ihrem Genotyp bestimmt werden. Durch diese Selektion wird die Frequenz der einzelnen Gene in gegebenem Bestand geändert, was in der Nachkommenschaft dieses Bestandes mit Auftreten von neuen Genkombinationen, d. h. von Individuen mit abgeänderten Merkmalen oder Eigenschaften verbunden ist. In diesem Falle beschränkt sich die Aufgabe der Selektion nicht nur auf die Rolle eines Siebes, sondern beteiligt sich auch an der Bildung von neuen Formen oder Typen gleicher Art.

Den Selektionseffekt beurteilen wir dann nicht nur nach phänotypischen Merkmalen oder Taxationsangaben, sondern auch nach den genetischen Parametern, welche die quantitative Genetik formuliert hat. Zu diesen Parametern gehören: die Wirkung (Response), die Selektionsdifferenz, die Heritabilität sowie der genetische und genotypische Gewinn.

Bei der Feststellung dieser Parameter gehen wir von der Variabilität der Individuen in der gleichen Population aus. Wir sind uns bewußt, daß die Va-

riabilitätsanalyse der Merkmale einzelner Individuen einer Population sowohl Grundlagen zur Beurteilung der erblichen Eigenschaften der Population bietet, als auch Richtlinien zu wirtschaftlich erfolgreicher Selektion geben kann.

Variabilität der Baumindividuen und ihre Selektion

Bei den Baumindividuen innerhalb einer Population drückt sich die Variabilität teils in Form nicht erblicher Modifikationen, teils in Form erblicher, durch Rekombinationen und Mutationen entstehender Variationen aus.

Wenn wir Bäume in einem Bestand in Klassen z. B. nach ihrer abgestuften Stammhöhe einteilen und den Anteil der Individuen in einzelnen Klassen darstellen, bekommen wir ein Histogramm (Abb. 1). Bei einer großen Zahl an Bäumen und kleiner Abstufung der Höhenklassen geht die gebrochene Linie des Histogramms in eine Kurve über. In einem Bestand, der sich mit seiner Zusammensetzung einer natürlichen Population nähert, entspricht diese Kurve oft der Normalverteilung einzelner Individuen. Die

* "Selection can be defined in terms of its observable consequences as non-random differential reproduction of genotypes."

Normalverteilung wird mittels sog. Dichtefunktion

$$f(x) = \frac{1}{\sigma \sqrt{2\pi}} e^{-\frac{1}{2} \left(\frac{x-\mu}{\sigma}\right)^2}$$

ausgedrückt.

Die Gleichung hat den Parameter der Lage μ und den Skalenparameter σ . μ entspricht dem Mittelwert der in Natur vorkommenden Gesamtheit, σ ihrer Standardabweichung* — dem Streuungsmaß der Werte x vom Mittelwert. Das Bild der Normalverteilung ist die Glockenkurve, die symmetrisch zur Koordinate bei $x = \mu$ und asymptotisch zur Abszissenachse ist (Abb. 2).

Durch die Substitution $\frac{x-\mu}{\sigma} = u$ und durch das Multiplizieren der Dichtefunktion mit σ erhalten wir die normierte Gauss-Verteilung, welche mit $\varphi(u)$ bezeichnet wird:

$$\varphi(u) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-u^2/2}. \quad (1)$$

Die Normalverteilung einzelner Individuen in beliebiger Population wird durch das Auftreten von Mutationen sowie durch Einwirkungen der Umwelt in nachfolgenden Generationen geändert.

Die Auslesefaktoren sichern dabei das relative Überwiegen der widerstandsfähigen Typen. Dies äußert sich in den Glockenkurven, welche die Variabilität der einzelnen Generationen der gleichen Population darstellen. Die Glockenkurven der nachfolgenden Generationen werden schmaler, d. h. von beiden Seiten nach innen gedrückt. Wir sprechen deshalb vom Selektionsdruck (siehe Abb. 3).

Demgegenüber, wenn die spontan auftretenden Mutationen die Geschlechtsreife erreichen und in eine bestimmte Population — auch mittels Hybridisation — eingegliedert werden, wird die betreffende Population um neue Typen bereichert. Dadurch wurde die Variabilität vieler Populationen erhöht und dies spiegelt sich in der Normalverteilung der Individuen in einzelnen Generationen derselben Population wider. Durch sog. Mutationsdruck werden die Glockenkurven der nachfolgenden Generationen breiter sein.

Die festgestellte Normalverteilung der Individuen einzelner Populationen oder Bestände muß deshalb auf gegebenem Standort als Ergebnis von gegenseitig wirkendem Selektions- und Mutationsdruck angesehen werden.

Jedoch ändert sich die Verteilung der Individuen mit abweichenden Merkmalen in der gleichen Popu-

* Die Standardabweichung ist die Quadratwurzel der Varianz V , d. h. $\sigma^2 = V$. Die Varianz wird durch $V = \frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{N}$ definiert. Der Zähler drückt die Summe der Quadrate der Differenzen einzelner Werte eines Merkmals von ihrem Mittelwert, der Nenner den Freiheitsgrad der Beobachtungen aus $(N = n - 1)$, wo n die Zahl der Beobachtungen ist.

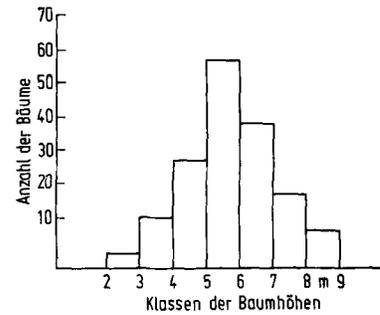


Abb. 1. Histogramm der Baumverteilung in einzelnen Höhenklassen in einem 14-jährigen Kiefernbestand im Revier Zámecký des Forstbetriebes Třeboň

Abb. 2. Glockenkurve, welche die Normalverteilung von Individuen einer Population bezüglich der Stammhöhen dieser Individuen darstellt μ — Mittelwert der Stammhöhen, σ — Standardabweichung

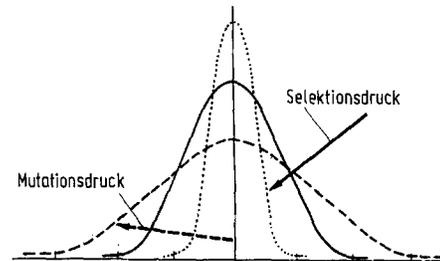
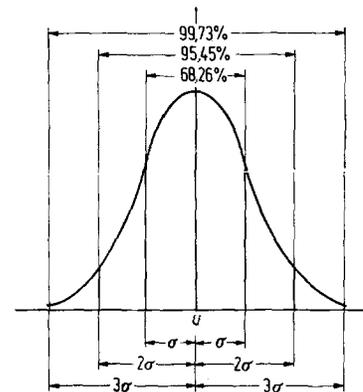


Abb. 3. Graphische Darstellung des Einflusses von Selektion und des Auftretens von Mutationen auf die Normalverteilung der Individuen einer Population

lation auch durch ungleiche Selektionsart. Wir unterscheiden namentlich die stabilisierende, die disruptive und die gerichtete (direktionelle) Selektion (siehe Abb. 4).

Im ersten Fall werden vom gegebenen Bestand Individuen mit extremer Entwicklung, z. B. mit schwächlich hochgewachsenen oder stark zurückbleibenden Stämmen ausgeschieden. Zur weiteren Pflege und zum weiteren Anbau werden die durchschnittlichen und ihnen nahestehenden Individuen bestimmt. Die Bestände erhalten nach solcher Selektion ein uniformiertes Gepräge, können aber in der Nachkommenschaft eine größere Massenproduktion aufweisen.

Wenn in einer Population die durchschnittlichen und ihnen nahestehenden Typen ausgehauen und die extremen Typen belassen wurden, sprechen wir von einer disruptiven Selektion. Solche Eingriffe

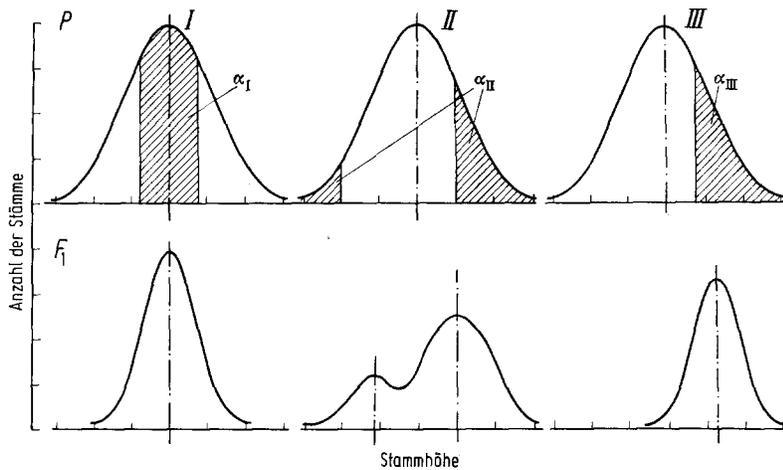


Abb. 4. Effekt der ungleichen Selektion auf die Verteilung der Individuen mit unterschiedlichen Stammhöhen einer Population.
 P — Verteilung der Stammhöhen der Elterngeneration,
 $\alpha_I, \alpha_{II}, \alpha_{III}$ — die zur weiteren Pflege bestimmten (selektierten) Teile der Elterngeneration,
 F_1 — Verteilung der Stammhöhen der ersten Tochtergeneration,
 I — stabilisierende Selektion,
 II — disruptive Selektion,
 III — gerichtete (direktionelle) Selektion

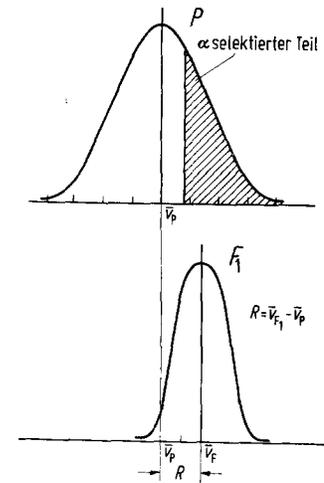


Abb. 5. Wirkung (Response) der Selektion.
 P — Verteilung der Stammhöhen der Elterngeneration eines Bestandes,
 α — der zur weiteren Pflege bestimmte Anteil des Bestandes,
 F_1 — Verteilung der Stammhöhen in der ersten Tochtergeneration gleichen Bestandes

werden in den Forstbeständen ausnahmsweise, und zwar meist nur dann vorgenommen, wenn es nötig ist, bestimmte, auf dem Markt gesuchte Sortimente zu bringen. Dieser Eingriff verspricht in der Nachkommenschaft weder eine größere Massenproduktion, noch eine Erhöhung der Qualitätsholzproduktion, ja er spiegelt sich sogar ungünstig in der Zusammensetzung des Bestandes in der folgenden Generation wider.

Die Erziehungseingriffe, welche zum Anstieg der gesamten Holzproduktion führen und welche Mather (1953) als dynamische Selektion bezeichnet hat, stehen der gerichteten Selektion nahe. Bei solchem Eingriff belassen wir im Bestand vor allem jene Bäume, welche durch wirtschaftlich nützliche Entwicklung gegenüber anderen im Bestand befindlichen Bäumen gleicher Art hervorragen. Der Anteil dieser Individuen wird damit in der folgenden Generation erhöht, und man kann durch Wiederholung solcher Eingriffe die Population zu einer — in gewissem Grade — ständig wachsenden Produktivität führen. Gerade deshalb widmen wir der gerichteten Selektion unsere Aufmerksamkeit und versuchen, ihre wirtschaftliche Zweckdienlichkeit mittels genetischer Parameter auszudrücken.

Selektion und ihre Wirkung

Die Normalverteilung der Individuen mit einem bestimmten Merkmal einer elterlichen Population wird mit der Glockenkurve P dargestellt (Abb. 5). Einen Teil dieser Population, der mit schraffierter

Fläche angedeutet ist, haben wir zur weiteren Pflege und zu weiterem Anbau selektiert. Man bestimmt den Mittelwert der Elterngeneration vor ihrer Selektion — \bar{v}_p und den Mittelwert der neuen Tochtergeneration — \bar{v}_f . Die Wirkung R drückt dann die Differenz zwischen den beiden Mittelwerten aus:

$$R = \bar{v}_f - \bar{v}_p \quad (2)$$

Die Wirkung eignet sich zur Beurteilung des Erfolges oder Mißerfolges der Selektion von Pflanzenbeständen mit kurzem Lebenszyklus, z. B. mancher landwirtschaftlichen Gewächse, nicht aber von Forstbeständen.

Selektionsdifferenz bei unterschiedlichen Erziehungshieben

Zur graphischen Darstellung der Selektionsdifferenz kann wieder jene Glockenkurve dienen, welche die Frequenz der Phänotypenwerte, z. B. der Stammhöhen des gegebenen Bestandes andeutet (Abb. 6). Die schraffierte Fläche stellt den selektierten Teil des

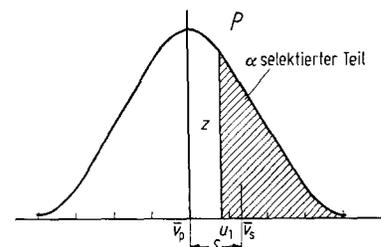


Abb. 6. Selektionsdifferenz S und der selektierte Anteil α des Bestandes

Bestandes dar. Die Abszisse v_s entspricht dem Durchschnitt der Stammhöhen der Bäume, welche zur weiteren Pflege und zum weiteren Anbau ihrer Samen bestimmt sind. Die Selektionsdifferenz S wird dann durch die Gleichung

$$S = \bar{v}_s - \bar{v}_P \tag{3}$$

gegeben.

Dieses Kriterium ist zwar der Wirkung sehr ähnlich, bezieht sich jedoch auf eine Generation derselben Population, und gerade dies erleichtert die Benutzung der Selektionsdifferenz zur Bewertung der waldbaulichen Eingriffe in den Forstbeständen.

Um den Mittelwert \bar{v}_s des selektierten Teiles der Population festzustellen, ist es nötig, von der Gauss-Verteilung (Gl. 1) auszugehen und sowohl die Ordinate z , als auch die Abszisse u_1 des abgeschnittenen Teiles der Glockenkurve zu berechnen. Man benutzt dabei folgende Gleichungen:

$$\Phi(u_1) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^{u_1} e^{-u^2/2} du; \quad z = \varphi(u_1) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \cdot e^{-u^2/2}$$

$$\bar{v}_s = \bar{v}_P + \frac{\sigma \cdot z}{\alpha} \tag{4}$$

Den Berechnungsvorgang haben wir an einigen einfachen Beispielen vorgeführt (Abb. 7).

Unsere Aufmerksamkeit haben wir zwei Populationen von Pappelsämlingen gewidmet. Ihre Höhen wurden in ihrem ersten Jahr nach Abschluß der Vegetation gemessen. Bei der ersten Population der Doppelhybriden wurde die Durchschnittshöhe $v_{1,2}$ mit 30,2 cm und die Standardabweichung ihrer Höhe $\sigma_{1,2}$ mit 11,7 cm festgestellt. Die Sämlinge der zweiten Population, welche einer ungekreuzten Art angehört haben, besaßen eine Durchschnittshöhe $\bar{v}_{3,4} = 28,5$ cm, deren Standardabweichung $\sigma_{3,4} = 3,6$ cm war. Die Normalverteilung der Höhen bei

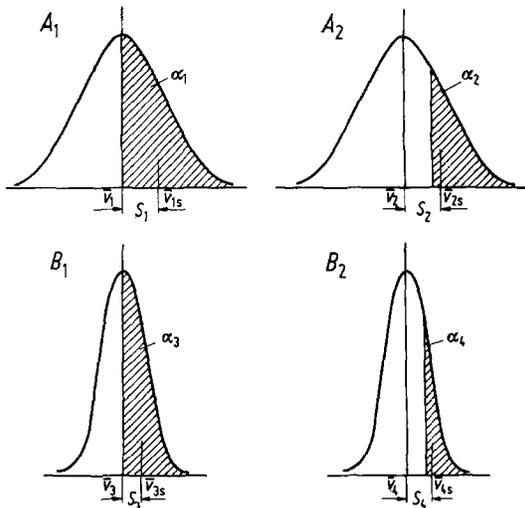


Abb. 7. Selektionsdifferenzen bei ungleicher Selektionsintensität in Beständen unterschiedlicher Variabilität

der ersten Population stellen die Glockenkurven A_1 und A_2 , bei der zweiten Population die Glockenkurven B_1 und B_2 dar. Beide Populationen wurden selektiert. 50% aller Sämlinge waren in einem Teil sowohl der ersten als auch der zweiten Population und nur 20% aller Sämlinge im zweiten Teil der ersten sowie der zweiten Population zur weiteren Pflege belassen.

Beispiel A_1 : Die entsprechende Durchschnittshöhe \bar{v}_{1s} hat man mit Hilfe der Gleichung 4 bestimmt; $\bar{v}_{1s} = v_1 + \frac{\sigma \cdot z}{\alpha_1}$; $z_1 = 0,39894$ fanden wir für $v_1 = 0$ in der Tabelle der Ordinaten der Gauss-Normale, so daß der gesuchte Mittelwert $\bar{v}_{1s} = 0 + \frac{11,7 \cdot 0,39894}{0,50} = 9,3$ cm und die Selektionsdifferenz $S_1 = \bar{v}_{1s} - 0 = 9,3$ cm beträgt.

Beispiel A_2 : Zur Fläche $\alpha_2 = 0,20$ bestimmt man mit Hilfe der Tabellen die Abszisse $u_2 = 0,84^*$ und die ihr entsprechende $z_2 = 0,28034$, so daß

$$\bar{v}_{2s} = \frac{0,28034 \cdot 11,7}{0,20} = 16,4 \text{ cm}, \quad S_2 = 16,4 \text{ cm}.$$

Beispiel B_1 : Zur Fläche $\alpha_3 = 0,50$ gehört die Abszisse $v_3 = 0$ und die Ordinate $\varphi(v_3) = 0,39894$; dann

$$\bar{v}_{3s} = \frac{0,39894 \cdot 3,6}{0,5} = 2,87 \text{ cm}, \quad S_3 = 2,9 \text{ cm}.$$

Beispiel B_2 : Die Fläche $\alpha_4 = 0,20$ wird mittels der Abszisse $\bar{v}_4 = 0,84$ und der Ordinate $\varphi(v_4) = 0,28034$ festgestellt:

$$\bar{v}_{4s} = \frac{0,28034 \cdot 3,6}{0,2} = 5,05 \text{ cm}, \quad S_4 = 5,05 \text{ cm}.$$

Nanson (1967) hat die Berechnung der Selektionsdifferenz vereinfacht. In der schon erwähnten Formel $\bar{v}_s = \bar{v}_P + \frac{\sigma \cdot z}{\alpha}$ hat er $\bar{v}_P = 0$ gestellt und den Bruch durch die Selektionsintensität I ersetzt. Die Selektionsdifferenz wurde dann durch die Gleichung

$$S = \bar{v}_s = I \cdot \sigma \tag{5}$$

ausgedrückt. Nanson hat gleichzeitig die I -Werte für unterschiedliche α -Werte berechnet und in Tafeln zusammengestellt (siehe Tab. 1). Die Berechnung der Selektionsdifferenz wurde dadurch weiter erleichtert. Wir haben nach diesem vereinfachten Vorgang unsere Beispiele berechnet und sind zu folgenden Zahlen gekommen:

$$\begin{aligned} A_1 \cdots S_1 &= 0,8 \cdot 11,7 = 9,36 \text{ cm}, \\ A_2 \cdots S_2 &= 1,4 \cdot 11,7 = 16,38 \text{ cm}, \\ B_1 \cdots S_3 &= 0,8 \cdot 3,6 = 2,88 \text{ cm}, \\ B_2 \cdots S_4 &= 1,4 \cdot 3,6 = 5,04 \text{ cm}. \end{aligned}$$

* Die Abszisse u_2 wird von der Tafel genommen, deren Angaben die Teilflächen unter der Glockenkurve ausdrücken und aus der Gleichung

$$\Phi(u) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^{u_1} e^{-u^2/2} du$$

berechnet.

Tabelle 1. *I*-Werte für gegebene α ; *N*-Werte mehr als 50 (Nanson 1967)

α	0,00	0,01	0,02	0,03	0,04	0,05	0,06	0,07	0,08	0,09
0,0	—	2,66	2,42	2,27	2,15	2,06	1,98	1,92	1,86	1,80
0,1	1,75	1,71	1,67	1,63	1,59	1,56	1,52	1,49	1,46	1,43
0,2	1,40	1,37	1,34	1,32	1,30	1,27	1,25	1,22	1,20	1,18
0,3	1,16	1,14	1,12	1,10	1,08	1,06	1,04	1,02	1,00	0,98
0,4	0,97	0,95	0,93	0,91	0,90	0,88	0,86	0,85	0,83	0,81
0,5	0,80	0,78	0,77	0,75	0,74	0,72	0,70	0,69	0,67	0,66
0,6	0,64	0,63	0,61	0,60	0,58	0,57	0,56	0,54	0,52	0,51
0,7	0,50	0,48	0,47	0,45	0,44	0,42	0,41	0,39	0,38	0,36
0,8	0,35	0,33	0,32	0,30	0,29	0,27	0,26	0,24	0,23	0,21
0,9	0,19	0,18	0,16	0,14	0,13	0,11	0,09	0,07	0,05	0,03
α	0,0001		0,0005		0,001		0,005			
<i>I</i>	4,0		3,6		3,4		2,9			

Diese Werte stimmen mit den Ergebnissen überein, welche wir mit Hilfe der üblichen statistischen Tafeln festgestellt haben.

Eine strengere Selektion bei gleicher Standardabweichung spiegelte sich in einer größeren Selektionsdifferenz der Sämlingshöhen. Von der gesamten Zahl der Sämlinge haben wir in einem Teil der Population 50% der Individuen zur weiteren Pflege belassen, im zweiten Teil der gleichen Population nur 20%. Die strenger selektierten Sämlinge waren um 7 cm (um 75%) größer als die Sämlinge des ersten Teiles der gleichen Population.

Wenn in zwei Populationen gleiche Sämlingsvertretung zur weiteren Pflege belassen wurde, war die Selektionsdifferenz der mehr variablen Population größer als der weniger variablen Population. In unserem Falle hat man die Selektionsdifferenz der Doppelhybride auf 16,4 cm und die der weniger variablen, nicht gekreuzten Pappeln auf 5,1 cm festgestellt. Es ist deshalb zu erwarten, daß die direktionelle Selektion bei gleicher Selektionsintensität in Populationen mit größerer Variabilität einen höheren Effekt als in Populationen mit einer kleineren Variabilität aufweisen wird.

Heritabilitätsbestimmung der meßbaren Merkmale

Das Meßergebnis eines Merkmals stellt den phänotypischen Wert dar, der in Komponenten zerlegt werden kann, und zwar in Komponenten, die durch ungleiche Ursachen gegeben sind. Wir unterscheiden die genetisch bedingten Abweichungen und die durch Umwelt gegebenen. Es wird angenommen, daß der Genotyp die Gesamtheit aller Erbfaktoren der einzelnen Organismen und der Phänotyp das durch die Gesamtheit der Umwelteinflüsse gegebene Erscheinungsbild einzelner Organismen darstellt, so daß

$$P = G + U. \quad (6)$$

Wenn wir voraussetzen, daß keine Korrelation zwischen dem Genotyp und der Umwelt besteht, kann die Varianz eines bestimmten Merkmals des Phänotyps der Organismen durch die Summe der

Varianzen des gleichen Merkmals, welche bei den Organismen durch genetische und äußere Einflüsse gegeben ist, ausgedrückt werden:

$$V_P = V_G + V_U; \quad \sigma_P^2 = \sigma_G^2 + \sigma_U^2. \quad (7)$$

Man hat festgestellt, daß manche Polygene durch ihre Dominanz oder Epistasie als Interaktionen zur Geltung kommen. Die Varianz des Genotyps $V_G(\sigma_G^2)$ zerlegen wir deshalb in die additive Komponente σ_A^2 und in Komponenten, welche durch die Dominanz und Epistasie oder — allgemein — durch die Interaktion der Polygene σ_I^2 gegeben sind. Die genotypische Varianz wird dann mit Hilfe der Gleichung

$$\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_I^2 \quad (8)$$

berechnet.

Der Anteil des Genotyps einerseits und der der Umwelt andererseits wird durch das Verhältnis von Varianzen ausgedrückt und mit dem Symbol h^2 bezeichnet*.

Tabelle 2. Kombination der Gameten *A, a*

Gametenfrequenz	<i>p A</i>	<i>q a</i>
<i>p A</i>	$q^2 A A$	$p q A a$
<i>q A</i>	$p q A a$	$q^2 a a$

Frequenzverhältnis der Genotypen:

$$p^2 A A : 2 p q A a : q^2 a a$$

Unter Heritabilität im engeren Sinne h_e^2 versteht man das Verhältnis der additiven genetischen Varianz σ_A^2 zur phänotypischen Varianz σ_P^2

$$h_e^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2}. \quad (9)$$

Die Heritabilität im weiteren Sinne h_w^2 wird als Verhältnis der totalen genetischen Varianz σ_G^2 zur phänotypischen Varianz σ_P^2 definiert:

$$h_w^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_P^2}. \quad (10)$$

* Das Symbol h^2 hat Wright (1921) für die Heritabilität eingeführt. h^2 entspricht jedoch nicht dem Quadrat dieses Koeffizienten.

Beide Verhältnisse werden gewöhnlich in Prozenten der phänotypischen Varianz ausgedrückt. Den Erblichkeitsgrad einzelner Merkmale bei den vegetativ vermehrten Individuen schätzen wir nach der Heritabilität im weiteren Sinne, den Erblichkeitsgrad der Merkmale bei den generativ vermehrten Populationen nach der Heritabilität im engeren Sinne. Im letzten Fall setzen wir voraus, daß die Varianz der geprüften Merkmale durch additive Wirkung der Polygene gegeben ist.

Wir führen in der Tab. 3 Angaben an, welche als Durchschnittskoeffizienten der Heritabilität einiger Taxationswerte oder Merkmale der Kiefer, der Hängebirke und der Kryptomerie von verschiedenen Autoren festgestellt wurden.

Die Heritabilitätsbestimmung erleichtert die Auswahl der Baumindividuen, die aus wirtschaftlichen Gründen zur weiteren Pflege bestimmt sein sollen. Falls es sich um Merkmale mit einer hohen Heritabilität handelt, kann man annehmen, daß die Produktivität des nach diesen Merkmalen selektierten Bestandes auch durch Selektionseingriffe kleiner Intensität erhöht wird. Wenn jedoch die Selektion nach einem Merkmal mit niedriger Heritabilität

durchgeführt wird, kann man einen merklichen Wirtschaftserfolg erst nach einem intensiven Selektionseingriff erwarten.

Genetischer und genotypischer Gewinn der Selektion

Auf Grund der Heritabilitätsbestimmung der meßbaren Merkmale einzelner Holzarten sowie ihrer Typen ist es möglich, auch den Effekt der selektiven Eingriffe in den Forstbeständen abzuschätzen. Wir gehen dabei von der Selektionsdifferenz, d. h. von der Gl. 5: $S = v_s = I \cdot \sigma$ aus und suchen, wie die Selektionsdifferenz sich in der Tochtergeneration widerspiegelt. Deshalb multiplizieren wir den Wert $I \cdot \sigma$ mit h^2 — mit der Heritabilität der Merkmale von ausgesuchten Individuen, wodurch wir die Wirkung erhalten. Die genetische Wirkung $R(G)$ wird mit der Gleichung

$$R(G) = I \cdot \sigma_p \cdot h_s^2 \quad (11)$$

und die genotypische Wirkung $R(A)$ mit der Gleichung

$$R(A) = I \cdot \sigma_p \cdot h_w^2 \quad (12)$$

ausgedrückt.

Tabelle 3. Heritabilität der Merkmale einiger Baumarten

Baumart	Merkmal	Heritabilitätskoeffizient in % im		Nach der Feststellung von
		weiteren Sinne	engeren Sinne	
<i>Betula verrucosa</i> Ehr.	durchschnittliche Baumhöhe in gleichem Gebiet	78	69	K. Stern (1962)
dtto.	durchschnittliche Baumhöhe von vier Birken in demselben Gebiet	71	59	dtto.
<i>Pinus silvestris</i> L.	Baumhöhe der gekreuzten Individuen	—	53	E. Eklundh-Ehrenberg (1963)
dtto.	Quotient der Baumhöhe und der Astlänge im			
	ersten Quirl	—	51	dtto.
	zweiten Quirl	—	28	
	dritten Quirl	—	71	
	vierten Quirl	—	86	
dtto.	Abneigung der Äste des			
	zweiten Quirls	—	38	dtto.
	dritten Quirls	—	61	
	vierten Quirls vom Stamme	—	48	
dtto.	Zahl der Äste im			
	ersten Quirl	—	26	dtto.
	zweiten Quirl	—	21	
	dritten Quirl	—	25	
	vierten Quirl	—	29	
dtto.	durchschnittliche Baumhöhe	82	—	J. W. Wright (1963)
<i>Cryptomeria japonica</i> Don.	dtto.	68	—	R. Toda (1958)
dtto.	Brusthöhendurchmesser in 1,3 m	58	—	dtto.
dtto.	Baumhöhe	89	—	R. Toda (1963)
dtto.	Brusthöhendurchmesser in 1,3 m	84	—	dtto.

Das Messen der äußeren Merkmale der Baumarten ergibt nur ihre phänotypischen Werte, z. B. ihre Holzproduktion in m^3 , d. h. das äußere Bild von genotypischen Werten, welche bei einzelnen Bäumen durch gegebene Standortverhältnisse geändert worden sind. Wie schon erwähnt wurde, drücken wir dies mit einfacher Gleichung 6 aus: $P = G + U$. In einer Population oder in einem Bestand kann man jedoch voraussetzen, daß die Summe dieser Änderungen der einzelnen Bäume des gleichen Bestandes gleich Null ist, so daß $\sum U = 0$.

Der Durchschnitt der phänotypischen Werte, der für ein Merkmal in einem Bestand festgestellt wurde, entspricht dem Durchschnitt der genotypischen Werte des gleichen Merkmals, so daß: $\bar{P} = \bar{G}$.

Man kann deshalb die Gl. 11 und 12 in folgender Form schreiben:

$$\frac{R(G)}{\bar{G}} = \frac{I \cdot \sigma_P \cdot h_e^2}{\bar{P}}$$

$$\frac{R(A)}{\bar{G}} = \frac{I \cdot \sigma_P \cdot h_w^2}{\bar{P}}$$

Die Brüche $\frac{R(G)}{\bar{G}}$, $\frac{R(A)}{\bar{G}}$ drücken den genetischen Gewinn ΔG_1 und den genotypischen Gewinn ΔG_2 aus. Das Verhältnis $\frac{\sigma_P}{\bar{P}}$ entspricht dem Variationskoeffizienten v^* . Beide Gleichungen können wir deshalb in folgender Form schreiben:

$$\Delta G_1 = I \cdot h_e^2 v; \quad \Delta G_2 = I \cdot h_w^2 v. \quad (13, 14)$$

Über die Anwendung beider Gleichungen zur Schätzung der Effekte von Selektionseingriffen in den Forstbeständen belehren uns zwei Beispiele. Das erste Beispiel bezieht sich auf generativ vermehrte Bestände, das zweite Beispiel auf Bestände, deren Individuen vegetativ vermehrt wurden.

Beispiel I: Ein geschulter oder erfahrener Forstwirtschaftler bestimmt zur Verjüngung nur gutgeformte Bäume, die in dem betreffenden Bestände über andere durch ihr Höhenwachstum herausragen. Er ist jedoch in Verlegenheit, wie intensiv er bei den Verjüngungshieben den alten Bestand selektieren soll. Vor ihm steht z. B. die Frage, wie groß die genetischen Gewinne in einem reinen Anflug von Kiefern-sämlingen zu erwarten sind, wenn aus der Gesamtzahl der Bäume des alten Bestandes 30, 25, 20 oder 10% von Bäumen zur Ansamung bestimmt sind.

Es handelt sich in diesem Falle um einen haubaren, reinen, gleichaltrigen Kiefernbestand, der auf einer Fläche von 1,7 ha mehr als 1000 Bäume hat.

Die durchschnittliche Baumhöhe $H = 23$ m,
die Standardabweichung der Baumhöhe $\sigma = \pm 3,2$ m

* Der Variationskoeffizient V ist der Quotient der Standardabweichung und des arithmetischen Durchschnitts der Werte des bestimmten Merkmals der Individuen einer Population.

der Variationskoeffizient der Baumhöhe

$$v = \frac{100 \sigma}{H} = 13,9\%$$

Die Heritabilität der Baumhöhe im engeren Sinne ist nach den Berechnungen von

Eklundh-Ehrenberg (1963) $h_e^2 = 53\%$,

der genetische Gewinn $\Delta G_1 = I h_e^2 v$.

Die Werte der Selektionsintensität I für den ungleichen Anteil der zur Ansamung belassenen Bäume bestimmen wir aus der Tab. 1:

$\alpha_1 = 30\%$	$I = 1,16$	$\Delta G_1 = 1,16 \cdot 0,53 \cdot 13,9 = 8,9\%$
$\alpha_2 = 25\%$	$I = 1,27$	$\Delta G_1 = 1,27 \cdot 0,53 \cdot 13,9 = 9,7\%$
$\alpha_3 = 20\%$	$I = 1,40$	$\Delta G_1 = 1,4 \cdot 0,53 \cdot 13,9 = 10,7\%$
$\alpha_4 = 10\%$	$I = 1,75$	$\Delta G_1 = 1,75 \cdot 0,53 \cdot 13,9 = 13,4\%$

Die Angaben, die den genetischen Gewinn der Nachkommenschaft eines ungleich selektierten Bestandes ausdrücken, bestätigen die Voraussetzung, nach welcher es durch die gerichtete Selektion möglich ist, einen Anflug von Sämlingen zu erhalten, deren Höhenwachstum um 9–13% höher als der des Mutterbestandes ist. Eine intensivere Auslese, die einer Verminderung des Anteiles der Mutterbäume von 30% auf 10% entsprach, wies auf eine Erhöhung des genetischen Gewinnes um 4,5% hin.

Beispiel II: Als maßgebender Faktor der Evolution von Organismen wird heutzutage die natürliche Auslese gehalten. Schon deshalb selektieren die Forstwirte nicht nur die Bestände der Nadelhölzer, sondern auch die der Laubhölzer. Besondere Aufmerksamkeit wird der Selektion der neuen Pappelkultivare gewidmet, da z. B. manche Klone der Pappel Robusta* oder einiger italienischer Kultivare auf den Auböden der Süd-Slowakei jährlich pro ha sogar 20 m^3 Derbholz produzieren.

Aus den unterschiedlichen Klonen müßten jedoch für bestimmte Gebiete oder Lagen genügend widerstandsfähige Individuen ausgewählt werden. Der Wirtschaftler steht oft vor der Frage, ob er aus einem haubaren Pappelbestand desselben Kultivars 15, 10 oder nur 5% der in diesem Bestand vertretenen Individuen zur vegetativen Vermehrung bestimmen soll. Anders gesagt, er fragt, was für ein genotypischer Gewinn bei ungleicher Selektionsintensität zu erwarten ist.

Der für dieses Beispiel gewählte 30jährige Bestand der Pappel Robusta hat auf einer Fläche von 2,2 ha mehr als 200 Bäume.

Die durchschnittliche jährliche
Produktion des Bestandes $\bar{m} = 17,8$ m^3 ,

die Standardabweichung
dieser Produktion $\sigma = \pm 3,4$ m^3 ,

* *Populus euroamericana* (Dode) Guinier cv. *robusta*.

der Variationskoeffizient

dieser Produktion $v = \frac{100 \sigma}{\bar{m}} = 19,1\%$.

Die Heritabilität der Produktion der vegetativ vermehrten Individuen (Abschätzung) $h_w^2 = 90\%$,

der genotypische Gewinn $G_2 = I \cdot h_w^2 \cdot v$.

Die Selektionsintensität I für den ungleichen Anteil der zur Vermehrung bestimmten Individuen wird aus der Tab. 1 bestimmt:

$\alpha_1 = 15\%$	$I = 1,56$	$\Delta G_2 = 1,56 \cdot 0,9 \cdot 19,1 = 26,8\%$
$\alpha_2 = 10\%$	$I = 1,75$	$\Delta G_2 = 1,75 \cdot 0,9 \cdot 19,1 = 30,1\%$
$\alpha_3 = 5\%$	$I = 2,06$	$\Delta G_2 = 2,06 \cdot 0,9 \cdot 19,1 = 35,4\%$

Die berechneten Werte des genotypischen Gewinnes weisen darauf hin, daß eine intensive Selektion der zur vegetativen Vermehrung bestimmten Pappelindividuen eine Erhöhung der Holzproduktion der Nachkommenschaft um 3,3%, ja sogar 8,6% verspricht.

Selektion nach Qualitätsmerkmalen

Aus wirtschaftlichen Gründen genügt es nicht, bei der gerichteten Selektion nur Baumindividuen nach ihren meßbaren, quantitativen Merkmalen zu wählen. Es ist nötig, auch jene Individuen zur weiteren waldbaulichen Pflege zu bestimmen, deren Genotyp eine gute Resistenz gegen äußere Einflüsse aufweist und eine genügende Produktion an Qualitätsholz verspricht. Die neuen Fortschritte in der Populationsgenetik geben auch dazu sehr nützliche Ratschläge und berücksichtigen dabei gleichzeitig die genetische Zusammensetzung der selektierten Bestände.

Man nimmt an, daß sich die Zusammensetzung der natürlichen Hochwälder der Zusammensetzung der panmiktischen Populationen mit heterozygoten und homozygoten Individuen nähert und daß man den Einfluß der unterschiedlichen Selektionseingriffe auf die genetische Zusammensetzung solcher Wälder nach einigen Modell-Populationen der Holzarten abschätzen kann.

Wenn wir von einer Elterngeneration (P) der Heterozygoten mit Allelen A und a ausgehen, dann beträgt die Frequenz des Genotyps Aa 100% (die Frequenz p der Allele A ist in diesem Fall 50% und die der Allele $a \dots q = 50\%$; $p + q = 1$). In der Nachkommenschaft einer solchen hypothetischen Elterngeneration treten nach dem bekannten Kombinationsschema (Tab. 2) drei Genotypen auf: AA , Aa und aa . Die Frequenz der Genotypen AA ist in dieser Nachkommenschaft p^2 , die der Genotypen $Aa \dots 2pq$ und die der Genotypen $aa \dots q^2$.

Dementsprechend kann die Zusammensetzung einer Population mit zwei Allelen A , a durch die Gleichung

$$p^2 + 2pq + q^2 = (p + q)^2 = 1 \quad (15)$$

ausgedrückt werden.

Solange sich eine Population im Gleichgewicht befindet, bleibt die Frequenz der homozygoten und heterozygoten Individuen — nach dem Hardy-Weinberg'schen Gesetz — unverändert. Dieses Gleichgewicht wird jedoch durch Auftreten von Mutationen oder durch selektive Eingriffe gestört.

Wenn wir aus einer Population von der Zusammensetzung

$$p^2 AA + 2pq Aa + q^2 aa = 1$$

alle wenig widerstandsfähigen Individuen aa ausscheiden, ist das Glied $q^2 \cdot aa = 0$. Die Zusammensetzung der so selektierten Population entspricht dann dem Ausdruck:

$$\frac{p^2}{p^2 + 2pq} AA + \frac{2pq}{p^2 + 2pq} Aa = 1.$$

Die Allele a bleiben jedoch Mitglied der selektierten Population und ihre Frequenz in der nächsten Generation q' kann aus der Gleichung

$$q' = \frac{pq}{p^2 + 2pq} = \frac{q}{1 + q}$$

berechnet werden.

Wenn eine sog. totale Selektion gegen die wenig widerstandsfähigen Individuen einer Generation einer bestimmten Population geführt wird, werden die Allele a aus dieser Population nicht vollständig ausgeschieden. Die wenig resistenten Individuen aa erscheinen in der Nachkommenschaft wieder. Jedoch werden sie in der Nachkommenschaft bedeutend weniger vertreten sein als in den Mutterbeständen vor ihrer Selektion.

Falls die Verjüngungs- und Erziehungshiebe vor allem die Steigerung der Qualität der produzierten Holzmasse verfolgen, ist es nötig, die Protzen aus den vorwüchsigen Heterozygoten und gleichzeitig auch die wirtschaftlich minderwertigen, meist rezessiven Baumindividuen teilweise auszuschalten.

Die Zusammensetzung einer Population $p^2 AA + 2pq Aa + q^2 aa = 1$ kann man nach einer partiellen Selektion der Heterozygoten Aa durch den Selektionskoeffizienten s_2 und nach einer partiellen Selektion der rezessiven Individuen aa durch den Selektionskoeffizienten s_1 mittels folgender Gleichung ausdrücken:

$$\frac{p^2}{1 - q(2ps_2 + qs_1)} AA + \frac{2pq(1 - s_2)}{1 - q(2ps_2 + qs_1)} + \frac{q^2(1 - s_1)}{1 - q(2ps_2 + qs_1)} = 1.$$

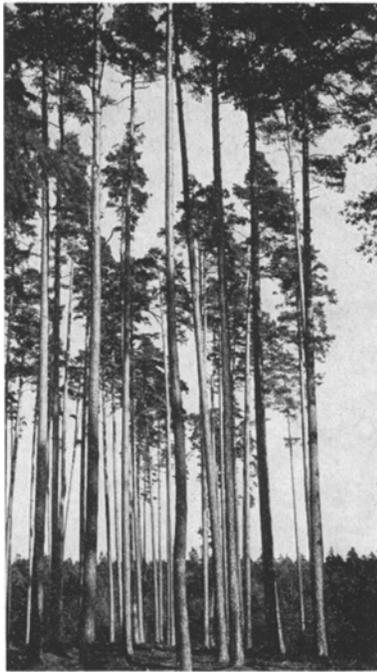


Abb. 8. Forstbetrieb Třeboň (ČSSR), Bestand der „Sudböhmisches Kiefer“, die im Hinblick auf ihre geradschaftigen Stämme mit schwachen Seitenästen als Kultursorte gerechnet werden kann (Foto Ríčný)



Abb. 9. Forstbetrieb Teplá (Böhmen, ČSSR), Fichtenbestand mit geradschaftigen, vollholzigen Stämmen in einer Gegend, wo waldbauliche Maßnahmen seit Anfang des vorigen Jahrhunderts üblich sind (Foto Vincent)



Abb. 10. Forstbetrieb Jemnice (Mähren, ČSSR), Fichtenbestand mit geradschaftigen, vollholzigen Stämmen in einer Gegend, wo waldbauliche Maßnahmen seit Mitte des vorigen Jahrhunderts üblich sind (Foto Vincent)

Die Frequenz der Allele a in dieser selektierten Population

$$q' = \frac{q(1 - p s_2 - q s_1)}{1 - q(2 p s_2 + q s_1)}$$

Die Selektionskoeffizienten s_1 , s_2 gegen die erwähnten beiden Baumgruppen sollen jedoch so gewählt werden, daß die rezessiven Baumindividuen nicht einen höheren Anteil in der Nachkommenschaft als im Mutterbestande vertreten.

Eingriffe, bei welchen die sofortige Nachfrage nach bestimmten Sortimenten berücksichtigt wird und durch welche die widerstandsfähigen und schnellwachsenden Individuen aus den jungen Beständen entfernt werden, spiegeln sich ungünstig in der Zusammensetzung dieser Bestände und in ihrer Holzproduktion wider (siehe disruptive Selektion, Seite 365). Die Entwertung der Produktion wird nach einer Wiederholung solcher Eingriffe in mehrere Generationen derselben Bestände gesteigert.

Durch selektiven Eingriff in einer Generation wird die Zusammensetzung der Populationen der Fremdbefruchter nur vorübergehend geändert. Die Heranziehung von Kultursorten setzt mehrfache Wiederholung der Selektion in einer ganzen Reihe von Generationen voraus (recurrent selection, Hull, 1945). Es genügt, auf unsere Getreidefrüchte, welche mehrere Jahrhunderte gezüchtet wurden und weiter selektiert werden, hinzuweisen.

Manche Durchforstungen, die in mehreren Generationen derselben Forstbestände durchgeführt worden sind, stehen einer wiederholten Selektion sehr nahe. In Gegenden, wo waldbauliche Maßnahmen eine langdauernde Tradition haben, kommen Forstbestände vor, deren herrschende Bäume auffallend geradschaftige und vollholzige Stämme haben. Manche Bäume dieser Bestände liefern wirtschaftlich wertvollere Sortimente als Bäume der gleichen Art in Naturwäldern (siehe Abb. 8–10). Die ersten Bestände, deren herrschende Bäume einer „Kultursorte“ ähneln, werden oft als „Plusbestände“ klassifiziert.

Zusammenfassung

Die Selektion wird von Lerner (1958) als eine differenzierte und nicht zufällige Reproduktion von Genotypen definiert. Nach dieser Definition könnten wir von einem selektiven Eingriff in beliebigen Bestand erst dann sprechen, wenn die zur weiteren waldbaulichen Pflege oder zur Verjüngung ausgewählten Individuen nach ihrem Genotyp bestimmt werden. Durch diese Selektion wird die Frequenz der einzelnen Gene im gegebenen Bestand geändert, was in der Nachkommenschaft dieses Bestandes mit Auftreten von neuen Genkombinationen, d. h. von Individuen mit abgeänderten Merkmalen oder Eigenschaften verbunden ist. In diesem Falle beschränkt sich die Aufgabe der Selektion nicht nur auf die Rolle

eines Siebes, sondern beteiligt sich auch an der Bildung von neuen Formen oder Typen gleicher Art.

Den Selektionseffekt beurteilen wir dann nicht nur nach phänotypischen Merkmalen oder Taxationsangaben, sondern auch nach den genetischen Parametern, welche die quantitative Genetik formuliert hat. Zu diesen Parametern gehören: die Wirkung (Response), die Selektionsdifferenz, die Heritabilität sowie der genetische und genotypische Gewinn.

Bei der Feststellung dieser Parameter gehen wir von der Variabilität der Individuen in der gleichen Population aus. Wir sind uns bewußt, daß die Variabilitätsanalyse der meßbaren Merkmale einzelner Individuen einer Population sowohl Grundlagen zur Beurteilung der erblichen Eigenschaften der Population bietet, als auch Richtlinien zu wirtschaftlich erfolgreicher Selektion geben kann.

Aus wirtschaftlichen Gründen genügt es aber nicht, bei der Selektion nur Baumindividuen nach ihren meßbaren, quantitativen Merkmalen zu wählen. Es ist nötig, auch jene Individuen zur weiteren waldbaulichen Pflege zu bestimmen, deren Genotyp eine gute Resistenz gegen äußere Einflüsse aufweist und eine genügende Produktion an Qualitätsholz verspricht. Die neuen Fortschritte in der Populationsgenetik geben auch dazu sehr nützliche Ratschläge.

Es wurden deshalb mit Hilfe der genetischen Parameter für ungleiche Selektionsintensität sowohl die Selektionseffekte berechnet, als auch der Einfluß der unterschiedlichen Selektionsart auf die Zusammensetzung einer Modell-Population verfolgt.

Nach den angeführten Beispielen kann man behaupten, daß die Berechnung der einzelnen genetischen Parameter durch zweckdienliche Tabellen bedeutend vereinfacht wurde und daß die neuen Studien der Populationsgenetik die Beurteilung der Zusammensetzung der ungleich selektierten Forstbestände wesentlich erleichtert haben. Die Genetik bietet uns deshalb gut anwendbare neue Kriterien

zur Bewertung der selektiven Eingriffe in Forstbestände, Kriterien, welche als wirtschaftlich wichtig angesehen werden, da man nach ihnen die Zusammensetzung der Bestände in der nächsten Generation — d. h. in einer Zeitspanne, welche oft die Länge des durchschnittlichen Menschensalters überschreitet — abschätzen kann.

Literatur

1. Eklundh-Ehrenberg, C.: Genetic Variation in Progeny Tests of Scots Pine (*Pinus silvestris* L.). *Studia Forestalia Suecica* Nr. 10, 1–135 (1963). — 2. Falconer, D. S.: Introduction to quantitative genetics. London: Oliver and Boyd 1964. — 3. Hattemer, H. H.: Estimates of Heritability. In: Forest Tree Breeding Research, FAO/Forgen 63–2a/3, 14 (1963). — 4. Hiorth, G. E.: Quantitative Genetik. Berlin-Heidelberg-New York: Springer-Verlag 1963. — 5. Hull, F. H.: Recurrent Selection and Specific Combining Ability in Corn. *J. Am. Soc. Agr.*, 37, 134–145 (1945). — 6. Lerner, I. M.: The Genetic Basis of Selection. New York: John Wiley and Sons 1958. — 7. Leroy, H.: Statistische Methoden der Populationsgenetik. Basel: Birkhäuser 1960. — 8. Mather, K.: The Genetical Structure of Populations. Symp. Soc. Exp. Biol. 7, 66–95 (1953). — 9. Nanson, A.: Tables de la différentielle de sélection dans la distribution normale (0,1). *Biométrie-Praximétrie VIII* (1) 40–51 (1967). — 10. Nanson, A.: Perspectives d'amélioration en première génération par sélection des provenances. Kongress IUFRO in München 1967. — 11. Stern, K.: Über einige populationsgenetische Probleme der Auslese bei Forstpflanzen. *Centralbl. f. d. ges. Forstwesen* 78, 197–216 (1961). — 12. Stern, K.: Über die relative Bedeutung von Erbgut und Umwelt für die Variation einiger Merkmale innerhalb von Waldbaum-Populationen. *Forstl. Mitteilungen* 8. — 13. Toda, R.: Variation and Heritability of some quantitative characters in *Cryptomeria*. *Silvae Genetica* 7, 87–93 (1958). — 14. Toda, R.: Mass selection and heritability studies in forest tree breeding. FAO (Forgen 63–2a) 2, 7 (1963). — 15. Vincent, G.: Selekcce v lesních porostech a její genetické podklady. *Lesnický časopis* 13, 239–307 (1967). — 16. Weber, E.: Mathematische Grundlagen der Genetik. Jena: VEB G. Fischer 1967. — 17. Wright, J. W.: Genetics of Forest tree Improvement. FAO, Forestry and Forest Products Studies, No. 16, Rome (1963). — 18. Wright, S.: Systems of Mating. *Genetics* 6, 111–178 (1921).

Eingegangen am 10. November 1972

Angenommen durch H. Stubbe

Doz. Dr. Gustav Vincent, Dr. Sc.,
Institut d. experimentellen Botanik
d. Tschechoslowakischen Akademie d. Wissen-
schaften
Poříčí 3b
Brno (ČSSR)