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

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 111 (1960)

Heft: 3

Artikel: Über einen grundsätzlichen Unterschied der forstlichen Saat- und Pflanzgutgesetzgebung in der Schweiz und der Bundesrepublik Deutschland

Autor: Stern, K.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-765616

Nutzungsbedingungen

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

Conditions d'utilisation

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

Terms of use

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

Download PDF: 07.07.2025

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

Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen
Journal forestier suisse

111. Jahrgang März 1960 Nummer 3

Über einen grundsätzlichen Unterschied der forstlichen Saat- und Pflanzgutgesetzgebung in der Schweiz und der Bundesrepublik Deutschland

Von *K. Stern*[1] Oxf. 232.411.1

(Aus der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft in Reinbek, Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung Schmalenbek)

In der Diskussion um das neue forstliche Saat- und Pflanzgutgesetz der Bundesrepublik wurde mehrfach darauf hingewiesen, daß die naturwissenschaftlichen Grundlagen für manche Bestimmungen des Gesetzes nach wie vor unzulänglich seien. Dieser Einwand ist sicher richtig, kann aber nur so verstanden werden, daß spezielle Untersuchungen an den vom Gesetz erfaßten Baumarten noch ausstehen. Hingegen ist nicht daran zu zweifeln oder gezweifelt worden, daß die aus der allgemeinen Genetik bekannten Gesetzmäßigkeiten auch für diese Baumarten gelten und infolgedessen als Grundlage auch der forstlichen Saatgutgesetzgebung dienen können.

Immerhin war diese Unsicherheit mit entscheidend für den Verzicht auf «Verwendungszwang» im deutschen Gesetz: Während das schweizerische bei den Hauptbaumarten die Verwendung bestimmter Herkünfte bei der Walderneuerung vorschreibt, überläßt man in der Bundesrepublik die Wahl der zu verwendenden «Rassen» dem Waldbesitzer.

Nachdem in zwei früheren Aufsätzen (Stern 1956, 1959) populationsgenetische Fragen der Bestandesanerkennung besprochen und Richtzahlen für die minimale Klonzahl in Samenplantagen erarbeitet wurden, soll an dieser Stelle versucht werden, die Fundierung des «Verwendungszwanges» zu untersuchen. Im Anschluß daran sollen Maßnahmen erörtert werden, die geeignet sind, etwa zu erwartende und nachteilige Folgen des Verzichts auf Verwendungszwang zu kompensieren. Auch diesmal bilden neuere Ergebnisse der Mendelgenetik den Ausgangspunkt der Erörterungen, insbesondere solche der auf der Mendelgenetik aufbauenden Populationsgenetik und Evolutionslehre. Wir nehmen an, daß sie auch für unsere Baumarten uneingeschränkt gültig sind, und als Beleg für diese Annahme wollen wir einige Versuchsergebnisse vorausschicken. Diese mögen für den Forstmann

[1] Die experimentellen Untersuchungen wurden durch stete Förderung Herrn Prof. Dr. Langners, Direktor des Institutes für Forstgenetik in Schmalenbek, und durch Beiträge der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglicht.

nicht nur als Belege der anzuschließenden Folgerungen hinsichtlich des genannten Gesetzes interessant sein.

Versuch 1: Ein Fall von Hybridschwäche nach Kreuzung zweier Individuen der Arten *Betula cordifolia* und *B. pubescens.*

In der Kreuzungsnachkommenschaft zweier Bäume der genannten Arten, die im folgenden als Z 51 und Z 52 bezeichnet werden, fand der damals am hiesigen Institut tätige Dr. J. Grehn im Jahre 1951 einen Anteil von etwa 25 % abnormer Pflanzen, die wir als «Krausblattformen» bezeichnen wollen. Eine statistische Prüfung der von ihm hinterlassenen Auszählungen ergab zwar überzufällige Abweichungen vom auf einfache genetische Bedingtheit deutenden 1 : 3-Verhältnis abnormer und normaler Pflanzen, doch konnten diese auch aus Unzulänglichkeiten der von Dr. Grehn vor allem zur Erprobung verschiedener Techniken angewendeten Blütenisolierungs- und Bestäubungsverfahren resultieren. Hingegen schien es ausgeschlossen, daß Fehler in der Auszählung gemacht worden waren, da gegen Ende der Vegetationsperiode das Merkmal «Krausblatt» stets eindeutig bonitiert werden kann.

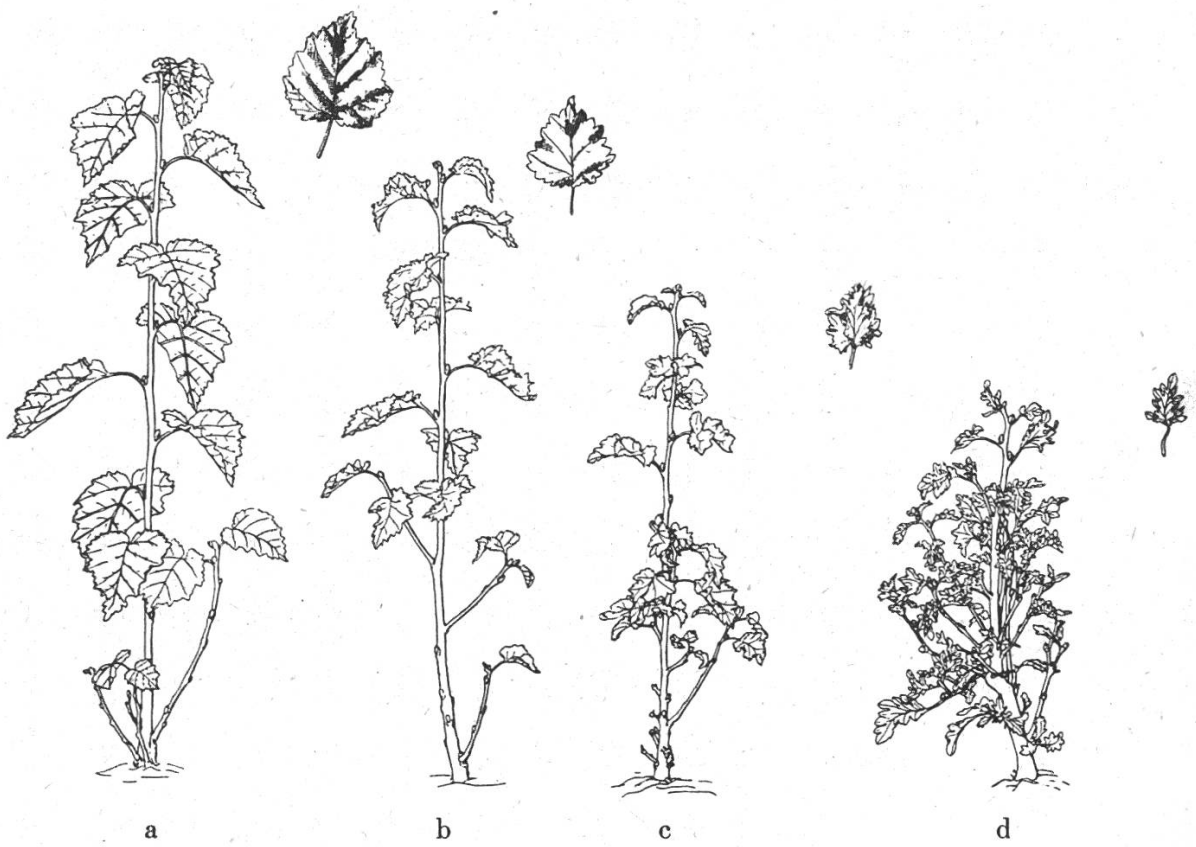

Abb. 1

a) 1jährige Pflanze des Normaltyps.
b) 1jährige Pflanze der Krausblattform Aa/Bb.
c) 1jährige Pflanze der Krausblattform Aa/bb bzw. aa/Bb.
d) 1jährige Pflanze der Krausblattform aa/bb.

Nach Übernahme des Birkenmaterials im Jahre 1954 wurden daher nochmals Kreuzungen der beiden Bäume ausgeführt, diesmal unter Verwendung beider Partner als Vater und als Mutter. Tabelle 1 gibt das Ergebnis: Sowohl die Abweichung von der 1 : 3-Spaltung im Gesamtmaterial wie auch die Unterschiede zwischen den beiden Kreuzungsrichtungen und den je drei aus verschiedenen Isoliertüten gezogenen Nachkommenschaften jeder Richtung liegen innerhalb des Zufallsbereichs (die Art der zur Prüfung des Zahlenmaterials hier und im folgenden verwendeten Variante des «Chi²-Tests» zur Prüfung der Zufälligkeit der Abweichung beobachteter Daten von den bei Unterstellung einer bestimmten Hypothese zu erwartenden, kann hier nicht erläutert werden. Man findet sie bei Mather 1954).

Tabelle 1:

Proportionen von Krausblattpflanzen (Kr) und normalaussehenden (N) in den Nachkommenschaften der Kreuzungen von 1954

			Kr	N
Z 51 × Z 52	Isoliertüte	1	36	108
		2	24	118
		3	45	133
			105	359
Z 52 × Z 51		1	40	123
		2	38	122
		3	27	130
			105	375
			210	734

Chi² Zerlegung:

Ursache	Chi²	FG	Signifikanz
Abweichung von der 1 : 3-Spaltung	3,8192	1	0,10 > p > 0,05 [2]
Heterogenität zwischen «Tüten» gleicher Kreuzungsrichtung	6,3332	4	0,20 > p > 0,10
Heterogenität der Kreuzungsrichtungen	0,0716	1	0,80 > p > 0,70
Insgesamt:	10,2240	6	

[2] p bezeichnet hier die Wahrscheinlichkeit, mit der ein solches Chi² unter Berücksichtigung der zugehörigen Zahl von Freiheitsgraden (FG) und zufallsmäßiger Auswahl der Stichprobe aus einer Grundgesamtheit zu erwarten ist, in der die Elemente Kr und N im Verhältnis 1:3 zufallsmäßig verteilt auftreten. Ist p kleiner als 0,05, so wird das betreffende Chi² als überzufällig groß und die Hypothese — hier die 1:3-Spaltung einerseits und die Einheitlichkeit des Versuchsmaterials andererseits — als widerlegt angesehen und dementsprechend verworfen.

Da der Baum Z 52 ein «Frühblüher» ist, d. h. in seinen Nachkommenschaften einen hohen Anteil von Pflanzen liefert, die schon im 3. Lebensjahr blühen und fruchten, konnten bereits 1955 zwei Nachkommen dieses Baumes aus Kreuzung mit anderen *B. pubescens* sowohl mit Z 51 wie mit Z 52 gekreuzt werden. Die Kombinationen mit dem einen der beiden F_1-Individuen lieferten in beiden Fällen keine, die mit dem anderen nur bei Kreuzung mit Z 51 und hier wiederum 25 % Krausblattformen. Auch die Selbstungsnachkommenschaften von Z 51 und Z 52 lieferten keine Krausblattformen. Dies Ergebnis machte die Annahme einer einfachen rezessiven Spaltung unwahrscheinlich (Tabelle 2), da in diesem Fall sowohl in den Selbstungsnachkommenschaften wie in beiden Kreuzungen der Tabelle 2 Krausblattformen in gleicher Proportion hätten auftreten müssen.

Tabelle 2:

Proportionen von Krausblattpflanzen und Normalen in den Kreuzungsnachkommenschaften von 1955, Rückkreuzung eines Nachkommen des Baumes Z 52 zur Mutter und Kreuzung mit Z 51.

	Kr	N
Z 52 × Z 70	—	112
Z 51 × Z 70	42	118

Chi^2-Test auf Übereinstimmung der Spaltung in der Kreuzung Z 51 × Z 70 mit der 1 : 3-Spaltung:

$Chi^2 = 0{,}1333 \qquad 0{,}60 > p > 0{,}70$

Im Jahre 1956 konnten einige Krausblattpflanzen aus der F_1 Z 51 × Z 52 zu beiden Eltern zurück- bzw. untereinander gekreuzt werden. Die erhaltenen Spaltungszahlen gibt Tabelle 3. Hierbei stellte es sich heraus, daß die Krausblatteffekte bei einer Anzahl von Pflanzen schon in sehr frühem Stadium sichtbar wurden, während sie in den bisherigen Kreuzungen stets erst in der zweiten Hälfte der Vegetationsperiode erkannt werden konnten.

Zur Erklärung der Spaltungszahlen der Tabelle 3 wurde nun angenommen, daß die Krausblattform durch Wechselwirkung zweier unabhängig voneinander spaltender Gene hervorgerufen wird (die Annahme von «Genen» ist in diesem Zusammenhang nicht ganz korrekt, doch wird sie beibehalten, um die Darstellung nicht unnötig zu komplizieren). Danach würde der Elter Z 51 zwei allele Gene, etwa A und a, besitzen, der Elter Z 52 zwei andere B und b. Bei unabhängiger Spaltung sind dann z. B. bei Kreuzung zweier Krausblattpflanzen aus der F_1 die aus Abb. 2 ersichtlichen Genotypen zu erwarten. Treten mindestens ein a-Gen und ein b-

Tabelle 3:
Kreuzungen von 1956

a) Proportionen Krausblättriger und Normaler in den Rückkreuzungen am 24. 4. (6. Blatt)

	Kr	N	
Z 51 × Kr-F_1 (10)	6	34	
Z 52 × Kr-F_1 (10)	70	435	
	76	469	
Chi²-Zerlegung:			
Abweichung vom 1 : 7-Verhältnis	1,0404	1	$0{,}50 > p > 0{,}30$
Heterogenität	0,0439	1	$0{,}90 > p > 0{,}80$
Insgesamt:	1,0843	2	

b) Proportionen in den gleichen Nachkommenschaften im Herbst 1958

Z 51 × Kr-F_1 (10)	17	23	
Z 52 × Kr-F_1 (10)	205	300	
	222	323	
Chi²-Zerlegung:			
Abweichung vom 3 : 5-Verhältnis	2,4316	1	$0{,}20 > p > 0{,}10$
Heterogenität	0,0578	1	$0{,}90 > p > 0{,}80$
Insgesamt:	2,4894	2	

c) Proportionen in zwei F_2-Nachkommenschaften am 24. 4.

Kr-F_1 (2) × Kr-F_1 (10)	27	79	
Kr-F_1 (5) × Kr-F_1 (10)	27	42	
	54	121	
Chi²-Zerlegung:			
Abweichung vom 5 : 11-Verhältnis	0,0126	1	$0{,}95 > p > 0{,}90$
Heterogenität	3,6292	1	$0{,}10 > p > 0{,}05$
Insgesamt:	3,6418	2	

d) Proportionen in den gleichen Nachkommenschaften im Herbst 1958

Kr-F_1 (2) × Kr-F_1 (10)	60	46	
Kr-F_1 (5) × Kr-F_1 (10)	38	31	
	98	77	
Chi²-Zerlegung:			
Abweichung vom 9 : 7-Verhältnis	0,0044	1	$0{,}95 > p > 0{,}90$
Heterogenität	0,0399	1	$0{,}90 > p > 0{,}80$
Insgesamt:	0,0443	2	

Gen zusammen auf, so soll die betreffende Pflanze vom Krausblattyp sein. Man macht sich leicht klar, daß durch diese Annahme auch die 1 : 3-Spaltung der F_1 und das Ausbleiben von Krausblattformen in einer der Rückkreuzungen der Tabelle 2 sowie auch der Selbstungsnachkommenschaften beider Elterbäume Z 51 und Z 52 erklärt ist.

Abb. 2

Modell der Spaltung des Merkmals Kr in der F_2 nach zwei Kr-Typen der ersten Generation

♀ Gameten	♂ Gameten	A/B	A/b	a/B	a/b
	A/B	AA/BB	AA/Bb	Aa/BB	Aa/Bb
	A/b	AA/Bb	AA/bb	Aa/Bb	Aa/bb
	a/B	Aa/BB	Aa/Bb	aa/BB	aa/Bb
	a/b	Aa/Bb	Aa/bb	aa/Bb	aa/bb

Aus Abb. 2 ist zu ersehen, daß bei Zutreffen des dort unterstellten «Modells» in der F_2 nach zwei Krausblattpflanzen 7 Normal- und 9 Krausblattpflanzen zu erwarten sind. Insgesamt $^4/_{16}$ der Nachkommen aus dieser Kreuzung entsprechen den Krausblattformen der F_1, sie sind durch Aa/Bb zu beschreiben, weitere $^4/_{16}$ besitzen erwartungsgemäß die Genotypen aa/Bb oder Aa/bb und damit eines der beiden Gene doppelt, das andere einfach, und $^1/_{16}$ schließlich sollten den Genotyp aa/bb, also beide Gene doppelt besitzen.

In den Rückkreuzungen werden $^2/_8$ Aa/Bb und $^1/_8$ aa/Bb bzw. Aa/bb erwartet, letztere je nach Wahl des Rückkreuzungselters.

Nimmt man an, daß diejenigen Pflanzen aus der F_2 oder den Rückkreuzungen, die schon frühzeitig, d. h. am 5.–6. Blatt (in den Kreuzungen von 1956 am 24. 4. 57) den Krausblatteffekt erkennen lassen, die Genotypen aa/bb, Aa/bb und aa/Bb repräsentieren, so können die Verhältnisse der Tabelle 3 gut erklärt werden.

Weitere F_2 und Rückkreuzungsfamilien wurden im Jahre 1957 hergestellt. In den Aussaaten wurden diesmal auch diejenigen Pflanzen erfaßt, die schon am 2. Blatt den gesuchten Effekt zeigten. Ihr Anteil wird durch die Annahme erklärt, es handle sich bei ihnen um die Genotypen aa/bb. Abb. 1 zeigt die ungefähren Größenunterschiede der drei auf diese Weise unterscheidbaren Krausblattformen gegen Ende des 1. Wachstumsjahrs. Die Unterschiede verstärken sich im späteren Alter erheblich.

Durch diese Aufteilung der anfänglich unterstellten 9 : 7-Spaltung in der F_2 nach zwei Krausblattpflanzen aus der F_1 in eine 1 : 4 : 4 : 7-Spaltung und die in den Rückkreuzungen in eine 1 : 2 : 5-Spaltung gewinnt die Interpretation der gefundenen Zahlenverhältnisse an Zuverlässigkeit. Wie Tabelle 4 zeigt, stehen sowohl die aus der F_2 wie die aus den Rückkreuzungen erhaltenen Zahlen in guter Übereinstimmung mit den obigen Annahmen.

Tabelle 4:

Proportionen von Krausblattpflanzen und Normalen in den Nachkommenschaften der Kreuzungen von 1957

a) Auszählung vom 24. 3. 58 (2. Blatt)

	Kr	N	Gesamt
Kr-F_1 (4) × Kr-F_1	16	231	247
Kr-F_1 (5) × Kr-F_1	26	363	389
	42	594	636

Chi²-Zerlegung:

	Chi²	FG	Signifikanz
Abweichung von 1 : 15-Verhältnis	0,1359	1	$0{,}80 > p > 0{,}70$
Heterogenität	0,0109	1	$0{,}95 > p > 0{,}90$
Insgesamt:	0,1468	2	

b) Auszählung vom 22. 4. 58 (5.–6. Blatt)

Kr-F_1 (4) × Kr-F_1	69	176	245
Kr-F_1 (5) × Kr-F_1	108	281	389
	177	457	634

Chi²-Zerlegung:

Abweichung vom 5 : 11-Verhältnis	3,2763	1	$0{,}10 > p > 0{,}05$
Heterogenität	0,0111	1	$0{,}95 > p > 0{,}90$
Insgesamt:	3,2874	2	

c) Auszählung vom 22. 4. 58 (5.–6. Blatt)

Kr-F_1 (1) × Z 52	53	336	389
Kr-F_1 (2) × Z 52	58	330	388
Kr-F_1 (4) × Z 51	42	340	382
Kr-F_1 (4) × Z 52	50	334	384
Kr-F_1 (8) × Z 52	43	340	383
Kr-F_1 (10) × Z 52	51	337	388
	297	2017	2314

Chi²-Zerlegung:

Abweichung vom 1 : 7-Verhältnis	0,2372	1	$0{,}70 > p > 0{,}50$
Heterogenität	3,9404	5	$0{,}70 > p > 0{,}50$
Insgesamt:	4,1776	6	

d) Auszählung vom Herbst 1958

	Kr	N	Gesamt	
Kr-F_1 (4) × Kr-F_1	142	107	249	
Kr-F_1 (5) × Kr-F_1	217	186	403	
	359	293	652	
Chi²-Zerlegung:				
Abweichung vom 9 : 7-Verhältnis	0,3742	1	$0,70 > p > 0,50$	
Heterogenität	0,6332	1	$0,50 > p > 0,30$	
Insgesamt:	1,0074	2		

e) Auszählung vom Herbst 1958

Kr-F_1 (10) × Z 52	177	256	433	
Kr-F_1 (1) × Z 52	163	224	387	
Kr-F_1 (4) × Z 52	134	234	368	
Kr-F_1 (8) × Z 52	137	243	380	
Kr-F_1 (2) × Z 52	161	224	385	
Kr-F_1 (4) × Z 51	135	243	378	
	907	1424	2331	
Chi²-Zerlegung:				
Abweichung vom 3 : 5-Verhältnis	1,9796	1	$0,20 > p > 0,10$	
Heterogenität	7,7544	5	$0,20 > p > 0,10$	
Insgesamt:	9,7340	6		

Um den Krausblatteffekt auch in anderem «genotypischem Milieu» kennenzulernen, wurden im Jahr 1957 weitere Kreuzungen von Kr-Typen aus der F_1 mit einem Vater der Art *B. ermanii* und einem weiteren der Art *B. papyrifera* ausgeführt. In Tabelle 5 sind die erhaltenen Propor-

Tabelle 5:

Kreuzungen von 1957, Kr-F_1-Typen mit anderen Arten

Kr-F_1 (10) × Z 23	87	236		
Kr-F_1 (2) × Z 23	97	278		
Kr-F_1 (8) × Z 12	78	200		
	262	714		
Chi²-Zerlegung:				
Abweichung vom 1 : 3-Verhältnis	1,7705	1	$0,20 > p > 0,10$	
Heterogenität	0,4108	2	$0,70 > p > 0,50$	
Insgesamt:	2,1813	3		

tionen aufgeführt. Sie entsprechen dem erwarteten 1 : 3-Verhältnis. Ebenso trat dies Verhältnis in einer Kreuzung mit einem aus Schweden stammenden Exemplar von *B. pubescens* auf, das sich durch eine besondere Blattform auszeichnet. Doch ist hier der Umfang der Nachkommenschaft gering.

1958 wurden auch zytologische Untersuchungen ausgeführt, die zeigten, daß die Nachkommen der ja als «Artbastarde» zu bezeichnenden Individuen der F_1 Chromosomenzahlen um 56 besaßen, also etwa normale Reduktionsteilung auch bei den Artbastarden vorliegen mußte. Dies ist Voraussetzung, wenn in ihren Nachkommenschaften normale Mendelspaltung erwartet wird.

Zur Vervollständigung der Untersuchungen wurden im Frühjahr 1958 einige Krausblattformen aus der F_1 mit 20 Individuen aus einer natürlichen Moorbirken-Population bei Ahrensburg gekreuzt. Tabelle 6 gibt die in den hieraus erhaltenen Nachkommenschaften gefundenen Zahlenverhältnisse. Nur in 14 Fällen wird dort das bei Fehlen des Gens a der *B. pubescens* Z 52 erwartete 1 : 3-Verhältnis erreicht. In 5 Fällen ist der Anteil an Krausblattpflanzen erheblich geringer und in einem Fall sind diese sogar sehr selten.

Um dieses Ergebnis zu klären machen wir folgende Annahme: Es sei in der Ahrensburger Population ein weiteres «Gen» vorhanden, bei dessen Hinzutreten der Krausblatteffekt ausbleibt. War der jeweilige *pubescens*-Partner heterozygoter Träger dieses Gens, so muß statt des erwarteten 1 : 3- ein 1 : 7-Verhältnis auftreten; war er hingegen homozygot hinsicht-

Tabelle 6:

Kreuzungen von 1958

Gruppe 1:	Kr	N	Gesamt
Kr-F_1 (8) × c 18	3	75	78
Gruppe 2:			
Kr-F_1 (7) × c 20	10	98	108
Kr-F_1 (5) × c 9	7	60	67
Kr-F_1 (5) × c 10	13	80	93
Kr-F_1 (5) × c 13	13	82	95
Kr-F_1 (10) × c 17	10	82	92
	53	402	455
Chi²-Zerlegung:			
Abweichung vom 1 : 7-Verhältnis	0,3017	1	$0{,}70 > p > 0{,}50$
Heterogenität	1,5246	4	$0{,}90 > p > 0{,}80$
Insgesamt:	1,8263	5	

Gruppe 3:	Kr	N	Gesamt
Kr-F_1 (10) × c 16	25	62	87
Kr-F_1 (10) × b 13	20	75	95
Kr-F_1 (7) × c 7	23	73	96
Kr-F_1 (10) × c 2	12	50	62
Kr-F_1 (5) × c 3	33	112	145
Kr-F_1 (5) × c 6	8	30	38
Kr-F_1 (5) × c 21	18	73	91
Kr-F_1 (5) × c 14	19	62	81
Kr-F_1 (5) × c 8	15	41	56
Kr-F_1 (5) × d 12	17	63	80
Kr-F_1 (2) × c 19	18	66	84
Kr-F_1 (2) × c 15	26	67	93
Kr-F_1 (10) × c 5	22	61	83
Kr-F_1 (10) × c 2	10	21	31
	266	856	1122
Chi^2-Zerlegung			
Abweichung vom 1 : 3-Verhältnis	0,9994	1	$0{,}50 > p > 0{,}30$
Heterogenität	5,9651	13	$0{,}95 > p > 0{,}90$
Insgesamt:	6,9645	14	

lich dieses Gens, so sollten an sich gar keine Krausblattformen zu erwarten sein. Dies letztere ist jedoch nur dann zu erwarten, wenn die Verteilung der Gene bei der Reduktionsteilung dem Idealfall entspricht und keinerlei andere, modifizierende Effekte vorhanden sind. Beides kann in unserem Falle nur bedingt zutreffen. So nimmt Johnsson (1949) an, daß bei *B. pubescens* Abweichungen von der disomen Spaltung möglich sind, und ebenso können gelegentliche Abweichungen von der idealen Genverteilung auch bei unserem Artbastard nicht ausgeschlossen werden. Schließlich ist bei dem physiologischen Hintergrund des Krausblatteffektes (siehe unten) auch gelegentliche Modifikation durch andere Genkombinationen nicht ausgeschlossen. Daher kann angenommen werden, daß der Baum c 18, in dessen Nachkommenschaft nur 3 von 78 Krausblattpflanzen gezählt wurden, homozygoter Träger des zusätzlich angenommenen modifizierenden Gens sein mag.

Für diese relativ einfache Erklärung der in Tabelle 6 angegebenen Zahlenverhältnisse spricht noch ein weiteres: Wir haben unter 20 Bäumen einen gefunden, der für das betreffende Gen homozygot war und weitere 5 Heterozygote. Es ist also in der aus der Ahrensburger Population gezogenen Stichprobe $1 \times 2 + 5 \times 1 = 7$mal enthalten und hat, da 20 Bäume untersucht wurden, demnach eine relative Häufigkeit von $^7/_{40}$. Man darf

annehmen, daß es auf die Individuen der Population annähernd zufallsmäßig verteilt ist und kann dann aus der «Hardy-Weinberg-Regel» eine Erwartung von $(^7/_{40})^2 = 0{,}03$ Homozygoten, $2 \times (^7/_{40}) \times (^{33}/_{40}) = 0{,}29$ Heterozygoten und $(^{33}/_{40})^2 = 0{,}68$ solcher Individuen ableiten, die es überhaupt nicht besitzen, alle Zahlen als relative Häufigkeiten zu verstehen. Unter unseren Bäumen wurde das entsprechende Verhältnis 0,05 : 0,25 : 0,70 gefunden, das offenbar der theoretischen Erwartung sehr nahe kommt. Und ebenso wenig widersprechen die Zahlen der Tabelle 6 dem erwarteten 1 : 7-Verhältnis.

In den Jahren 1957 und 1958 wurden Pflanzen des Krausblattyps durch Rückschnitt oder mit Wuchsstoffen behandelt. Solche des Genotyps Aa/Bb konnten auf diese Weise zur Ausbildung normaler Blätter veranlaßt werden. Wahrscheinlich ist also die primäre Ursache des Krausblatteffektes in einer genetisch bedingten Störung des Wuchsstoffhaushaltes der Pflanzen zu suchen, die zu abnormer Blattbildung und damit zu einer morphologischen Abweichung Anlaß gibt.

Faßt man das Ergebnis der oben beschriebenen Versuche zusammen, so kann festgestellt werden, daß der vorliegende Fall von «Hybridschwäche» durch Interaktion zweier Erbfaktoren verursacht wurde, von denen einer aus der Art *Betula cordifolia* und der andere aus unserer Moorbirke stammt. Im «genotypischen Milieu», d. h. unter den Genen jeweils der eigenen Art, hatte keiner von beiden einen merklichen Effekt, wurden sie jedoch durch Interartkreuzung zusammengebracht, so bewirkten sie Störungen des Wuchsstoffhaushaltes der Pflanzen, die zu einer erheblichen Schwächung der Träger der Genkombination führten.

Dieser Fall ist für eine allgemeine Erklärung des Phänomens Hybridschwäche typisch, von grundlegender Bedeutung hingegen ist er nicht. Man wird ihn in Stebbins (1958) zusammenfassender Darstellung des Hybridschwächeproblems in dieser oder jener Abwandlung wiederfinden. Er wurde hier auch nur deshalb so eingehend erörtert, weil Versuchsergebnisse, die an nicht-forstlichem Objekt erarbeitet wurden, von vielen Forstleuten nicht ernst genommen werden und wir ihn als Illustration zur eingangs erwähnten Fragestellung benötigen.

Grundsätzlich könnte man der Meinung sein, daß Grundlagenuntersuchungen zur Forstgenetik besser an kurzlebigen Organismen auszuführen seien, weil bei experimentellen Arbeiten dieser Art mit Forstpflanzen deren Erkenntniswert meist in keinem Verhältnis zum Aufwand steht. Immerhin ist dies Verhältnis nicht gar zu ungünstig, wenn man geeignete Experimentiertechniken — hier vor allem vorherige Einkreuzung von Frühblütegenen — und geeignete Baumarten verwendet.

Versuch 2: Hybridschwäche in Nachkommenschaften aus Kreuzungen von Individuen der Arten *Betula verrucosa* und *B. pubescens.*

Die hier beschriebenen Versuchsergebnisse wurden im Zusammenhang mit Untersuchungen gewonnen, die mit der Zielsetzung begonnen wurden, die Möglichkeiten des Genaustauschs zwischen unseren beiden Birkenarten zu klären.

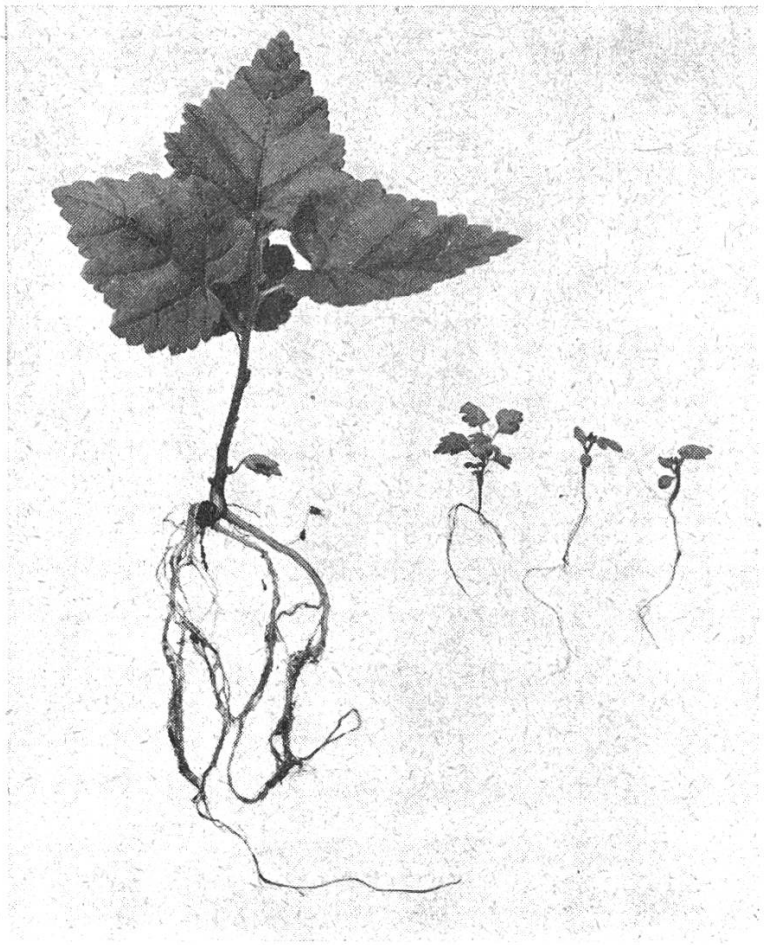

Abb. 3a

Normale, etwa 6 Wochen alte Pflanze, daneben drei Individuen mit «Hybridschwäche» aus einer Kreuzungsnachkommenschaft *B. verrucosa* × *B. pubescens.*

Schon bei den ersten Nachkommenschaften dieser Artkreuzung fiel auf, daß sie spätestens vom 2. Jahr an im Wachstum zurückblieben, oft extrem anfällig gegen den in der Schmalenbecker Baumschule jährlich heftig auftretenden Birkenrost waren und – wahrscheinlich wegen allgemein verminderter Vitalität – empfindlich auf das Verpflanzen ins Freiland reagierten. Inzwischen sind etwa 20 Nachkommenschaften dieser Artkreuzung nach verschiedenen Eltern beider Arten angezogen worden, die fast durchweg diese Beobachtung bestätigen. Besonders eindrucksvoll zeigen 14 jetzt 7jährige Bastarde auf einer Versuchsfläche im Forstamt Rantzau (Schleswig-Holstein) die typische Wachstumsunterlegenheit der Hybriden. Sie wurden im Jahr 1952 vom jetzigen Leiter der Forstabteilung

bei der Landwirtschaftskammer Weser-Ems, Oberforstmeister Behrndt, hergestellt. Nur einer der Bäume wächst etwas rascher, dafür aber ausgesprochen plagiotrop.

Diese Art der Hybridschwäche, die also nicht wie im ersten Beispiel alternativ bestimmte Pflanzen betrifft, ist sehr wahrscheinlich das Ergebnis des Zusammenwirkens vieler, für sich je kleiner Geneffekte; sie wird durch «Polygene» verursacht. Die Ursache des ersten Falles hingegen waren zwei

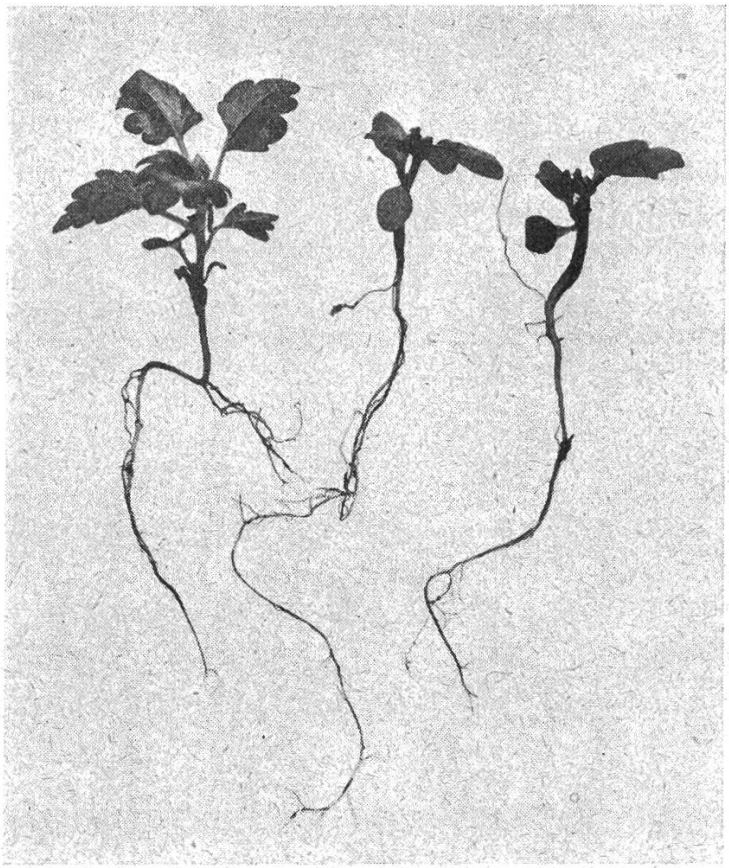

Abb. 3b

Die drei kleinsten Pflanzen der Abb. 3a vergrößert. Bei zwei Pflanzen ist die Störung der Vegetationspunkte zu erkennen, die andere zeigt ausgesprochenen Zwergwuchs.

«Majorgene». Es hat den Anschein, als ob polygenbedingte Hybridschwäche in den Nachkommenschaften nach Kreuzung von Sand- und Moorbirken weit verbreitet, wenn nicht die Regel ist. Sie wurde daher als wirksamer Bestandteil der zwischen beiden Arten bestehenden «Artbarriere» angesehen, des genetischen Mechanismus, der das Zusammenfließen beider Arten zu einer einzigen, neuen Birkenart verhindert (Stern 1958).

Aber auch majorgenbedingte Fälle von Hybridschwäche sind in einigen Bastardfamilien gefunden worden, so z. B. die in Abb. 3 gezeigten. In dieser Familie traten unter 1024 Sämlingen 306 auf, die statt der Blätter an den drei Vegetationspunkten des Keimlings Haufen kleiner Knospen aus-

bildeten, bis sie schließlich eingingen. Auch die Keimblätter waren in den meisten Fällen bereits deformiert. Das Merkmal ist so extrem ausgebildet, daß ein Teil dieser Pflanzen schon im embryonalen Stadium oder während des Keimprozesses eingegangen sein mag. Infolgedessen kann der gefundene Anteil von etwa 30 % dieser Typen keinen Hinweis auf die genetische Bedingtheit des Merkmals geben.

Ein anderer, in der gleichen Familie, aber seltener gefundener Typ, der ebenfalls in Abb. 3 gezeigt ist, besaß ausgesprochenen Zwergwuchs. Blätter und Triebe der Pflanzen wurden nur wenige Millimeter lang und die Pflanzen gingen nach 8—10 Wochen ein. Beide Typen traten ohne Zwischenformen auf und repräsentieren sehr wahrscheinlich majorgenbedingte Fälle von Hybridschwäche.

Auch in den Rückkreuzungsgenerationen der Hybriden zu den beiden Elterarten können Fälle von Hybridschwäche auftreten. Abb. 4 zeigt zwei

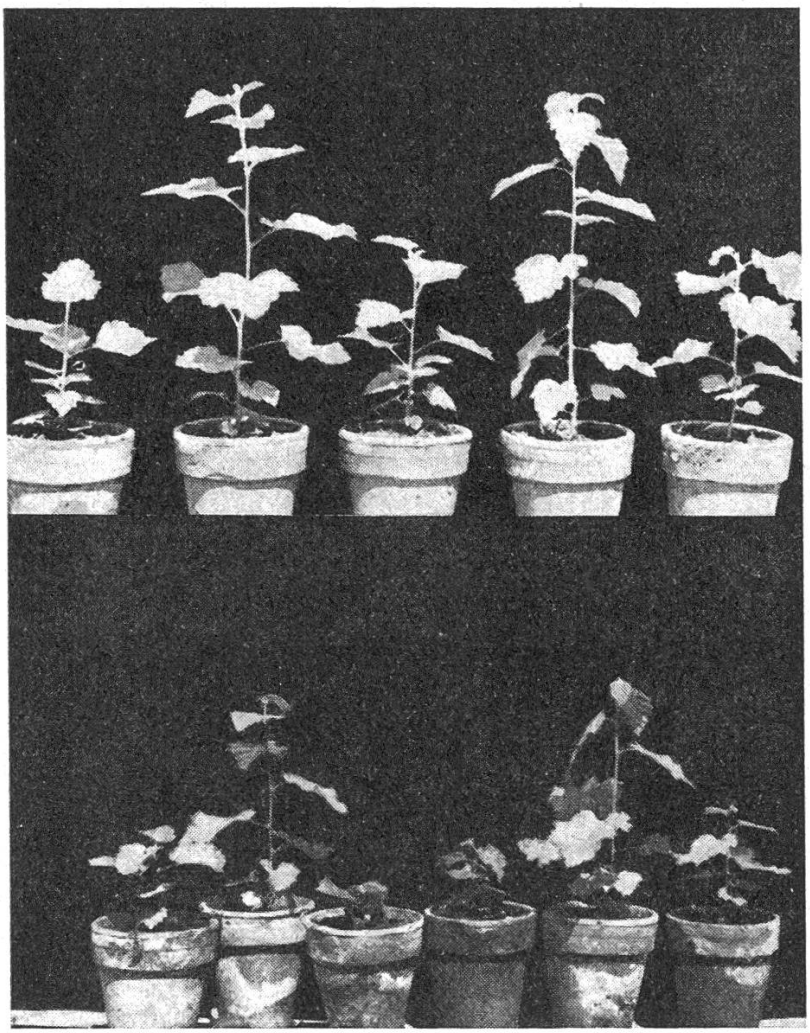

Abb. 4

a) Nachkommenschaft nach Kreuzung eines Hybriden zwischen Sand- und Moorbirke mit einer *B. pubescens*.

b) Nachkommenschaft nach Kreuzung des gleichen Hybriden mit anderer *B. pubescens*.

Familien nach Kreuzung eines Bastards mit zwei verschiedenen Individuen von *B. pubescens.* In einem Fall enthielt die Nachkommenschaft einen hohen Anteil lange in einer Art Rosettenstadium verharrender Pflanzen.

Da es kaum möglich sein dürfte, aus den Nachkommenschaften der triploiden Bastarde korrekte Spaltungszahlen zu ermitteln, wurden keine Versuche unternommen, den einen oder anderen Fall näher zu untersuchen. Wir wollen uns daher darauf beschränken festzustellen, daß in dieser Artkreuzung die verschiedensten Typen von Hybridschwäche experimentell nachgewiesen werden konnten. Übrigens waren bei den im Beispiel 1 behandelten Versuchen ebenfalls mehrere Typen von Hybridschwäche aufgetreten, von denen dort jedoch nur einer behandelt wurde.

Versuch 3: Hybridschwäche in einer Herkunftskreuzung bei der Sandbirke.

Bisher hatten wir es mit Fällen zu tun, die nach Kreuzung von Individuen verschiedener «Art» auftraten. Der Vollständigkeit halber sei ein weiterer Fall aufgeführt, der nach Kreuzung zweier Individuen beobachtet wurde, die der gleichen «Art», aber verschiedenen «Rassen» zuzuordnen sind.

Wir sind uns darüber klar, daß dies kein prinzipieller Unterschied zu den beiden ersten Beispielen ist, denn «Art» und «Rasse» sind zunächst keine genetischen, sondern Ordnungsprinzipien der Systematik. Die Grenzen zwischen beiden können fließend und innerhalb mancher «Gattungen», darunter auch die Gattung *Betula,* sehr problematisch sein.

Der eine der beiden Kreuzungspartner stammte aus einer mittelschwedischen Population der Sandbirke, der andere aus einer norddeutschen. In der F_1 traten unter 160 angezogenen Pflanzen 11 auf, die lange, schmale und unregelmäßig gezahnte Blätter besaßen. Sie waren darüber hinaus auch im Wachstum zurückgeblieben. Abb. 5 zeigt einige Blätter dieser Typen im Vergleich zur Normalform.

Da in den Selbstungsnachkommenschaften beider Bäume und in einigen Kreuzungen, die zwischen ihnen und anderen Individuen der gleichen Art ausgeführt wurden, diese Formen fehlen, möchten wir annehmen, es handle sich auch hier wieder um einen Fall von Hybridschwäche.

Was ist nun die Ursache dafür, daß nach Kreuzung von Individuen verschiedener Arten oder Rassen relativ häufig abnorme Typen auftreten, bei Kreuzung innerhalb der gleichen natürlichen Populationen hingegen sehr viel seltener, wenn man von aus Inzucht zu erklärenden Fällen absieht?

Jede natürliche Population verfügt über einen Genbestand, der durch natürliche Selektion den Erfordernissen des jeweiligen Milieus angepaßt ist. Dieser Anpassungsprozeß wird «Adaptation» genannt. Parallel hierzu verläuft ein zweiter, der als «Koadaptation» bezeichnet wird und die Beziehungen der Gene untereinander regelt. Auch dieser Prozeß wird durch

natürliche Selektion gesteuert und ist daher vom Adaptationsprozeß nicht klar zu trennen. Durch Adaptation und Koadaptation erwirbt die Population einen integrierten Genbestand, der als «Gene-Pool» bezeichnet wird.

Bringt man nun durch Art- oder Rassenkreuzung Gene oder Genkombinationen zusammen, die in der Natur nicht oder nur sehr selten auftreten, so kann es nicht ausbleiben, daß darunter eine größere Zahl solcher ist, die physiologische Störungen oder dergleichen in den Nachkommen dieser Kreuzungen verursachen. Dabei spielt es offenbar keine Rolle, ob

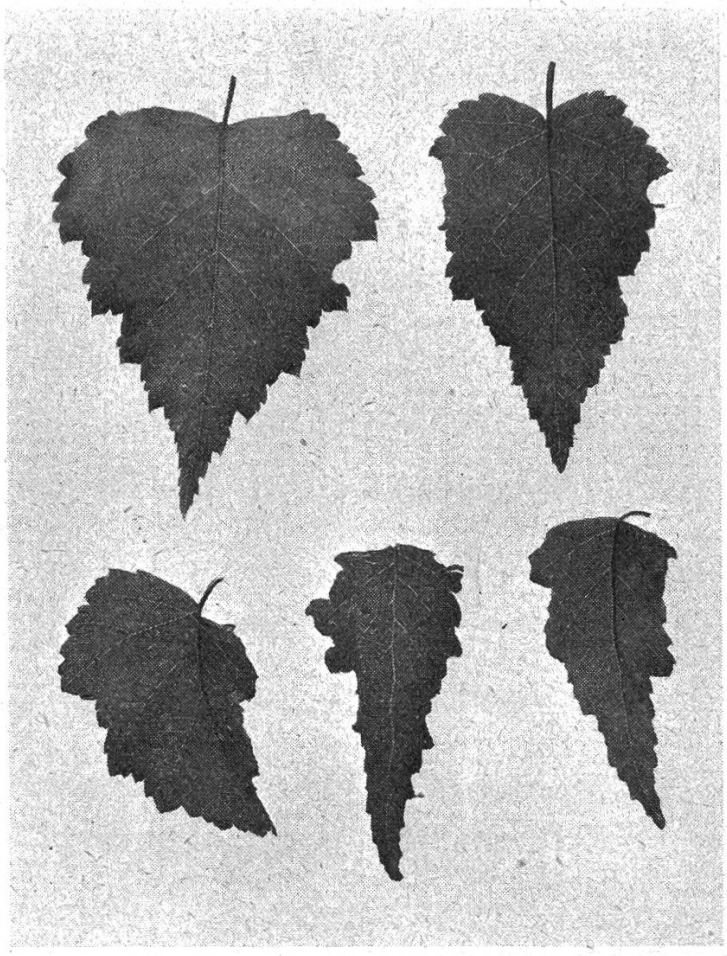

Abb. 5

Blattformen in einer Nachkommenschaft aus Kreuzung einer norddeutschen mit einer schwedischen Sandbirke. Die länglichen Blätter werden als äußeres Kennzeichen für «Hybridschwäche» angesehen.

die zur Kreuzung verwendeten Individuen Populationen entstammen, die als Rassen der gleichen Art oder als verschiedene Arten beschrieben wurden, obgleich in vielen Fällen die Unterschiede der genetischen Zusammensetzung von Artpopulationen größer sein werden als die zwischen Rassen der gleichen Art.

Sehr oft tritt Hybridschwäche erst in der zweiten Folgegeneration auf. Auch dies ist aus der Mendelgenetik leicht zu erklären: In der zweiten Hybridgeneration entstehen Genkombinationen, die in der ersten noch

nicht zustandekommen konnten. Fälle dieser Art sind weitaus häufiger als die in den drei vorstehenden Beispielen beschriebenen, die sämtlich die Hybrid-F_1 betrafen. Sie sind auch bei Forstpflanzen gelegentlich beschrieben worden, aber in diesen Fällen ist es meist nicht klar, ob nicht auch Inzucht mit im Spiele gewesen ist, weil die Autoren Vollgeschwister oder Individuen anderen Verwandtschaftsgrads zur Herstellung der F_2 verwendet haben. Dahingegen dürften die von v. Wettstein (1942) und Schönbach (1957) in F_1-Nachkommenschaften von Pappelkreuzungen gefundenen abnormen Typen oder Fälle allgemeiner Wachstumsdepression einwandfrei aus Hybridschwäche zu erklären sein.

Der genetische oder populationsgenetische Effekt der Verwendung von Forstsaatgut auch außerhalb der Grenzen der Herkunftsgebiete ist nun nichts anderes als die Vorbereitung einer unbeabsichtigten Hybridproduktion. Wenn man den tatsächlichen wirtschaftlichen Effekt dieser Maßnahme im Einzelfall noch nicht kennt, so mag dies vor allem am Mangel an Versuchsmaterial liegen. Wir müssen uns daher darauf beschränken, das hier entstehende Risiko zu zeigen, von dem wir wissen, daß es zwangsläufig aus bekannten allgemeinen Gesetzmäßigkeiten der Genetik resultiert (man vergleiche hierzu etwa Ergebnisse der Drosophila-Genetik, die Dobzhansky [1957] referiert; in diesen Versuchen war Vitalitätsverlust nach Art- oder Rassenkreuzung die Regel).

In der Diskussion um das forstliche Saat- und Pflanzgutgesetz hat man sich vorwiegend mit denjenigen Risiken auseinandergesetzt, die bei Verbringung von Rassen in ein Milieu entstehen, an das sie nicht angepaßt («adaptiert») sind. Das verwandte Phänomen der Koadaptation hingegen wurde vernachlässigt. Es ist Ursache eines Risikos, das sich in Analogie zum erstgenannten dadurch erklären läßt, daß bei Art- oder Rassenkreuzung Gene in ein von anderen Genen gebildetes Milieu verbracht werden («genotypisches Milieu»), zu dem sie nicht «koadaptiert» sind, wie z. B. die Gene a und b des ersten Beispiels. Die Ursache für diese Vernachlässigung mag darin zu suchen sein, daß die eigenen Probleme der forstlichen Genetik dem Forstmann weniger geläufig sind als diejenigen, die er in Verbindung zur Standortskunde bringen kann, deren Ergebnisse und Fragestellungen aus verständlichen Gründen den naturwissenschaftlichen Teil des forstlichen Denkens auch heute noch fast ausschließlich in Anspruch nehmen.

Im deutschen forstlichen Saat- und Pflanzgutgesetz ist wohl auch aus diesem Grunde auf das einzig wirksame Mittel verzichtet worden, über das der Gesetzgeber verfügt, wenn er hier Abhilfe schaffen will: Auf den Verwendungszwang. Es ist anzunehmen, daß daneben juristische und politische Erwägungen eine Rolle gespielt haben. Da es kaum möglich sein dürfte, das Gesetz in absehbarer Zukunft entsprechend zu ändern, sollte

man versuchen, auf andere Weise zu befriedigenden Regelungen zu kommen. Dies wäre auf zwei Wegen denkbar:

1. Durch Ausnutzung aller Möglichkeiten, die sich aus der «Bestandesanerkennung» ergeben, die erfreulicherweise in den Ausführungsbestimmungen der Länderforstverwaltungen meist ernster genommen wird als im Gesetz selbst und durch Regelung der Saatgutverwendung innerhalb der einzelnen Forstverwaltungen. Es sollte möglich sein, die Landwirtschaftskammern und den größeren Privatwaldbesitz hier anzuschließen.

2. Durch Beschleunigung der Anlage von Samenplantagen, die in einigen Jahrzehnten die Samenbestände als Saatgutproduzenten ablösen könnten.

Dies letztere dürfte der sicherste und nachhaltigste Weg sein, wenn man sich entschließt, in die Bestimmungen über die Anerkennung von Samenplantagen entsprechende Vorschriften aufzunehmen.

Zu diesen Vorschriften würde vor allem die Forderung des Nachweises gehören, daß die Plantagenklone aus der natürlichen Population des jeweiligen Herkunftsgebietes stammen. Bei Plantagen mit ausländischen Holzarten, wie etwa der Douglasie, sollte ebenfalls verhindert werden, daß die Klone aus Populationen verschiedener Herkunft ausgelesen werden. Zurzeit werden die «Plusbäume» der Douglasie in den verschiedensten Beständen Westdeutschlands ausgewählt, für die diese Bedingung mit Sicherheit nicht gilt. Es wäre zu überlegen, ob man auf Anlage solcher Plantagen zunächst nicht überhaupt verzichten sollte, zumal der Bezug herkunftssicheren Saatguts aus Nordamerika jetzt möglich zu sein scheint (Strehlke [1959]).

Eine weitere Vorschrift sollte die sogenannten «Hybridplantagen» betreffen, die mit dem Ziele der Produktion gerade von Hybridsaatgut angelegt werden oder bereits angelegt worden sind. Wir haben gesehen, daß Hybridschwäche (und auch das entgegengesetzte Phänomen, die Überlegenheit der Hybriden über beide Eltern, Langner [1956]) nicht einheitlich über alle Individuen der beteiligten Arten oder Rassen verteilt ist, sondern von der genetischen Konstitution der Elterindividuen bestimmt wird. Daher sollte vor Zulassung des Saatgutes dieser Plantagen der Nachweis gefordert werden, daß die daraus hervorgehenden Pflanzen tatsächlich diejenigen wirtschaftlichen Eigenschaften besitzen, die man sich nach Beobachtungen an Nachkommenschaften der gleichen Art- oder Rassenkreuzung, aber nach anderen Elterbäumen, von ihnen verspricht. Und weiter sollte verhindert werden, daß F_2-Saatgut von Hybridbeständen in den Handel gebracht wird.

Voraussetzung ist natürlich in jedem Fall, daß den mit praktischer Forstpflanzenzüchtung beschäftigten Stellen ein Mehrfaches der bisher ver-

fügbaren und völlig unzureichenden Mittel bewilligt wird und man ihnen überdies eine Stellung einräumt, die nun nicht mehr am Rande des forstwirtschaftlichen Handelns und Denkens liegt. Es muß festgestellt werden, daß diese Forderung auch dann berechtigt ist, wenn man nicht an die Möglichkeit glaubt, durch praktische Forstpflanzenzüchtung zu direkter Produktionssteigerung zu kommen, denn die unvermeidliche und fortschreitende Zerstörung der genetischen Struktur unserer Waldbaumpopulationen kann in ihren Auswirkungen nur durch gelenkte Maßnahmen der Forstpflanzenzüchtung aufgefangen werden.

Wir müssen nach den Erfahrungen der letzten 10 Jahre allerdings auch fordern, daß den Vertretern der zuständigen Grundlagenwissenschaft, der «Forstgenetik», mehr Möglichkeiten zu direkter Einflußnahme auf die Arbeiten der mit praktischer Forstpflanzenzüchtung beschäftigten Stellen eingeräumt werden.

Literatur:

Dobzhansky, Th.: Mendelian Populations as Genetic Systems. Cold-Spring-Harbor Symposia *22,* 385–394, 1957

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

Langner, W.: Der Büdinger Lärchenversuch. Allg. Forstztschr. *11,* 567–570, 1956

Mather, K.: Statistische Analysen in der Biologie. Komm. Vlg. Springer, Wien, 1954.

Schönbach, H.: Vortrag zur Int. Tagung für Forstgenetik, Berlin 1957.

Stebbins, G. L.: The Inviability, Weakness and Sterility of interspecific Hybrids. Advances in Genetics *9,* 147–215, 1958.

Stern, K.: Rassenbildung und Bestandesanerkennung. Ztschr. f. Forstgen. *5,* 5–14, 1956

Stern, K.: Vortrag zur 6. Arbeitstagung der Arb. Gem. für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung, 1958

Stern, K.: Der Inzuchtgrad in den Nachkommenschaften von Samenplantagen. Sievae Genetica *8,* 37–42, 1959

Strehlke, B.: Die Ernte von Douglasiensamen in den USA und Kanada. Folgerungen für die deutsche Forstwirtschaft. Der Forst- und Holzwirt *14,* 295–300, 1959

v. Wettstein, W.: Ueber den gegenwärtigen Stand der forstlichen Pflanzenzüchtung, Allg. Forst- und Jagdztg. *118,* 128–131, 1942.