

## Résumé

Titre de l'article: *La finesse des cimes dans les clones et dans les semis.* —

Dans la formule  $\log S = K_S + C \log D$  qui donne la relation entre le diamètre du tronc (D) et celui de la cime (S) d'un arbre, on constate que C n'a pas une valeur constante pour différentes essences. Donc nous ne pouvons appliquer le "spacing value" qui a été proposé auparavant par l'auteur comme caractéristique de la finesse de la cime d'un arbre.

Les semis issus d'autofécondation sont pendant leur jeunesse une cime beaucoup plus large, comparée avec celle du clone maternel. Cette différence diminue avec l'âge des semis. Elle paraît être un caractère de la croissance juvénile.

D'une manière surprenante, on constate une grande variation entre les plants d'un même clone. La nature de cette variation est discutée et on montre que les anomalies de port sont liées à l'augmentation du diamètre des cimes. Ces anomalies ne paraissent pas être causées par le milieu

dans le sens usuel, mais par la nature du bois employé pour scion. La variation à l'intérieur du même clone peut toujours comprendre de telles variations internes non génétiques; donc les résultats d'un test de clones doivent être considérés comme approximatifs.

## Literature Cited

LINDQUIST, B.: Genetics in Swedish forestry practice. Stockholm (1948). — REINEKE, L. H.: Perfecting a stand-density index for even-aged forests. Jour. Agr. Res. 46, 627–638 (1933). — SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL, M.: Juvenile stages in woody plants. Physiol. Plant. 7, 782–796 (1954). — SNEDECOR, G. W.: Statistical methods. (Japanese edition.) Tokyo (1952). — SYRACH LARSEN, C.: Estimation of the genotype in forest trees. Yearbook Roy. Vet. and Agr. Coll. Copenhagen 87 (1947). — TODA, R.: (Forest tree breeding) (Japanese). Tokyo (1953a). — TODA, R.: (A method to indicate the degree of crown slenderness of individual trees. — A model survey on Pinus densiflora in Kirisima area, southern Kyusyu) (Jap. w. Eng. summ.). Jour. Jap. For. Soc. 35, 385–388 (1953b). — TODA, R.: (A method to indicate the degree of crown slenderness of individual trees. II, Results from „Kumotoosi“, a clone of Cryptomeria japonica, and Pinus densiflora in so-called „Hyyuuga pine“ area) (Jap. w. Eng. summ.). Jour. Jap. For. Soc. 36, 123–127 (1954).

(Aus der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung, Schmalenbeck)

# Rassenbildung und Bestandesanerkennung

Von K. STERN

(Eingegangen am 1. 10. 1955)

Bei der Diskussion um die forstliche Saatgutgesetzgebung (ANONYMUS) taucht immer wieder die Frage auf, wie man sich die Ausbildung von Rassen unserer Holzarten vorzustellen hat, die schließlich der Hauptgegenstand der Saatgutgesetzgebung sind, und welche Schlußfolgerungen für letztere aus den Ergebnissen dieser Überlegungen zu ziehen sind. Im nachfolgenden soll versucht werden, eine einigermaßen befriedigende Antwort auf diese Frage zu geben. Um nun hier nicht neue Unklarheiten zu schaffen, ist es zuvor notwendig, die zu verwendenden Begriffe abzugrenzen und zu definieren.

## 1. Definitionen

### 1.1. Die Population

Dieser Begriff wurde ursprünglich gleichsinnig etwa mit „Bevölkerung“ gebraucht, hat aber im Laufe der Zeit eine völlig andere Bedeutung erhalten. So bezeichnet man beispielsweise in der Terminologie der Statistik ein nach irgendeinem oder mehreren Merkmalen zu ordnendes Kollektiv, so etwa schon die Produktion einer Maschine an Nägeln, als Population. Allein hieraus erhellt, daß für unsere Zwecke klare Definitionen erforderlich sind. Wir wollen eine solche zunächst für die „Artpopulation“ geben. Diese soll die Gesamtheit der lebenden Individuen einer Art umfassen, z. B. der Art *Picea abies*. Zum Zweiten soll die „Teilpopulation“, im folgenden kurz „Population“ genannt, definiert werden als zusammenfassende Bezeichnung aller Individuen der Artpopulation, welche innerhalb der Grenzen eines natürlich oder willkürlich begrenzten Areals vorkommen.

### 1.2. Rasse und Sorte

Unter Rasse soll zunächst eine Population verstanden werden, die sich in einem oder mehreren Merkmalen von

einer anderen Population der gleichen Art unterscheidet. Nun liegt es auf der Hand, daß man diese Unterscheidung nicht auf dem Erscheinungsbild der Population aufbauen kann, das besagt schon die Bedeutung des Wortes Rasse im täglichen Sprachgebrauch, sondern ausschließlich auf Unterschieden in der genetischen Konstitution der zu vergleichenden Populationen, die man als Rassen derselben Art auffassen will. Diese aber, der „Genotyp“, ist für das Individuum gebildet durch die Summe der sein Erscheinungsbild bestimmenden Erbanlagen und für die Population als Summe der beteiligten Individuen und damit der Summe aller Erbanlagen der letzteren. Dementsprechend wollen wir von „Rassen“ sprechen, wenn mindestens zwei Populationen der gleichen Art vorliegen, deren Genhäufigkeiten sichere Unterschiede aufweisen. Im Gegensatz zur Population muß hier jedoch die Einschränkung gemacht werden, daß man eine willkürlich oder nach irgendeinem Prinzip herausgegriffene Anzahl von Individuen einer Artpopulation nicht als Rasse bezeichnen kann. Sollten sich zwischen den Genhäufigkeiten zweier auf diese Art gebildeten Teilpopulationen, etwa nach künstlicher Auslese, Unterschiede zeigen, so sollte man von „Sorten“ sprechen. Der Begriff Rasse schließt nämlich die natürliche Entstehung der Genhäufigkeitsdifferenzen ein.)\*

Eine Rasse ist demnach durchaus nicht etwa eine genetisch einheitliche Population, wie man es manchmal angeben findet.

\*) Es ist klar, daß diese Definition des Sortenbegriffes dann unzureichend ist, wenn man daran denkt, mit der Definition der „Sorte“ alle Möglichkeiten zu erschöpfen, die dem Züchter zu deren Schaffung zur Verfügung stehen. Hier geht es aber lediglich um die Abgrenzung der Rasse gegenüber Populationen, deren Genfrequenzen durch künstlichen Eingriff — Selektion — bewußt verändert wurden.

Trotz dieser allgemeinen Fassung scheint unsere Definition der Rasse noch nicht zu genügen. Stellt man sich z. B. vor, daß eine Windwurffläche in einem Fichtenbestande mit den Nachkommen einer einzigen Birke sich natürlich bestockt, so wird die neu entstandene Birkenpopulation eine von der Birkenrasse dieses Gebietes deutlich unterschiedene Genhäufigkeitsverteilung aufweisen. Wir werden sehen, daß derartige und ähnliche Zufallerscheinungen aus der derzeit gültigen Theorie der Rassenbildung nicht wegzudenken sind. Man könnte hier zwar einen weiteren Begriff einführen, doch ist dies als unzweckmäßig zu erachten, weil für unseren rein praktischen Zweck eine genaue Untersuchungsmöglichkeit für die Ursachen der Rassenbildung im Einzelfall fast nie gegeben sein wird. Aus einem anderen Grunde aber ist die fragliche Birkenpopulation doch noch nicht als Rasse aufzufassen. Wir sind vielmehr gezwungen, nachdem wir bisher allein mit den abstrakten Genhäufigkeiten gearbeitet haben, eine etwas engere Fassung zu wählen: Stellt man sich nämlich vor, es würde in das Areal einer gut definierten Rasse ein anderer und genetisch von dieser unterschiedener Teil der Artpopulation plötzlich einwandern und sich mit dieser vermischen, so sind von Anfang an neue Genhäufigkeiten gegeben, das äußere Bild der so entstandenen neuen Population ändert sich indessen von einer Generation zur anderen und ist noch nicht auf die neuen Genhäufigkeiten abgestellt. Das aber widerspricht unserer Auffassung vom Verhalten einer Rasse, die zwar im Laufe der Entwicklung ebenfalls genhäufigkeitsändernden Einflüssen unterliegt, aber doch im Rahmen von uns noch näher abzugrenzender Wahrscheinlichkeiten ihr Erscheinungsbild nur langsam ändern kann. Wir müssen also auch dies einkalkulieren und definieren jetzt endgültig und speziell für unseren Zweck *die Rasse als eine Teilpopulation, die zu einer anderen Teilpopulation der gleichen Art oder zur gesamten Artpopulation gesicherte und natürlich entstandene Unterschiede in den Genhäufigkeiten aufweist, und deren Erscheinungsbild unter gleichen Milieubedingungen in den folgenden Generationen wiederkehrt, eingeschränkt lediglich durch zufallsbedingte Änderungen.*

Was wir nicht fordern, ist Einheitlichkeit bestimmter Merkmale oder Merkmalskombinationen für alle Individuen der gleichen Rasse oder irgendeine besondere Ursache, die zur Ausbildung der Genhäufigkeitsunterschiede führte. Es können vielmehr die unterschiedlichsten Ursachen vorliegen, ausgeschlossen ist lediglich der künstliche Eingriff durch den Menschen, aber auch hier wird man nicht zu engherzig sein dürfen und wird nur durch gelenkte und bewußte Selektion usw. entstandene und gut unterschiedene Teilpopulationen als „Sorte“ bezeichnen.

## 2. Ursachen der Rassenbildung

Die wissenschaftliche Untersuchung aller mit der Rassenbildung zusammenhängender Probleme obliegt der Populationsgenetik, einem Wissenschaftszweige, dessen Erkenntnisse in die Forstwissenschaften nur zögernden Eingang finden. Im folgenden soll kurz dargestellt werden, zu welchen für den Forstmann wesentlichsten Resultaten sie gekommen ist und wie sie zu ihnen gekommen ist. Zu diesem Zwecke bedienen wir uns eines ganz und gar abstrakten Ausgangsmodells:

Es sei eine unendlich große Artpopulation gegeben mit einer dementsprechend unendlich großen Genmasse. Keines der beteiligten Gene soll einen Selektionsvorteil besitzen, d. h. soll gegenüber einem anderen irgendeine Vorteile bei der Reproduktion aufweisen. Die freie Kombinierbar-

keit der Gene sei weder durch äußere noch durch innere Ursachen begrenzt. Spontane Änderungen einzelner Erbanlagen (Mutationen) sollen nicht auftreten. Für diesen Fall und streng genommen nur für diesen Fall gilt die HARDY-WEINBERG-Regel (WEINBERG 1908), die besagt, daß die Genhäufigkeiten unverändert erhalten bleiben. (Man muß hier berücksichtigen, daß zwar in einer unendlich großen Population auch jedes der beteiligten Gene in unendlich großer Zahl vorhanden ist, man kann also von „Häufigkeiten“ eigentlich nicht sprechen, die ja stets relativ zu fassen sind, es läßt sich aber doch aus zufallsmäßig herausgegriffenen Stichproben auch in diesem Falle eine zutreffende Vorstellung über die Häufigkeit des Auftretens einzelner Gene bilden).

Aus der HARDY-WEINBERG-Regel lassen sich einige interessante Schlußfolgerungen ziehen, auf die hier im einzelnen nicht eingegangen wird. Lediglich auf Eines muß hingewiesen werden: Werden zwei Rassen aus natürlichen Ursachen oder durch künstlichen Eingriff gemischt, so wird in den Folgegenerationen sich sehr bald ein Erscheinungsbild einstellen, das fast alle Merkmale der künftig zu erwartenden Rassentypica trägt, und zwar um so eher, je geringer die Zahl unterschiedlicher Genhäufigkeiten beider Ausgangsrassen ist.

Die gemachten Voraussetzungen weisen schon darauf hin, daß bei Aufheben auch nur einer einzigen, so etwa der Panmixie, eine Veränderung der Genhäufigkeiten wenigstens für einzelne Populationsteile erwartet wird. Es soll deshalb im nachfolgenden an herausgegriffenen Einzelbeispielen kurz dargestellt werden, welchen Effekt man von der Aufhebung einzelner oder mehrerer dieser Voraussetzungen erwartet.

### 21. Isolationseffekt

#### 211. Inzucht in begrenzten Populationen

Der Grad der Inzucht kann in verschiedener Weise ausgedrückt werden. Wir wollen hier die Abnahme der Heterozygoten für diesen Zweck benutzen. Es ist bekannt, daß man in der Züchtung relativ schnell zu einer Verringerung der Heterozygotie kommt, wenn man Inzuchtverfahren zur Anwendung bringt, wie Selbstung, Rückkreuzung, Geschwisterkreuzung etc. Weniger beachtet wird, daß auch in der Natur dann eine Verringerung des Heterozygotenanteils zwangsläufig eintritt, wenn begrenzte Populationen sich selbst überlassen werden. Diese Abnahme des Heterozygotenanteils kann durch folgende Gleichung beschrieben werden:

$$H_t = H_0 \cdot e^{-t/2N}$$

worin  $H_t$  den Heterozygotenanteil nach  $t$  Generationen,  $H_0$  den Anfangsbestand an Heterozygoten und  $N$  den Umfang der Population bezeichnet. Aus Abb. 1 ist für ein  $H_0$  von 50%,  $N$  10, 100, 1000, 10 000 und  $t$  10, 100, 1000, 10 000 die gemäß obiger Formel berechnete Entwicklung des Heterozygotenanteils graphisch aufgetragen.

Nun werden Populationsumfänge von 10 und 100 Individuen nur selten eine Rolle spielen, dagegen dürften Populationen von 1000 und 10 000 Individuen häufig soweit isoliert sein, daß der zu erwartende Inzuchteffekt auch praktisch in Erscheinung tritt, insbesondere bei Holzarten, die eine kürzere Lebensdauer haben.

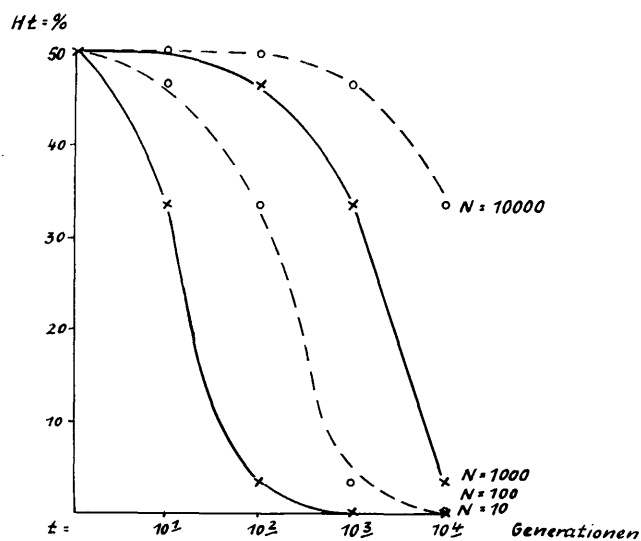


Abb. 1. — Die Heterozygotenabnahme in Populationen verschiedenen Umfanges in Abhängigkeit von der Generationszahl (nach LI 1955).

## 212. Zufallsfluktuation der Genhäufigkeiten in begrenzten Populationen

Als Ursache für derartige Fluktuationen ist eine Summation zufälliger Schwankungen anzusehen, in deren Effekt Erbanlagen der Population verlorengehen oder aber ihre Häufigkeit auf 1 erhöhen können. Erst dann hört die Fluktuation auf: Es ist ein Zustand eingetreten, der für jeden Genlocus ein bestimmtes Gen vorsieht, dessen Häufigkeit  $q = 1$  ist. Bezeichnet man mit  $f_t$  die nach  $t$  Generationen noch nicht in dieser Weise fixierten Loci, so ist

$$f_t = f_0 \cdot e^{-t/2N} \rightarrow 0 \text{ für } t \rightarrow \infty$$

Die Fixationsrate ist ebensogroß wie die Verlustrate und beträgt

$$k = \frac{1}{4} N.$$

Dieser Wert gilt für den Fall gegebener Selbstungsmöglichkeit und sonst rein zufallsmäßiger Bestäubung.

Das Ergebnis dieser Überlegungen ist also grundsätzlich identisch mit dem bei Untersuchung der Heterozygotenabnahme in begrenzten Populationen gefundenen, nur ist der Ausgangspunkt hier ein anderer.

Der hier kurz beschriebene Isolationseffekt wird an einem Beispiel aus anderem Sachgebiet vielleicht anschaulicher erklärt: Es ist bekannt, daß sich Dialekte benachbarter Ortschaften oder Landschaften häufig unterscheiden, obwohl man annehmen muß, daß die Bevölkerung dieser Gebiete ursprünglich einmal die gleiche Sprache gesprochen hat. Trotzdem wird, auch ohne Immigration fremder Sprachteile, nach mehreren Generationen bei genügender Isolierung ein gewisser Unterschied der Dialekte gegeben sein: Auch die Sprache folgt zufallsbeherrschten Entwicklungsgesetzen. Ein hierher gehörendes Beispiel aus forstlichem Gebiet sind die von KRAHL-URBAN (1952) beschriebenen „Vererbungsgemeinschaften“ (diese Benennung wurde vom Autor im Anhalt an DOBZHANSKY 1939 gewählt) in Buchen- und Eichenbeständen, die freilich ebensogut im Absatz 213 eingeordnet werden könnten.

## 213. Isolationseffekt bei gegebener Immigration

Wir haben gesehen, daß Inzuchteffekt und Effekt der Genfluktuation gleichzusetzen sind: Auf der einen Seite bewirken sie Zunahme des Homozygotenanteils, auf der anderen Genverarmung oder, zusammenfassend gesagt,

Fixation der Genloci. Wenn wir nun den Einfluß der Immigration auf die Isolationseffekte untersuchen wollen, so gehen wir wieder von der Änderung des Heterozygotenverhältnisses aus. Zunächst definieren wir als Maß der Inzucht den Inzuchtkoeffizienten (WRIGHT).

$$F = 1 - H_f/H_0$$

worin  $H_f$  bzw.  $H_0$  die Verhältnisse der Heterozygoten mit oder ohne Inzucht charakterisieren.

Wie gezeigt, nimmt  $F$  in begrenzten Populationen von Generation zu Generation zu. Durch Immigration wird diese Zunahme gestört. Es ist dann, wenn  $m$  den Prozentsatz der Immigration angibt:

$$F = \frac{(1-m)^2}{2N - (2N-1)(1-m)^2}$$

Man sieht, daß  $F$  um so geringere Werte annimmt, je größer  $m$  wird. Die Isolation von Beständen einer Holzart wird in der Regel durch räumliche Trennung gegeben sein. Daneben aber gibt es auch eine Isolation dadurch, daß bestimmte Individuen einer Artpopulation mit weitem und zusammenhängendem Verbreitungsgebiet vorzugsweise durch ihre Nachbarn befruchtet werden. Dies gilt, wie noch zu zeigen ist, für die meisten unserer Holzarten in sicherlich sehr weitem Rahmen. Man nennt diesen Fall „Distanzisolierung“ im Gegensatz zum oben besprochenen „Inselmodell“ (LI 1950). Er ist auch unter der Bezeichnung Nachbarschaftsisolierung bekannt. Es sei  $N$  der Umfang der „Nachbarschaft“, gegeben durch die Voraussetzung, daß die beiden Eltern jedes Individuums aus der  $N$  Individuen umfassenden Nachbarschaft stammen. Weil die Verteilung der Individuen als gleichmäßig über die gesamte Fläche angenommen werden kann, ist  $N$  der Fläche direkt proportional. Dann aber sind die 4 Großeltern eine Zufallsauslese einer Fläche von  $2N$  und ganz generell sind die Ahnen der  $k$ . Generation der Fläche  $kN$  entnommen. Diese Fläche wird durch einen Kreis mit dem Radius  $r\sqrt{k}$  beschrieben. Wenn also die Fläche der Nachbarschaft 9mal vergrößert wird, wird dieser Radius nur 3mal verlängert.  $F_1$  soll die Korrelation zwischen zwei sich vereinigenden Gameten einer Nachbarschaft sein, die den Umfang  $N$  besitzt,  $F_2$  für eine ebensolche vom Umfang  $2N$  usw., während  $F$  die Korrelation vorhergehender Generationen bezeichnet. Zufallsmäßige Befruchtung wird vorausgesetzt.

Man erhält dann:

$$F = \frac{1+F}{2N} = 1 + \frac{1}{2} \left( \frac{N-1}{N} \right) + \frac{1}{3} \left( \frac{N-1}{N} \right) \left( \frac{2N-1}{2N} \right) + \dots$$

Bezeichnet man nun jeden Term der obigen Summe mit  $t$ , so vereinfacht sich der Ausdruck zu

$$F = \frac{1+F}{2N} \approx t$$

und nach einigen Umformungen wird

$$F = \frac{1 - kt_k}{1 + kt_k}$$

Die Abb. 2 zeigt die Entwicklung der Inzuchtkoeffizienten  $F$  für „Nachbarschaften“ verschiedenen Umfanges.

## 22. Mutationsdruck

Das Auftreten von Mutationen bietet gegenüber der Immigration nichts wesentlich Neues. Auftretende Mutanten können wie Immigranten behandelt werden. Da über Mutationsraten, -richtungen usw. der Waldbäume nichts bekannt ist, erübrigt sich ein Eingehen hierauf. Es soll nur darauf hingewiesen werden, daß von den neu auftretenden Mutationen nur ganz wenige die Aussicht haben,

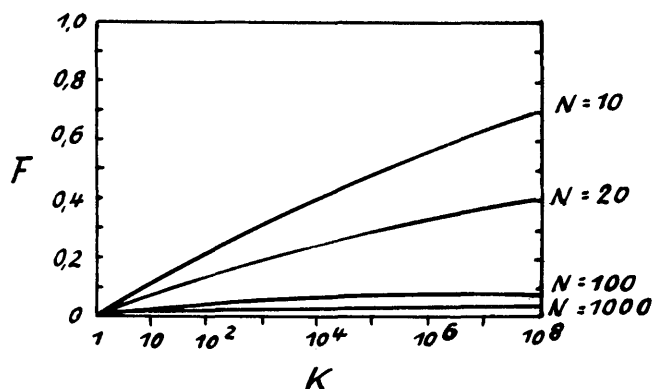


Abb. 2. — Entwicklung des WRIGHT'schen Inzuchtkoeffizienten  $F$  in Nachbarschaften verschiedenen Umfanges in Abhängigkeit von der Generationszahl (aus LI 1955).

in zukünftige Generationen übernommen zu werden, selbst dann, wenn sie einen Selektionsvorteil besitzen. Die nachfolgende Tabelle mag dies zeigen. Der Grund hierfür ist in den Isolationseffekten zu suchen, die oben besprochen wurden.

Wahrscheinlichkeit des Wiederverschwindens eines einzelnen mutierten Gens (nach FISHER 1930)		
Generation	Kein Sel.-Vorteil	1% Sel.-Vorteil
1	0,3679	0,3642
2	0,5315	0,5262
3	0,6259	0,6197
4	0,6879	0,6811
5	0,7319	0,7246
6	0,7649	0,7572
7	0,7905	0,7852
15	0,8873	0,8783
31	0,9411	0,9313
127	0,9847	0,9729

Das würde also bedeuten, daß nach 15 Generationen 89 von 100 in der 0. Generation entstandenen Mutationen wieder verschwunden sind, wenn diese keinen Selektionsvorteil mit sich brachten bzw. 88, wenn sie einen 1%igen Vorteil besaßen usw.

### 231. Selektion

Die bekannte Erscheinung der natürlichen Selektion wird in der Regel von den Forstwissenschaften als Hauptursache der Rassenbildung herangezogen (Standortsrassen). Ihre Behandlung mit Hilfe mendelistischer Modelle bietet grundsätzlich keine Schwierigkeiten, wohl aber die Übertragung der so gewonnenen Resultate auf ein so wenig erforschtes Objekt, wie unsere Waldbäume. Und das hat mehrere Gründe, von denen hier zwei angeführt werden sollen:

1. Müssen die verschiedenen Mendelmodelle jedes für sich gesondert erarbeitet werden. Man muß also wissen, ob die Selektion im Einzelfall ein oder mehrere Gene betrifft, ob diese im homozygoten oder heterozygoten Zustand betroffen werden, ob bestimmte Genkombinationen einen Vorteil besitzen usw.

2. Bereitet es einige Schwierigkeiten, den Selektionsvorgang zu klären und die Selektionswerte anzusetzen. Die zweite Frage soll später behandelt werden, für die erstgenannte wollen wir wenigstens ein Beispiel bringen und wählen für diesen Zweck das von PÄTAU (1938) bearbeitete Modell der Selektion gegen die Rezessiven. Die Fragestellung lautet dann: Wie viele Generationen sind

erforderlich, um, bei vorgegebenem Selektionswert der Rezessiven, deren Häufigkeit um einen bestimmten Betrag zu vermindern? Die zuständige Gleichung ist:

$$s \cdot n = \frac{q_0 - q_n}{q_0 q_n} + 10g e \cdot \frac{q_0(1 - q_n)}{q_n(1 - q_0)}$$

Darin bezeichnet  $n$  die Zahl der notwendigen Generationen und  $s$  den Selektionswert. Die folgende tabellarische Übersicht mag einen Eindruck davon vermitteln, wie man sich die Bewegung von  $q$  vorzustellen hat (nach PÄTAU 1938).

Für eine Reduktion der Genhäufigkeit  $q$  ( $s = 0,01$ )

von	auf	sind erforderlich $n$ Generationen
0,9999	0,9990	230
0,9990	0,9900	232
0,9900	0,5000	559
0,5000	0,0200	5 189
0,0200	0,0100	5 070
0,0100	0,0010	90 231
0,0010	0,0001	900 230

WRICKE (nach KAPPERT 1955) stellt folgende Formel zur Herleitung der notwendigen Generationszahl für bestimmte Änderungen von  $q$  auf:

$$n = \frac{1 - s}{s} \left( \ln \frac{q_n}{q_0} + \frac{1}{q_0} - \frac{1}{q_n} \right)$$

### 232. Selektion in Inzuchtpopulationen

Die im vorigen Abschnitt gefundenen und für einen speziellen Fall gültigen Zahlen sind unerwartet klein, oder, besser gesagt, die jeweils zu einer merklichen Änderung der Genfrequenz notwendigen Generationszahlen sind sehr groß. Es handelt sich in diesem Falle allerdings um eine Population ohne jede Inzucht, dieser Fall aber dürfte, wie aus den vorhergehenden Erörterungen ersichtlich, in praxi als unwahrscheinlich anzusehen sein. Es bleibt deshalb zu untersuchen, wie Selektion und Inzucht gemeinsam wirken. WRIGHT (1942) gibt die Genhäufigkeit (ebenfalls bei Selektion gegen die Rezessiven) der jeweils nachfolgenden Generation an zu

$$q' = \frac{1}{\bar{W}} [pq(1 - F) + q^2(1 - F)(1 - s) + qF(1 - s)]$$

Hierin bezeichnet  $\bar{W}$  das Mittel von Zufalls- und Inzuchtkomponenten der Population. Ein Vergleich der so erhaltenen Zahlen ergibt eine erhebliche Steigerung der Selektionswirksamkeit in Inzuchtpopulationen gegenüber derjenigen in Populationen ohne Inzucht.

### 24. Das WRIGHT'sche Pollenflugmodell

Wir stehen also vor der Tatsache, daß die Rassenbildung gemäß unserer Definition der Rasse überall dort ein zwangsläufiger Vorgang ist, wo isolierte Kolonien der Artpopulation vorkommen oder Panmixie verhindert wird. Ist das nun in der Natur tatsächlich ein für unsere Holzpflanzen gewöhnlicher Fall? Alle Hauptholzarten sind Windbestäuber, und man weiß, daß deren Pollen vom Wind über große Distanzen transportiert werden können. Man weiß aber auch aus den in neuerer Zeit durchgeführten Pollenflugversuchen, daß die in der Luft zur Zeit der Blüte vorhandene Pollenmenge einer Art mit zunehmender Entfernung von der Pollenquelle rasch abnimmt.

J. W. WRIGHT (1952) gibt im Anhalt an BATEMA folgende Gleichung für die Verteilung der Pollenhäufigkeit in Abhängigkeit von der Stärke der Pollenquelle und der Distanz von dieser an:

$$\log y = \log y_0 - (\log_{10} e) K \cdot D.$$

Hierin ist  $D$  die Distanz (für das nachfolgende Beispiel WRIGHTS der *Picea abies* in feet anzusetzen),  $k$  eine Konstante,  $y$  die Pollenhäufigkeit an der Meßstelle und  $y_0$  diejenige an der Pollenquelle. Er erhält für *Picea abies*:

$$\log y = 0,978 - 0,00359 D.$$

Nehmen wir an, es sei der Pollen eines Bestandes nur in einer Richtung transportiert, alle Bäume wiesen gleiche Pollenproduktion auf und die Konstante  $k$  beinhalte gleichzeitig den Grad der relativen Abfilterung durch zwischen-gestellte Bäume. Weiterhin soll es sich um einen gleich-altrigen Reinbestand handeln, bei welchem alle 10 m eine Pollenquelle vorhanden ist. Dann ist für einen bestimmten Baum inmitten des Bestandes das Pollenangebot aus einer Entfernung von

10 m	25,44%
20 m	19,40%
30 m	14,79%
40 m	11,28%
50 m	8,60%
60 m	6,55%
70 m	5,00%
80 m	3,81%
90 m	2,91%
100 m	2,21%

wenn man das Gesamtangebot von 0 bis 100 m gleich 100 setzt und Selbstbefruchtung ausschließt.

Dies würde also bedeuten, daß von je 100 befruchteten Samenanlagen 80 ihren Pollen aus einem Abstand von nur 50 m beziehen usw. Es zeigt sich, daß bei unseren Windbestäubern die Bestandesisolation schon durch relativ kurze Distanzen nahezu vollständig gegeben ist. Eine hieraus sich ergebende Konsequenz für unsere Vorstellung der natürlichen Selektion soll weiter unten besprochen werden. Diese rein theoretischen Überlegungen anhand eines der Wirklichkeit nur in groben Zügen entsprechenden Modells werden sehr schön durch Versuchsergebnisse LANGNERS (1952) belegt, der mit Hilfe eines Signalfaktors im Schmalenbecker Park ebenfalls für *Picea abies* ein rasches Abfallen der Befruchtungshäufigkeit mit zunehmendem Abstand vom Träger des Faktors fand. (Vgl. die Kritik des WRIGHT'schen Pollenflugmodells bei SCAMONI 1955 und die ebendort gegebene Zusammenfassung der Resultate bisher vorliegender Pollenflugversuche). WRIGHT (1952) selbst, der seine Untersuchungen mit dem Ziele durchgeführt hat, die Möglichkeiten genetischer Differentiationen durch Nachbarschaftsisolierung kalkulieren zu können, kommt zu der Schlußfolgerung: „In Douglas-fir, Cedrus, ash, pinyon and Norway spruce pollen dispersion is sufficiently limited to permit genetic differentiation, especially in regions where the population density is low.“ Und damit bezeichnet er gleichzeitig einen praktisch wichtigen Gesichtspunkt, der sich zwangsläufig auch aus unseren rein theoretischen Erörterungen ergibt: Je geringer die Populationsdichte, um so ausgeprägtere Rassenunterschiede (bei gleicher genotypischer Variabilität der Populationen) darf man annehmen. Dieser Gesichtspunkt verdient besondere Beachtung bei der Behandlung unserer Holzarten Lärche, Birke, Erle, Eiche u. w.

## 25. Rassenbildung als Folge der Wanderungsgeschichte unserer Holzarten

Aus all dem oben Gesagten muß man nun schließen, daß es im weiten Verbreitungsgebiet unserer Holzarten zu Rassenbildungen verschiedenster Art gekommen ist. Neben den Standortsrassen müssen auch solche Rassen bestehen, die lediglich auf Grund der beschriebenen Zusammenhänge entstanden sind. Und dieses sind für die Aner-

kennung von Saatgutbeständen eigentlich die interessantesten. Darauf wird noch näher einzugehen sein, zuvor aber muß noch eine weitere Möglichkeit zur Ausbildung von Rassen unserer Holzarten besprochen werden.

Nehmen wir einmal an, daß vor Rückgang des Eises der letzten Eiszeit für eine bestimmte Holzart nur jeweils ein Refugium vorhanden war und innerhalb dieses Refugiums eine einheitliche Rasse erhalten blieb (einheitlich hier nicht im Sinne genetischer Gleichwertigkeit der beteiligten Individuen). In Wirklichkeit wird dies natürlich nicht der Fall gewesen sein, vielmehr wird das verbliebene Siedlungsgebiet der Holzarten vielfach zu untergliedern sein. Aber schon bei Vorliegen dieses einfachsten Falles müssen sich im Verlaufe der Wiedereinwanderung in ihr heutiges Verbreitungsgebiet bei unseren Holzarten die verschiedensten Rassen ausgebildet haben. Man darf sich ja diese Wiedereinwanderung nicht als stetes Nord- oder Ostwärtsschieben einer unveränderlichen Genmasse vorstellen, sondern es werden sich vielfach, ausgehend von nur ganz wenigen Individuen, Sekundärzentren vor der eigentlichen Wanderungsfront gebildet haben. Es liegt auf der Hand, daß auf diese Weise Ausgangspunkte für die Neubildung bestimmter Rassen geschaffen wurden. Zwar wird sich im Laufe der Zeit einiges ausgeglichen haben, aber die Generationsfolge unserer Holzarten ist doch nicht so dicht, als daß man selbst bei Voraussetzung gleichmäßiger Pollenverteilung (die, wie oben gezeigt, nicht zutrifft), einen inzwischen stattgefundenen Ausgleich dieser einmal begründeten Rassenunterschiede anzunehmen vermöchte. (Vgl. hierzu die Entwicklung einer neuen Hypothese über die Entstehung der schlechtformigen „Küstenkiefer“ Schwedens bei NORDSTRÖM 1954). Derartige Rassenbildungen sind auch heute noch möglich, wenn nach Katastrophen eine natürliche Neubesiedlung des betroffenen Gebietes stattfindet, wie beim oben angeführten Beispiel der Verjüngung eines Windbruches mit Nachkommen nur einer oder einiger weniger Birken. So gibt JONEBORG (1945) einen instruktiven Fall für *Picea abies* an: Auf einer Kahlfläche war in großer Zahl, ausgehend von einigen Altbäumen in der Nachbarschaft, die Varietät *acrocona* angefliegen. Mit zunehmender Waldbautechnik werden diese Fälle zwar selten geworden sein, aber dafür tritt neu hinzu die „Rassenbildung“ durch den Menschen, dort nämlich, wo er unbewußt bei der Samenernte bestimmte Baumtypen bevorzugt hat. Letzten Endes stellt jede Durchforstung einen Eingriff in die Genhäufigkeit des Bestandes dar. Die Bestandesanerkennung selbst schließlich verfolgt kein anderes Ziel.

Die Auswirkung von genetisch unterschiedlichen Gruppenbildungen bei der Einwanderung unserer Holzarten muß als recht hoch eingeschätzt werden. Es liegt in der Natur der Dinge, daß geschichtliche Untersuchungen an Waldbäumen hierüber nur selten möglich sind, dagegen liegen uns einige Ergebnisse der menschlichen Erbforschung vor, die ein anschauliches Bild davon geben, wie diese Gruppenbildung sich auswirken kann, wenn sie noch dazu, wie es folgerichtig eintreten muß, durch Inzuchteffekte verstärkt wird. MARTIN (1923) berichtet beispielsweise über die Bevölkerung einiger kleiner Städte in Neu-England. In beiden Städten gibt es nur etwa zehn Familiennamen, was man als Ausdruck hoher Inzucht werten kann. Während nun in der einen Stadt ein hoher Wohlstand herrscht, die Bevölkerung im Durchschnitt begabt oder sogar von hervorragender Intelligenz ist, ließ in der anderen Stadt bei verbreiteter Geisteskrankheit die Moral in vieler Beziehung zu wünschen übrig, infolge

Mangels an Arbeitslust und -fähigkeit herrschten Armut und Not.

Letzten Endes ist diese besonders von REINIG (1938) beschriebene Art der Rassenbildung identisch mit dem rasenbildenden Einfluß von Schwankungen der Populationsgröße (RENSCH 1954 bezeichnet letztere sogar als „Evolutionfaktor“). Seltene Mutanten und seltene Genkombinationen vermehren sich bei raschem Populationswachstum oft erheblich (FORD 1949). Umgekehrt muß man mit REINIG (1938) einen Verlust von Genen annehmen, weil voraus-eilende Individuen jeweils nur einen Teil der Gesamtpopulation und ihres Genbestandes repräsentieren. Am ausgeprägtesten dürfte dies bei „Einzelwanderung“ sein. Es ist auf Grund dieser Verhältnisse nicht nur möglich, sondern in hohem Maße wahrscheinlich, daß im Laufe der Wanderung einer Holzart deren Genbestand sich grundlegend ändert, auch ohne Vorhandensein eines Selektionsdruckes.

Bei Berücksichtigung der langsamen Generationsfolge unserer Holzarten und dem durchweg jungen Vorkommen an ihren jetzigen Standorten geht man wohl nicht fehl, wenn man diesen Zusammenhängen entscheidenden Einfluß auf die stattgehabte Rassenbildung beimißt, beweisen doch alle mathematischen Modelle der Populationsgenetik, daß die Entwicklung einer Rasse in hohem Maße abhängig ist von den Ausgangshäufigkeiten der Erbanlagen.

Der Vollständigkeit halber sei noch die Möglichkeit der „Einnischung“ seltener oder in der natürlichen Selektion unterlegener Biotypen erwähnt, wie sie von LUDWIG (1950) beschrieben wird. Findet sich für einen solchen Biotyp eine „Nische“ im Verbreitungsgebiet konkurrierender Arten oder Biotypen der gleichen Art, so bleibt er dort erhalten. Ähnliches dürfte etwa für das Vorkommen von *Picea omorica* gelten.

Im vorstehenden sind nur einige wenige Modelle der Populationsgenetik behandelt worden. Es war das Ziel dieser Ausführungen, den Blick auf die weniger gut als das Standortsauslesemodell bekannten, aber ebenso wichtigen Zusammenhänge zu lenken und gleichzeitig eine Vorstellung davon zu geben, wie man sich die notwendige Generationsfolge usw. vorzustellen hat. Eine Zusammenfassung der bisher bekannten Arbeiten auf diesem Gebiet gibt das Lehrbuch der Populationsgenetik von LI (1955), dessen Symbole für alle von uns diskutierten Fälle verwendet wurden. Eines dürfte aus dem Gesagten mit aller Deutlichkeit hervorgehen: Wo es genetische Variabilität gibt, und wo die Voraussetzungen der HARDY-WEINBERG-Regel nicht zutreffen, muß zwangsläufig die Ausbildung unterschiedlicher Genhäufigkeiten einzelner Populationsteile und somit die Rassenbildung einsetzen, auch dann, wenn kein Selektionsdruck vorliegt. Es ist damit wohl klar genug bewiesen, nachdem zumindest die Panmixie in den Populationen unserer Waldbäume gestört ist, eine wenigstens teilweise Isolierung von Populationen oft recht geringen Umfanges gegeben ist und die Einwanderungsgeschichte unserer Holzarten eine weitere Quelle von Genhäufigkeitsdifferenzen darstellt, daß auch wirtschaftlich wichtige Merkmale bzw. die auf sie zu beziehenden Erbanlagen oder Anlagenkombinationen mitbetroffen sein müssen.

### 3. Verlagerung von Rassen an einen neuen Anbauort

Aus der Erkenntnis der Zwangsläufigkeit des Rassenbildungsprozesses allein ist schon das Bestandesanerkennungssystem der deutschen forstlichen Saatgutgesetzge-

bung gerechtfertigt. Es gilt nun aber weiter zu untersuchen, ob man nicht durch Verlagerung von Rassen an andere Standorte als die, auf welchen sie sich ursprünglich herausgebildet haben, Produktionsverluste herbeiführt. Das wäre besonders dort zu erwarten, wo sich extrem spezialisierte Standortsrassen gebildet haben. Als Belegmaterial kann hier neben den Resultaten der bisher angelegten Herkunftsversuche auch das grundsätzliche Ergebnis des landwirtschaftlichen Sortenprüfwesens herangezogen werden, weil es auf breitester Basis und in systematischer Arbeit gewonnen wurde. Das kann aber von unseren Herkunftsversuchen nicht behauptet werden. Trotzdem stehen diese, wo ihre Anlage und Planung einen Vergleich zuläßt, in ausreichender Übereinstimmung mit den Erfahrungen der Landwirtschaft.

Zunächst einmal ist der Einfluß des Klimas von Bedeutung. Man geht wohl nicht fehl, wenn man das Klima als hervorragendste Ursache der Standortsrassenbildung ansieht. LANGLET (1936) und JOHNSON (1955) fanden für schwedische Kiefernherkünfte gesetzmäßige Änderung der Wuchsleistung mit zunehmender geographischer Breite und mit zunehmender Höhe über NN bei gleicher geographischer Breite. JOHNSON, der einen Versuch mit stets gleichen Herkünften in verschiedenen Breiten Schwedens auswertete, fand aber auch eine Gesetzmäßigkeit betreffs der geographischen Breite des Anbauortes. Die relative Wuchsleistung der einzelnen Herkünfte verhielt sich genau so, wie man es den Erfahrungen der Landwirtschaft nach vermuten mußte. Für die Birke fand JOHNSON (1951) als Ergebnis, allerdings an nur einem Anbauort, welches auf praktisch die gleichen Reaktionen hindeutet. Die Auswertung landwirtschaftlicher Versuchsserien (z. B. für die deutschen Weizensorten bei MEYER 1950) ergibt ein ganz ähnliches Bild: Die relative Sortenleistung ändert sich zwar mit der Versuchsbontität, aber doch durchaus gesetzmäßig, und vor allem sind die Standortswchselwirkungen nicht so lebhaft, als daß man nun ernsthafte Ertrags-einbußen aus diesen Wechselwirkungen erwarten müßte. Bei der Versuchsserie MEYERS kommt noch hinzu, daß Weizensorten mit großer Annäherung reine Linien sind und deshalb keine „Genreserven“ besitzen, von denen man im forstlichen Schrifttum so oft spricht. Es sind hier also tatsächlich stets die gleichen Genotypen, die an der Ertragsbildung beteiligt sind. Während MEYER anhand seiner Versuche zum Ergebnis kommt, daß zur Prüfung der Standortswchselwirkung das „Wuchsgebiet“ Deutschland noch nicht ausreicht, die klimatischen Verhältnisse hier also noch nicht genügende Unterschiede aufweisen, sind uns doch einige andere Fälle bekannt, in denen offensichtliche und größere Unterschiede der Ertragsdifferenzen unter verschiedenen Klimabedingungen vorliegen. Der bei uns wohl bekannteste Fall ist hier die Roggensorte „Brands Marien“, die nur für die maritimen Gebiete beispielsweise Mecklenburgs empfohlen wird. Hier ist sie den gebräuchlichsten Roggensorten, etwa den Petkusern, um ein Erhebliches überlegen, bleibt aber bei weniger hoher Luftfeuchtigkeit hinter diesen zurück. Die Folgen einer Verlagerung des Petkuser Roggens in das Küstengebiet oder umgekehrt des „Brands Marien“ in trockenere Gebiete sind indessen keineswegs katastrophal.

Es ist vielleicht gut, wenn man sich zur Klarstellung dieser Verhältnisse wieder eines abstrakten Modells bedient, weil auf diese Weise die Untersuchung der Zusammenhänge stets erleichtert und systematisch geführt werden kann. Wir benutzen hierzu die MITSCHERLICH'sche Ertragsfunktion. Abb. 3 stellt die Ertragskurven zweier Sorten

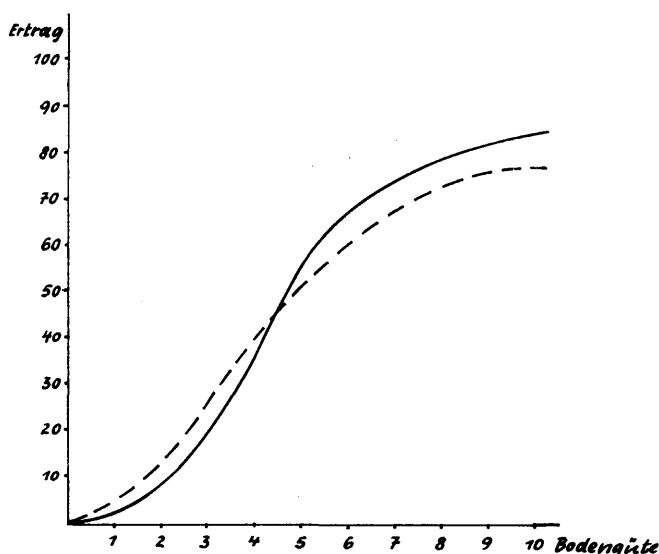


Abb. 3. — Erträge zweier Sorten in Abhängigkeit von der Bodengüte. Schematische Darstellung zur Erklärung der möglichen Typen von Sorten  $\times$  Standort Wechselwirkungen.

bei Änderung eines Ertragsfaktors dar, also z. B. der Luftfeuchtigkeit. Mit zunehmender Luftfeuchtigkeit werden die Erträge beider Sorten größer, indessen führt die Ertragszunahme keineswegs zur Parallelität der beiden Ertragskurven. Man sieht auch, daß die systematische Änderung der Ertragsdifferenzen, auf die sich unsere Untersuchungen ja stützen müssen, in den einzelnen Abschnitten der Ertragsfunktion unterschiedlich ist. Untersucht man beispielsweise den Abschnitt oberhalb des Schnittpunktes der beiden Kurven, so wird wenigstens das Vorzeichen stets erhalten bleiben.

Man mache sich einmal klar, welche Unterschiede die Ertragskurven zweier Sorten aufweisen müßten, die so extreme Wechselwirkungen zeigen sollen, wie es im forstlichen Schrifttum oft angenommen wird! Und zwar nicht nur in der asymptotischen Endgröße des Ertrages, sondern vor allem auch in der Form der Kurven. Es gehört also wohl doch eine ganz extrem scharfe Auslese dazu, um derartige Sorten herzustellen. Diese Auslese kann aber unter natürlichen Verhältnissen bei nur geringen Standortunterschieden kaum angenommen werden (als „geringen“ Standortunterschied kann man unter diesen Voraussetzungen u. E. noch den Unterschied der I. zur II. und auch III. und IV. Ertragstafelbonität eines Wuchsgebietes annehmen). Wir halten es also nicht für wahrscheinlich, daß man durch Verlagerung des Saatgutes über zwei oder drei Bonitäten des gleichen Wuchsgebietes eine praktisch bedeutungsvolle Wechselwirkung erhält.

Vor allem aber kann man hier keine allgemein gültigen Regeln aufstellen etwa der Art, daß Saatgut eines Bestandes, der auf I. Bonität Bestes geleistet hat, nun auch ausschließlich auf wieder nur besten Böden verwendet werden sollte.

#### 4. Nachweis der Rassenunterschiede

Eine andere Frage ist es wert, ebenfalls in diesem Zusammenhang untersucht zu werden. Wir hatten gesehen, daß es mehrere Ursachen der Rassenbildung gibt, die wir in zwei große Komplexe teilen können: Einmal die Rassenbildung durch natürliche Selektion, zum anderen die Rassenbildung aus allein zufälligen Ursachen (Isolation, Zufälligkeiten bei der Einwanderung etc.). Nun wird in

diesem Zusammenhang manchmal die (vom Standpunkt des Praktikers verständliche) Frage gestellt: Welches ist denn nun die Hauptursache der Rassenbildung? Diese Frage kann nicht beantwortet werden, weil sie falsch gestellt ist. Man könnte sie in vernünftige Form bringen, wenn man sie auf bestimmte Gebiete beschränken und nach dem wirtschaftlichen Effekt fragen würde. Also z. B.: Welche Rassen innerhalb des Wuchsgebietes Mark Brandenburg der Kiefer sind für den Praktiker am ehesten von praktischer Bedeutung? Die Antwort hierauf dürfte nicht allzu schwer sein; es sind mit großer Wahrscheinlichkeit die zufallsmäßig entstandenen Rassen. Ganz anders aber würde diese Antwort ausfallen, wenn etwa nach der Bedeutung der Rassentypen der Lärche für die Forstwirtschaft des alpinen Raumes gefragt würde. Die Verwendung einer Hochlagenherkunft in tieferen Lagen hätte hier sicherlich eine erheblich größere Auswirkung, als die Auswahl der einen oder anderen Rasse gleicher Höhenstufe dieses Raumes. Nur so also kann die Frage gestellt und beantwortet werden. Würde man die eingangs erwähnte Form wählen, so wäre die einzige Möglichkeit einer Antwort nur eine Aufzählung der bekannten Rassen nach Standortsrassen und zufällig entstandenen Rassen, womit aber schließlich nichts gewonnen wäre. Anstelle der hier benutzten Bezeichnung „Zufallsrasse“ sollte man besser den herkömmlichen Terminus „Lokalrasse“ verwenden. Wenn es hier und im folgenden anders gehandhabt wird, so geschieht dies ausschließlich deshalb, weil Verwechslungen von Standortrasse und Lokalrasse vermieden werden sollen.

Eine zweite Frage ist nun die nach dem Nachweis der Rassenunterschiede. Damit eng gekoppelt ist die Frage: Standortrasse oder nicht? Wenn z. B. JOHNSON einen durchgehend gültigen Gradienten („clin“) für die schwedischen Kiefernrasen von Nord nach Süd findet, so kann man daraus eine hohe Wahrscheinlichkeit ableiten, derzufolge eine Klimaauslese Ursache dieses Gradienten ist. Das Gleiche gilt für die Untersuchungen von KARSCHON (1949) an Kiefern verschiedener Höhenlagen der Schweiz, und auch die Ausführungen von SCHMIDT (1943) über das „Ost-Westgefälle“ können in dieser Richtung gewertet werden, obwohl hier schon ersichtlich ist, daß die logische Verknüpfung von Versuchsergebnis und theoretischer Erklärung nicht immer ganz eindeutig sein kann. So macht auch SCHMIDT (1954) neuerdings wieder die Einwanderungsgeschichte der Kiefer verantwortlich für z. B. die Ästigkeit einiger Kiefernrasen. Bei diesen Untersuchungen hat es sich auch herausgestellt, daß die Annahme, eine Auslese in Schnee- oder Eisbruchlagen verliefte stets in Richtung auf Feinästigkeit, nicht zutrifft. Man sollte sich also davor hüten, einseitige Schlußfolgerungen zu ziehen. Ursache und Wirkung sind oft nur schwer zu erkennen und miteinander zu verknüpfen, und in vielen Fällen würde es besser sein, über das Konstatieren von Sachverhalten hinaus nichts zu vermuten oder zu unterstellen, bevor nicht ein genügend großes Versuchsmaterial vorliegt. Will man etwa der Frage nachgehen, ob die gut- und schlechtförmigen Bestände eines Herkunftsgebietes irgendeiner Herkunft rassenbedingte Unterschiede aufweisen, so genügt es nicht, von nur je einem Bestand beider Typen einen vergleichenden Versuch anzulegen, denn damit weist man nichts anderes nach, als genetische Unterschiede oder Gleichwertigkeit nur dieser beiden Bestände. In Wirklichkeit aber liegen hier statistische Gesetzmäßigkeiten zugrunde: Es kann sowohl aus genetischen wie aus standortsbedingten Unterschieden heraus die Entwicklung des



Bestandes in der einen oder anderen Richtung verlaufen sein. Das Resultat eines einzigen derartigen Versuches ist also nicht verallgemeinerungsfähig, bevor nicht eine große Zahl derartiger Versuche durchgeführt ist.

Benutzt man als Maßstab für die Klimaanpassung einer Herkunft das relative Sortenwachstum, wie es z. B. im Kiefernversuch von JOHNSON unbedenklich getan werden kann, so muß man sich darüber klar sein, daß die Wachstumsleistungen zu unterschiedlichen Zeitpunkten ganz andere Relationen zeigen können, denn auch der Wachstumsrhythmus der Herkünfte kann verschieden sein. So war es beispielsweise in einer Herkunftsversuchsserie W. SCHMIDTS (SCHMIDT und STERN 1955) bei den Herkünften Ostpreußen, Schwarzwald u. a.

Die Prüfung dieser Zusammenhänge im Feldversuch ist langwierig und oft gar nicht durchführbar, weil einzelne Faktorenkomplexe sich überlagern können. MARQUARDT (1955) schlägt deshalb vor, physiologische Testverfahren anzuwenden, wie es vor ihm schon andere Autoren beschrieben (SCHMIDT, KARSCHON u. a.). Man muß sich aber darüber klar sein, daß derartige Testverfahren stets nur einen Teil des gesamten wirksamen Faktorenkomplexes erfassen können, daß sie also ein für die Praxis nur bedingt brauchbares Resultat erbringen, welches mehr als Hinweis, nicht aber als endgültiger Entscheid zu werten ist. Letzterer, der Entscheid über die praktische Verwendbarkeit einer Rasse in einem bestimmten Gebiete, kann nur im Feldversuch getroffen werden. Und hier ist man vor Überraschungen keineswegs sicher. Prüft man mit Hilfe physiologischer Testverfahren die Klimaanpassung mehrerer Rassen, so findet man vielleicht die betreffs des jeweils untersuchten Merkmales am besten angepaßte Herkunft rasch heraus, es ist aber nicht gesagt, daß man auf diese Art auch die wirtschaftlich wertvollste Rasse ausgelesen hat. Hier berühren wir einen entscheidenden Punkt: Natur und Wirtschaftler messen nicht immer mit gleichem Maß; was die erstere vielleicht im jahrtausendelangen Daseinskampf oder „zufällig“ verworfen hat, ist möglicherweise für den Wirtschaftler das erstrebenswerte Material und umgekehrt.

Wir sind es gewohnt, in der autochthonen Herkunft auch das wirtschaftlich Beste zu sehen. Das hatte jahrzehntelang auch seine Berechtigung und diese Berechtigung besteht auch heute noch dort, wo es anders nicht erwiesen ist, denn niemand wird das Risiko auf sich nehmen wollen, welches ein Anbau unerprobten Materials auf großer Fläche mit sich bringt. Aber man darf diesen Gedanken auch nicht zu weit treiben und etwa annehmen, daß die autochthone Herkunft unter allen Umständen das Beste auch in wirtschaftlicher Hinsicht darstellt, selbst dann, wenn man zwischen dem Standort von Mutter- und Tochterbestand an anderem Anbauort nur geringe Differenzen feststellt. Dem Versagen standortsfremder Herkünfte auf neuem Anbauort steht eine große Zahl von Fällen gegenüber, in denen das Gegenteil der Fall ist; man erinnere sich der Anbauerfolge mit ostpreußischer Kiefer auch im westlichen Anbau- und Verbreitungsgebiet dieser Holzart (WIEDEMANN 1930), des Erfolges der schwedischen Forstwirtschaft mit der Einfuhr mitteleuropäischer Fichtenherkünfte (KIELLANDER 1953) oder berücksichtige die neueren Ergebnisse der amerikanischen Douglasherkunftsversuche (JAHN 1955). Selbst in ganz extremen Fällen gilt also nicht allgemein die Annahme, daß die autochthone Rasse stets die „Beste“ sei, um wieviel weniger mag es der Fall sein, wenn man über nur geringe Standortunterschiede verlagert. Endlich ist es bisher

durch nichts bewiesen, daß der Erfolg der natürlichen Auslese eine Kombination der biologisch und wirtschaftlich wertvollsten Merkmale sei. Wir müssen vielmehr voraussetzen, daß durch die zufällsmäßige Rassenbildung eine große Zahl von wirtschaftlich sehr unterschiedlich zu bewertenden Rassen des gleichen „Standortsrasentyps“ entstanden ist. Und hierin findet die Bestandesanerkennung ihre Rechtfertigung.

Es ist in diesem Zusammenhang nicht möglich, mit einzelnen und womöglich extremen Beispielen zu argumentieren. Hat etwa die südfranzösische Kiefernherkunft in der Mark versagt, so ist damit noch nicht bewiesen, daß

- a) nicht auch in Südfrankreich die Brandenburger Herkunft wirtschaftlich vorzuziehen sei und
- b) eine jede andere und entfernte Herkunft in der Mark nun auch versagen müßte.

Außerdem stellen Herkunftsverlagerungen in klimatisch vom Herkunftsort extrem unterschiedene Gebiete und ebensolche über nur geringfügige Standortunterschiede ganz etwas anderes dar. Im ersteren Falle kann schon das Versagen eines einzigen physiologischen Merkmals schwerwiegende Folgen haben, im letzteren aber ist dies wenig wahrscheinlich.

Die Bildung von Standortsrassen scheint uns nach allem oben Gesagten ein kombinierter Effekt von Standortauslese und Isolation zu sein. Bei „Höhenstufenrassen“ mit relativ kleinem Verbreitungsgebiet muß die Isolation geradezu als Voraussetzung für Rassenentstehung und -erhaltung angesehen werden. So wird es erst verständlich, daß schon innerhalb der relativ wenigen Generationen, die unsere Waldbäume an ihrem jetzigen Vorkommen erlebt haben, eine Rassenbildung dieser Art überhaupt schon möglich gewesen ist. Es ist weiter klar, daß Standortsrasenbildung dort anzunehmen ist, wo die Selektion scharf in den Genbestand eingegriffen hat. Trotzdem ist die Standortsrasse als ein relativ anzuwendender Begriff zu werten, der nur beim Vergleich bestimmter Komplexe von Erbanlagen mit den entsprechenden anderer Rassen Gültigkeit hat. Wo die natürliche Selektion weniger ausgeprägt in Erscheinung tritt, kann man nur mit größter Vorsicht eine stattgehabte Standortsrasenbildung unterstellen, wenn sich genetisch bedingte Unterschiede zeigen. Wir wissen, daß in den einzelnen Jahren sehr unterschiedliche Witterungsbedingungen gegeben sein können, und, daß darüber hinaus langfristige Klimaschwankungen die Regel sind. Unter diesen Umständen aber erscheint es als völlig ausgeschlossen, daß z. B. jede Kiefernbonität des Kiefernareals eines Wuchsgebietes eine eigene Standortsrasse beherbergen soll.

Der Selektionsvorgang kann im Einzelnen ganz verschiedenen Einflüssen folgen. Nimmt man den einfachsten Fall, die Vernichtung aller Träger eines bestimmten Merkmales, wie es z. B. RUBNER (1943) für bestimmte Fichtentypen auf Grund von Eis- und Schneebruchauslese in Gebirgslagen annimmt, so ist das Geschehen leicht zu übersehen und einfach zu deuten. Anders aber wird es schon, wenn man etwa die Selektion der Kiefer in Trockengebieten untersuchen will. Es kann in diesem Falle nicht wie im vorigen gleichgültig sein, auf welche Weise die Bestandesbildung im Einzelfall erfolgt: Handelt es sich um einen etwa gleichaltrigen Katastrophenfolgeward, so werden ganz andere Einflüsse wirksam gewesen sein, als bei kleinflächiger Verjüngung. Die allgemeine Angabe, es würden solche Typen ausgelesen, die „trockenresistent“ sind, genügt nicht, denn Trockenresistenz kann hier ganz verschiedene Ursachen haben. Einmal werden diejenigen



Pflanzen begünstigt, deren Wurzeln am raschesten in tiefere Bodenschichten gelangen, dann aber auch und völlig unabhängig hiervon die Nachkommen der am reichsten fruchtenden Altbäume der näheren Umgebung. Beides kann in einzelnen Jahren ganz verschiedene Resultate ergeben. Schließlich ändert sich die Selektionsrichtung mit eintretendem Bestandesschluß und wird endlich im Altbestand wieder eine gänzlich andere sein. Eine einfache Erklärung nach dem Schema Ursache-Wirkung ist hier also nicht so ohne weiteres möglich. Man sieht, wie viele Zufälligkeiten und systematische Ursachen hier zusammenwirken. Es ist, wenn man das Mendelmodell der Rassenbildung gelten läßt, durchaus wahrscheinlich, daß auch auf Extremstandorten Rassen entstehen, die zwar als „Standortsrassen“ gleichen Typs aufgefaßt werden können, in Bezug auf andere Merkmale aber erheblich unterschieden sind. Ausgangsmaterial, Inzucht- und Zufallsercheinungen bilden die Ursachen hierfür.

### 5. Aufgaben der forstlichen Saatgutgesetzgebung

Wie ist nun anschließend an die obigen Erörterungen das System der Bestandesanerkennung des alten forstlichen Artgesetzes zu beurteilen? Zunächst einmal stellt die Einteilung des Geltungsbereiches in Wuchsgebiete und die Ausscheidung von Höhenstufen innerhalb der Wuchsgebiete eine Sicherung gegen unzulässige, d. h. unerprobte oder mit negativem Erfolg erprobte Herkunftverlagerungen dar. Damit ist, wenn man natürlich auch über die Grenzen der Wuchsgebiete im Einzelnen und das Ausreichen der Höhenstufeneinteilung anderer Meinung sein kann, der Möglichkeit des Vorkommens von Standortsrassen Rechnung getragen. Die zweite Bestimmung, Zulassung nur des Saatgutes von anerkannten Beständen zur künstlichen Verjüngung, genügt auch den Gesichtspunkten, die sich aus der Möglichkeit zufallsmäßiger Rassenbildungen ergeben. Es wird auf diese Art vermieden, daß die Eigenschaften wirtschaftlich (nicht biologisch!) unerwünschter Bestände auf die neuzubegründenden übertragen werden. Zwar wird in vielen Fällen der nicht anerkannte Bestand lediglich aus äußeren, nicht aber aus genetischen Ursachen sein derzeitiges Erscheinungsbild erworben haben, das allein man ja beurteilen kann, dies ist indessen bedeutungslos. Wir nehmen nicht an, daß hierdurch wertvollstes Genmaterial verloren geht. Man weiß, daß die zu berücksichtigenden Erscheinungen statistischen Gesetzmäßigkeiten folgen. Nicht die Möglichkeit kann hier also der maßgebende Gesichtspunkt sein, entscheidend ist vielmehr die Wahrscheinlichkeit. Und die höhere Wahrscheinlichkeit zur Vermehrung wirtschaftlich erwünschter Genotypen liegt bei den anerkannten Beständen.

### Zusammenfassung

1. Die vorliegende Arbeit soll ein Beitrag zur Diskussion um die forstliche Saatgutgesetzgebung in der Bundesrepublik sein. Sie stützt sich auf Ergebnisse der Populationsgenetik. Deshalb wird der Begriff „Rasse“ im Sinne der Mendelgenetik definiert als Bezeichnung für eine Teilpopulation, die zu einer anderen Teilpopulation der gleichen Art oder zur gesamten Artpopulation gesicherte und natürlich entstandene Unterschiede in den Genhäufigkeiten aufweist, und deren Erscheinungsbild unter gleichen Milieubedingungen in den folgenden Generationen wiederkehrt, eingeschränkt lediglich durch zufallsbedingte Änderungen.

2. Die Hauptursachen der Rassenbildung werden an ausgewählten Beispielen und Modellen der Populationsgenetik dargestellt und ihre Bedeutung für die Entstehung von Baumrassen besprochen.

3. Es wird daraus hinsichtlich der bestehenden forstlichen Saatgutgesetzgebung (Forstliches Artgesetz) die Schlußfolgerung gezogen, daß die Wuchsgebietseinteilung zum Zwecke der Berücksichtigung vorkommender Standortsrassen und die Bestandesanerkennung zur Erfassung der wirtschaftlich geeignetsten „Zufallsrassen“ innerhalb der Wuchsgebiete in gleicher Weise wissenschaftlich gerechtfertigt sind, da beide Komplexe der Rassenentstehung (Selektion und Zufall) *zwangsläufig* zur Rassenbildung führen müssen, wenn genetische Variabilität vorausgesetzt wird.

### Summary

Title of the paper: *The development of races and the approval of forest stands.* —

1. This paper is a contribution to the discussion of the German Law about the Control of Forest Seed Origin (Saatgutgesetzgebung) in the German Federal Republic. It is based upon the results of population genetics. Therefore the term „race“ will be interpreted in the manner of Mendelian genetics as a term for a limited population, which represents to other limited populations of the same species or to the whole species population, significant and naturally occurring differences in gene frequencies and whose appearance under the same conditions of the environment returns in succeeding generations, being limited only by random variations.

2. The main causes of race formation are demonstrated by selected examples and patterns of population genetics.

3. With regard to the existing German Law about Forest Seed Control (Forstliches Artgesetz) it is concluded that the distribution in climatic zones with regard to provenances and the approval of stands with regard to the economically most suitable local race (= „Zufallsrasse“) within a climatic zone are scientifically justified, because both complexes of race development (selection and random) result in the development of races if genetical variability be supposed.

### Résumé

Titre de l'article: *La formation des races et la reconnaissance des peuplements forestiers.* —

1) Cet article discute de la loi sur le contrôle de l'origine des graines forestières (Saatgutgesetzgebung) dans la République fédérale allemande. Cette étude est basée sur les résultats de la génétique des populations. Par conséquent, le terme de „race“ sera interprété, dans l'esprit de la génétique mendélienne, comme s'appliquant à une population limitée, qui présente avec d'autres populations limitées de la même espèce ou avec l'ensemble de la population de l'espèce, des différences naturelles significatives dans la fréquence des gènes. Dans les mêmes conditions de milieu, ces différences se retrouvent avec l'approximation des variations dues au hasard, dans les générations successives.

2) Les principales causes de la formation des races sont exposées avec des exemples et schémas tirés de la génétique des populations.

3) En ce qui concerne la loi existante sur le contrôle des graines forestières (Forstliches Artgesetz) on peut conclure que la division en zones climatiques des prove-

nances et la reconnaissance des peuplements des races locales économiquement les plus intéressantes („Zufallsrasse“) à l'intérieur d'une zone climatique sont scientifiquement justifiées; en effet, si l'on admet une variabilité de nature génétique, les deux grands facteurs de la constitution de races (la sélection et le hasard) aboutissent forcément à la formation de races.

### Literatur

ANONYMUS: Die forstliche Rassegesetzgebung des Deutschen Reiches. Carl Schönfeldts Buchdruckerei, Hamburg-Stellingen. — BATEMA, A. J.: Contamination in seed crops. III: Relation with isolation distance. *Heredity* 1, 305—336. — DOBZHANSKY, TH.: Die genetischen Grundlagen der Artbildung (Deutsche Übersetzung). G. Fischer, Jena 1939. — FISHER, R. A.: The genetical Theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford 1930. — FORD, E.: Early stages in allopatric specialisation. In: JEPSEN, SIMPSON, MAYR: Genetics, paleontology and evolution. Princeton 1949, S. 309—314. — JAHN, G.: Gegenüberstellung deutscher und amerikanischer Douglasien-Provenienzversuche. *Allg. Forst- und Jagdztg.* 126, 68—76 (1955). — JOHNSON, H.: Avkommeprövning av björk—preliminära resultat från unga försöksplanteringar. *Svensk Papperstidning* 54, 412—426 (1951). — JOHNSON, H.: Utvecklingen i 15-åriga försöksodlingar av tall i relation till proveniens och odlingsort. *Svenska Skogsv. för. Tidskr.* 53, 57—88 (1955). — JONEBORG, S.: Monströs kottbildning hos granen. Vegetativt skott eller kotte? *Svenska Skogsv. för. Tidskr.* 43, 453—462 (1945). — KARSCHON, R.: Untersuchungen über die physiologische Variabilität von Föhrenkeimlingen autochthoner Populationen. *Ann. Inst. féd., rech. forest.* 26 (1949). — KIELLANDER, C. L.: Om kontinentgranen. *Sv. Papperstidn.* 56, 900—926, 941—954 (1953). — KRAHL-URBAN, J.: Hinweise auf individuelle Erbanlagen bei Eichen und Buchen. *Z. Forstgenetik* 2, 51—59 (1952/53). — LANGNER, W.: Die diagnostische Bedeutung eines aurea-Faktors bei *Picea abies* für die genetisch wirksame Pollenverteilung. *Z. Forstgenetik* 2, 21—22 (1952/53). — LANGLER, O.: Studien über die physiologische Variabilität der Kiefer und deren Zusammenhang mit dem Klima. Beitrag zur Kenntnis

der Ökotypen von *Pinus sylvestris*. *Medd. f. Sta. Skogsf. Anst.* Stockholm, 29, Nr. 4 (1936). — LI, C. C.: Population genetics. The University of Chicago Press, Chicago 1955. — LUDWIG, W.: Zur Theorie der Konkurrenz. Die Annidation (Einnischung) als fünfter Evolutionsfaktor. Neue Ergebnisse und Probleme der Zoologie (KLATT Festschrift). Leipzig 1950, 516—537. — MARQUARDT, H.: Über die wissenschaftlichen Grundlagen eines forstlichen Artgesetzes. *Allg. Forstztzshr.* 10, 37—41 (1955). — MARTIN, R. M.: Intermarriage of blood relatives in three New-England communities. *Eugenics, Genetics and Family* 1923, 123—124. — MEYER, K.: Zur Frage der Leistung und des Ausbaus unseres Sortenversuchswesens. *Ztschr. f. Acker- und Pflanzenbau* 92, 416—430 (1950). — NORDSTRÖM, L.: Om den inom vissa delar av vårt land dälga talltypen — dess uppkomst sät samt praktiska konsekvenser dörav. *Norrl. skogsv. för. Tidskr.* 1954, 435—485. — PÄTAU, K.: Die mathematische Analyse der Evolutionsvorgänge. *Ztschr. f. ind. Abst.- und Vererb.-Lehre* 76, 220—228 (1938). — REINIG, W. F.: Elimination und Selektion, Jena 1938. — RENSCH, B.: Neuere Probleme der Abstammungslehre. Enke, Stuttgart 1954. — RUBNER, K.: Die praktische Bedeutung unserer Fichtentypen. Ein Vorschlag zur Leistungssteigerung unserer Fichtenbestände. *Forstw. Centralbl. und Thar. Forstl. Jahrb. (Kriegsgemeinschaftsausgabe)* 65, 233—246 (1943). — SCHMIDT, W.: Die physiologische Keimlingsdiagnose. Verhandlungen des international. Kongr. forstl. Vers.-Anst., Stockholm 1929. — SCHMIDT, W.: Kiefernherkünfte und Einzelstammabsaaten auf der Versuchsfläche Kaltenbrunn/Schwarzwald. *Züchter* 24, 167—174 (1954). — SCHMIDT, W., und STERN, K.: Methodik und Ergebnis eines Wachstumsvergleiches an vier zwanzigjährigen Kiefernversuchsflächen. *Z. Forstgenetik* 4, 38—58 (1955). — SCAMONI, A.: Über den gegenwärtigen Stand unseres Wissens um den Pollenflug der Waldbäume. (Sammelreferat.) *Z. Forstgenetik* 4, 145—149 (1955). — WEINBERG, K.: Vererbungsgesetze beim Menschen. *Ztschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre* 1, 377—392, 440—460 (1908/09). — WRIGHT, S.: Statistical genetics and evolution. *Bull. Am. Math. Society* 48, 223—246. — WRIGHT, J. W.: Pollen dispersion of some Forest trees. Northeastern Forest Experiment Station, Upper Darby, Pa., Station Paper 46, 1952. — WIEDEMANN, E.: Die Versuche über den Einfluß des Kiefernensamens. *Ztschr. f. Forst- und Jagdwesen* 62, 498—522 (1930).

## Über den Formenkreis der Fichte in ursprünglichen Beständen des Bayrischen Waldes nach den Zapfen- und Zapfenschuppenformen

VON GEORG PRIEHÄUSSER, Zwiesel (Bayr. Wald)

(Eingegangen am 15. 5. 1955)

Nach Angaben in G. HEGI „Illustrierte Flora von Mitteleuropa“ (1) sind folgende Variationen der Fichte nach den Zapfenschuppenformen bekannt:

- var. *obovata* LEDEBOUR (1833), mit vorne ganz breiten Zapfenschuppen, ganzrandig, nordische Form.
- var. *fennica* REGEL, Zapfenschuppen vorne abgerundet, fein gezähnt, nicht ausgerandet, Nadeln dunkelgrün.
- subvar. *alpestris* BRUGGER, Zapfenschuppen vorne abgerundet nicht ausgerandet, Nadeln stark bläulich bereift, Rinde weißgrau, Triebe dicht kurzhaarig.
- subvar. *mediorima* NYL., Nadeln rein grün.
- var. *europaea* TEPLUCHOFF, Zapfenschuppen rhombisch vorgezogen, vorne ausgerandet.
- subvar. *typica* SCHRÖTER, Nadeln dunkelgrau bereift.
- subvar. *coerulea* BREUNING, Nadeln stark bereift.
- var. *acuminata* BECK (1887), Zapfenschuppen in eine lange ausgerandete Spitze wenig verschmälert.
- lusus *triloba* ASCH. et GRÄB., Zapfenschuppen wenigstens teilweise dreilappig.
- var. *montana* ASCH. et GRÄB., Zapfenschuppen von der Mitte an verschmälert.

B. LINDQUIST beschrieb 1948 (2) eine hochnordische Form var. *arctica* und L. SUSMEL 1953 (6) eine Form *arrotondato*.

In den nachstehenden Ausführungen wird versucht, die bekannten Variationen nach den Zapfenschuppenformen genauer zu erfassen, um eine gesicherte Grundlage bei der Feststellung der Verbreitung und der Häufigkeit

der Formen zur Verfügung zu haben. Später erst sollen dann weitere Merkmale der Formen untersucht werden.

### Untersuchungen

Das zu untersuchende Zapfenmaterial wurde in dem in Abb. 1 dargestellten Bereich gewonnen, und zwar: im Naturschutzgebiet Arberseewand und Mittelsteighütte, Forstamt Zwiesel-West, in den Altbeständen der Tallagen. Zum Vergleich dienten noch Zapfen aus einem kleinen autochthonen Fichtenrestbestand in der Waldabteilung Markscheide, Forstamt Neureichenau, und aus Altbeständen des Fürstl. Thurn und Taxis'schen Forstes am Rande des Bayr. Waldes zur Donauebene bei Sauburg, welche aus Naturverjüngungen hervorgegangen sind.

Von jedem Zapfen wurden aufgenommen (Abb. 2):

1. Die Umrißform in natürlicher Größe, Länge, Dicke, ob walzig, konisch, schlank, derb oder weich.
2. Von den Zapfenschuppen: die Umrißform nach Abdrücken in natürlicher Größe, Festigkeit, Wölbung, Form und Randausbildung der Spitze, ob glatt, gezähnt oder ausgerandet.

Die Schuppen wurden genommen: je 3 von der Basis, der Mitte und der Spitze.