

Beobachtungen an der Nachkommenschaft einer Zapfensuchtkiefer

Von OTTO SCHRÖCK

(Eingegangen am 23. 11. 1956)

1. Einleitung

Im Jahre 1948 wurde im Versuchsrevier der Zweigstelle in einem 19jährigen, schwachen Kiefernstangenholz ein zapfensüchtiger Baum gefunden. VON TUBEUF (6) hat bereits im Jahre 1910 über einen Fall gehäuften Auftretens von zapfensüchtigen Kiefern auf der Mendel in Tirol berichtet. An einer Pflanze fand er auch Fasciationen. Das Auftreten (dieser wie auch der Zapfensucht führte er auf den in früheren Jahren bei sämtlichen Pflanzen aufgetretenen Verbiß zurück. Er vermutete daher, daß, bedingt durch den Verbiß, eine unnormal starke Versorgung der Vegetationspunkte mit „plastischem Material“ die Ursache der Zapfensucht wie auch der Fasciationen sei. Da die von mir zunächst aufgefundene zapfensüchtige Kiefer ebenfalls mehrmals Zwieselbildungen aufwies, hätte auch in diesem Fall eine überaus starke Ernährung, bedingt durch die als Folge der Zwieselbildung aufgetretene Wuchsstockung, die Ursache der Zapfensucht sein können.

Etwa zur gleichen Zeit wurde aber in einer 10jährigen Kiefernkultur eine weitere zapfensüchtige Kiefer gefunden, die keine Anzeichen von Beschädigungen oder Zwieselbildungen erkennen ließ und sich gegenüber den benachbarten Bäumen weder in ihrer Wüchsigkeit, noch in anderen Merkmalen unterschied. Außer dieser zapfensüchtigen Kiefer wurden in der erwähnten Kultur noch eine größere Zahl von Bäumen gefunden, die eine starke Neigung zur Bildung von Scheidentrieben aufwiesen und außerdem zwei weitere Bäume, die besonders auffallende Eigenschaften aufwiesen. Der eine bildete stets nur wenige, kurze Seitenzweige, während der Terminaltrieb ein sehr starkes Längenwachstum aufwies, wie man es bei Kiefern beobachtet, an denen die Seitenknospen entfernt worden sind. Er ist daher gegenüber den benachbarten Bäumen stark vorwüchsig. Demgegenüber fiel der andere Baum durch seine geringe Höhe und durch seine eigenartige Wuchsform auf. Diese war dadurch entstanden, daß alljährlich von der Spitze jedes Triebes nur wenige, schwach entwickelte Knospen ausgebildet werden, die im nächsten Frühjahr regelmäßig abgestorben sind. Infolgedessen konnten sich die neuen Jahrestriebe stets nur als Scheidentrieb entwickeln, wodurch der Baum ein eigenartiges Aussehen bekam.

Da die zapfensüchtige jüngere Kiefer keine äußeren Anzeichen von Beschädigungen und dadurch bedingter Hypertrophie erkennen ließ, erschien die Erklärung von TUBEUFs (6) für das Auftreten der Zapfensucht nicht allein zutreffend zu sein. Es lag vielmehr die Vermutung nahe, daß auch eine erbliche Veranlagung dem Auftreten der Zapfensucht zugrunde liegen müsse. Es wurden daher von dem zuerst erwähnten Baum sämtliche Zapfen geerntet und die Samen zur Aussaat gebracht, um die Nachkommenschaft auf das Auftreten von zapfensüchtigen Individuen zu prüfen.

Da nach meinen früheren Beobachtungen (4) die Frühfruchtbarkeit der Kiefer monofaktoriell dominant ver-

erbt wird und der zapfensüchtige Baum offensichtlich auch frühfruchtbar war, glaubte ich, zu der Annahme berechtigt zu sein, daß in der Nachkommenschaft in verhältnismäßig wenigen Jahren ebenfalls frühfruchtende Individuen auftreten würden, die, falls die Zapfensüchtigkeit erblich bedingt ist, zu einem gewissen Prozentsatz auch wieder zapfensüchtig sein würden.

Es ist zur Zeit noch nicht möglich, ein endgültiges Urteil über die genetischen Grundlagen der Zapfensüchtigkeit abzugeben, weil die aus dem gewonnenen Saatgut angezogene Nachkommenschaft aus unkontrollierter, freier Bestäubung hervorgegangen ist. Es ist aber in der Nachkommenschaft eine derartige Formenmannigfaltigkeit in den verschiedensten Merkmalen aufgetreten, daß es mir berechtigt erscheint, zunächst über diese zu berichten und die aus ihrem Auftreten sich ergebenden Folgerungen für die Forstpflanzenzüchtung zu erörtern.

2. Der zapfensüchtige Ausgangsbaum und seine generative Nachkommenschaft

a) Die morphologische Beschreibung des Baumes

Außer der Zapfensüchtigkeit und mehreren Stammkrümmungen an verschiedenen Astquirlen ließ der Baum keine auffallenden Abweichungen gegenüber den übrigen Bäumen erkennen. Die Wuchsform und Stellung der Seitenzweige, wie auch die Benadelung und Länge, Stärke und Farbe der Nadeln war normal. Die Krümmungen, die zum Teil bereits fast verwachsen waren, sind offensichtlich durch Zwieselbildungen bedingt worden, für deren Ursache keine Hinweise mehr gefunden werden konnten. Die genauere Untersuchung des Stammes ergab, daß sie im Alter von 7, 8, 9, 10, 11, 16 und 19 Jahren eingetreten waren. Eine weitere Zwieselbildung ist dann im Alter von 23 Jahren zu erkennen. Außerdem war der Baum im Laufe der Jahre von seinen Nachbarn überwachsen worden und auch in seinem Stammdurchmesser schwächer als diese. Er hat jetzt im Jahre 1956 im Alter von 27 Jahren etwa die gleiche Höhe erreicht, die ein benachbarter Baum bereits mit 19 Jahren, also zur Zeit des Auffindens, erzielt hatte. Der Behang mit einzeln stehenden, älteren Zapfen ließ erkennen, daß er offenbar früher als die ihm benachbarten Bäume gefruchtet hatte, während diese vermutlich erst später fruchtbar geworden sind, weil an ihren Zweigen keine so alte Zapfen zu finden waren. Wir werden auf diese Tatsache später noch zurückkommen müssen. Während heute nach 8 Jahren noch deutlich die Stelle am Stamm zu erkennen ist, an der die Zapfensucht aufgetreten war, konnten im unteren Teil des Stammes keine Anzeichen gefunden werden, die darauf hindeuteten, daß der Baum bereits in früheren Jahren zapfensüchtig geblüht hat.

Zur Zeit des Auffindens des zapfensüchtigen Baumes hatte er im vorhergehenden Jahr an der Basis des vorjährigen Triebes des Terminaltriebes wie auch der Äste am 16. und 17. Astquirl in großer Zahl Zapfen angesetzt.

Nach diesem überreichlichen Zapfenbehang ist in den folgenden Jahren nicht mehr beobachtet worden, daß er zapfensüchtig geblüht hat. In den Jahren, in denen er Zapfen ansetzte, wurden diese nur in normaler Weise an der Spitze der Jahrestriebe entweder einzeln oder höchstens bis zu 3 ausgebildet.



Abb. 1. — Zweig des zapfensüchtigen Mutterbaumes mit starker Zapfenanhäufung am basalen Teil des Haupttriebes und eines Nebenastes.

Wie die Abb. 1, auf der einer der zapfentragenden Seitenzweige mit den gehäuft stehenden Zapfen abgebildet worden ist, erkennen läßt, waren die Zapfen trotz ihrer großen Zahl verhältnismäßig groß. Die Apophysen der Zapfenschuppen sind stark entwickelt und zu einem konischen, leicht zur Basis hin gekrümmten Haken ausgezogen, ähnlich wie an den Zapfen von *Pinus montana uncinata*.

b) Die Qualität des Saatgutes und der Sämlinge

Die Gesamtzahl der gehäuft stehenden Zapfen betrug 336. Trotz ihrer Größe besaßen sie aber nur eine verhältnismäßig geringe Bekörnung. Nach dem Klengen konnten 2573 vollausgebildete Samen geerntet werden, die ein Tausendkorngewicht von 4,0 g hatten. Das Tausendkorngewicht ist also verhältnismäßig niedrig. Die Zahl der Hohlkörner betrug 859. Jeder Zapfen enthielt also im Durchschnitt nur 7,7 voll entwickelte und 2,6 taube Samen. Die Zahl der Hohlkörner ist mit 25,2% verhältnismäßig hoch. Auf die vermutlichen Gründe der geringen Bekörnung der Zapfen und den hohen Hohlkornanteil werden wir weiter unten eingehen. Die Farbe der Samen war braun und die der Samenflügel hellbraun. Trotz des geringen Tausendkorngewichtes besaßen die Samen aber eine verhältnismäßig hohe Keimfähigkeit. Nach 14 Tagen betrug sie 93%. Bei der Freilandaussaat im Frühjahr 1949 konnte jedoch am 8. 6. nur ein Pflanzenprozent von 39,2% festgestellt werden. Die Pflanzen waren außerdem deutlich kleiner als die aus Saatgut normal fruchtender Bäume erwachsenen. Die geringere Größe der Sämlinge ist zu einem gewissen Grade eine Folge des niedrigen Tausendkorngewichtes, das nach vielen Angaben in der Literatur, die hier nicht besonders angeführt zu werden brauchen, sich auf die Größe der Sämlinge stark auswirkt. Weiterhin müssen die Sämlinge aber in ihrer Mehrzahl eine geringere Lebensfähigkeit besessen haben, denn das Pflanzenprozent sank bis zum 30. 8. auf 33,1% und bis zum 15. 10. sogar auf 31,1%. Über Winter ergab sich ein nochmaliger Pflanzenverlust, der höher als bei der Mehrzahl der Vergleichssaaten war. Es konnte am 13. 4. 1950 nur noch ein Pflan-

zenprozent von 29,3% ermittelt werden. Insgesamt konnten nur 937 Pflanzen auf der Freifläche ausgepflanzt werden. Die geringe Lebensfähigkeit der Population kommt auch jetzt noch dadurch zum Ausdruck, daß laufend Pflanzen eingehen. Bis zum Frühjahr 1956 sind von den 937 ausgepflanzten Individuen bereits weitere 220 oder 23,5% eingegangen.

c) Die morphologischen Eigenschaften der Nachkommenschaft

Während im ersten Jahr nach dem Auspflanzen die Sämlinge noch einen verhältnismäßig normalen Eindruck machten und zunächst keine besonders auffälligen Abweichungen beobachtet wurden, traten in den folgenden Jahren in zunehmendem Ausmaße Mißbildungen auf. Eine große Anzahl von Pflanzen ließ wohl eine normale Entwicklung erkennen. Ihre Leit- und Nebentriebe sowie die Nadeln waren normal entwickelt. Im Höhenwuchs wiesen sie aber sehr große Unterschiede auf, die sich von Jahr zu Jahr immer mehr verstärkt haben. Als extremster Gegensatz zu den Bäumchen mit normalem Aufbau traten Pflanzen mit polsterförmigem Wuchs auf, die keinen Leittrieb ausbilden konnten und nur geringen Höhenwuchs erkennen ließen. Sie glichen etwa den Formen, die von LIESE (3) bei seinen Absaaten von Hexenbesen beobachtet worden waren. Gleich diesen Formen zeigten sie auch nur eine geringe Lebensfähigkeit und gingen im Laufe der Jahre eine nach der anderen ein. Auffallend ist ihr gestauchter Wuchs und die verhältnismäßig starke Entwicklung der Nadeln. Die Pflanzen zeigten außerdem eine starke Neigung zur Ausbildung von Seitenzweigen.

Es wurden weiterhin andere Pflanzen gefunden, die keinen deutlichen Leittrieb ausbildeten. Ihre Seitenzweige sind ungefähr ebenso lang wie dieser, so daß die Bäumchen buschförmig sind. In der Pflanzenhöhe weisen sie untereinander deutliche Unterschiede auf. Sie erinnern sehr stark an *Pinus montana*. Es wurden weiterhin auch Pflanzen gefunden, die keinen aufrechtstehenden Leittrieb ausbilden, sondern bei denen sowohl dieser wie auch die Seitenzweige ein plagiotropes Wachstum aufweisen. Sie könnten als extreme *Pinus montana*-Form angesprochen werden.

Auch in der Ausbildung der Seitenzweige konnten starke Abweichungen beobachtet werden. Es wurde schon erwähnt, daß Individuen aufgetreten sind, deren Seitenzweige ein so starkes Längenwachstum besitzen wie der Terminaltrieb, so daß die Individuen ein buschförmiges Aussehen annahmen. Als Gegenstück dazu traten auch Individuen auf, deren Seitenzweige nur schwach entwickelt waren, so daß die Bäumchen sehr schmalkronig wurden. Es ist möglich, daß diese Individuen die gleiche erbliche Veranlagung besitzen wie der oben erwähnte schmalkronige Baum in der 10jährigen Kiefernkultur. Dadurch, daß bei einigen Pflanzen sehr viele Knospen an den Sproßspitzen ausgebildet und diese zu kurzen Seitenzweigen auswachsen, entstehen eigenartige, bukettförmige Bäumchen. Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß bei einigen Pflanzen an den Triebenden eine große Zahl von Knospen angelegt wird. Oft ist aber auch das Gegenteil zu beobachten. So bilden manche Pflanzen außer der Terminalknospe nur sehr wenige Knospen aus. Bei anderen Individuen sind die Knospen nur sehr klein, und in der Regel sterben sie im Laufe des Herbstes und Winters ab. Pflanzen, deren Knospen absterben, bilden im Frühjahr

im apikalen Teil der Triebe regelmäßig Scheidentriebe aus. Die Bäume erhalten dadurch ein eigenartiges Aussehen. Die Lebensfähigkeit derartiger Pflanzen ist jedoch sehr stark geschwächt, so daß im Laufe der Jahre immer mehr von ihnen eingegangen sind. Die Abb. 2 a bis 2 i zeigen eine Auswahl der aufgefundenen Wuchsformen.

Die Ausbildung der Knospen zeigt aber noch weitere Abweichungen. So treten Formen auf, bei denen die Terminalknospe überaus stark ausgebildet ist oder es stehen zwei gleichstarke Terminalknospen nebeneinander, die von

einem Kranz kleinerer Nebenknospen umgeben sind. Dann wurden auch Bäume mit Terminalknospen gefunden, die zwei Spitzen mehr oder weniger deutlich erkennen lassen. Außerdem fanden sich auch Individuen, deren Knospen ganz unregelmäßig ausgebildet sind. Die Abb. 3 zeigt eine Reihe der verschiedenen Ausbildungsformen der Terminal- und Seitenknospen. Auf die Auswirkungen der verschiedenen Knospenformen auf die Verzweigung wird, soweit sie bisher geklärt werden konnten, weiter unten eingegangen werden.

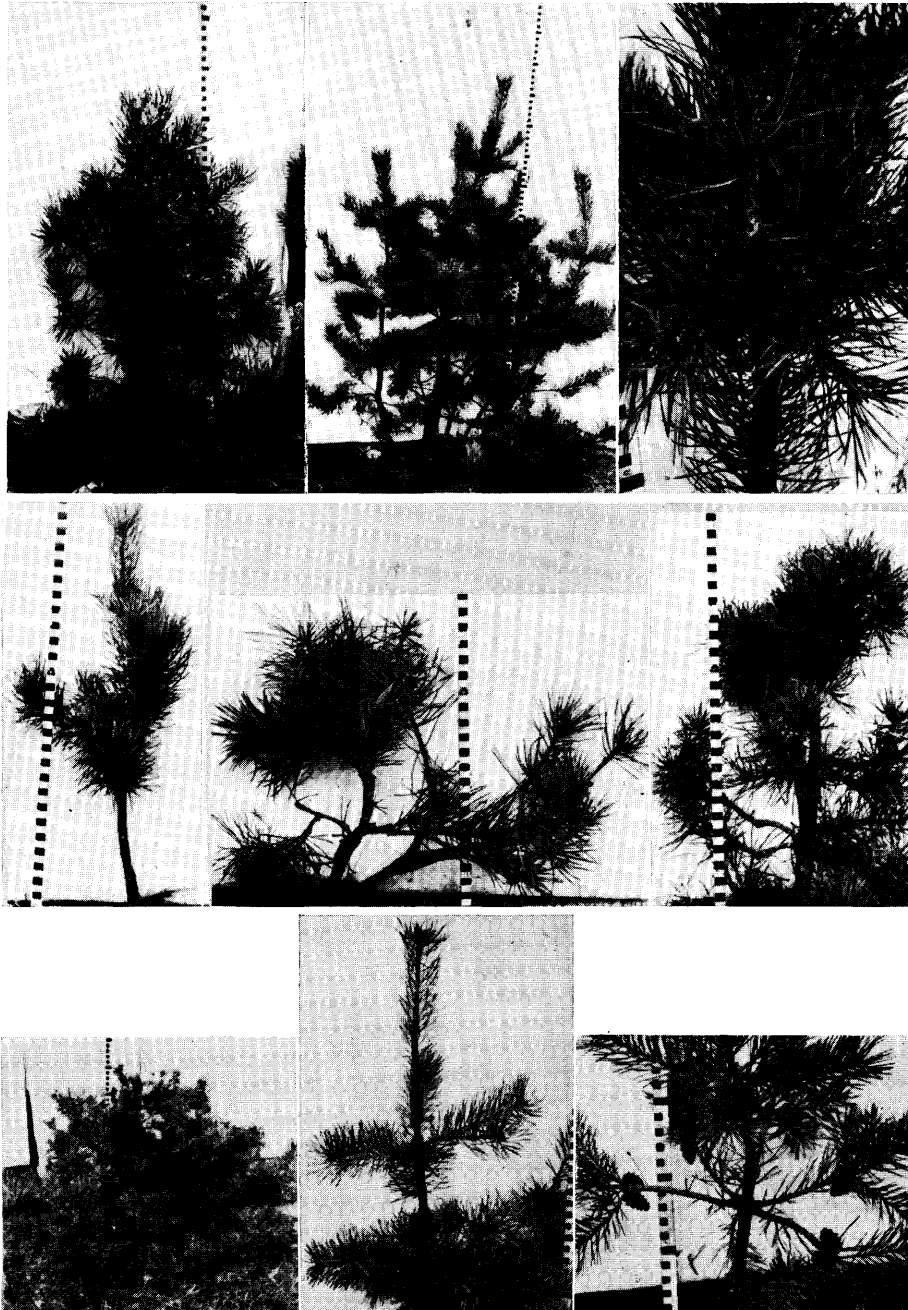


Abb. 2. Ausgewählte Wuchsformen aus der Nachkommenschaft. Von links nach rechts: (a) buschförmiger Wuchs, (b) mehrstämmiger Baum, (c) Ausbildung von zahlreichen Scheidentrieben an der Basis des Jahrestriebes, (d) schmalkroniger Wuchs durch kurze Seitenäste, (e) sperriger Wuchs als Folge des Absterbens der Knospen und dadurch bedingter Ausbildung von Scheidentrieben am apikalen Teil des Jahrestriebes, (f) gestauchter Wuchs mit Ausbildung von Scheidentrieben und gleichzeitig austreibenden Knospen, (g) *Pinus montana*-artige Wuchsform, (h) zapfensüchtige Kiefer mit Zapfen an der Basis des vorjährigen und diesjährigen Triebes, (i) normal frühfruchtende Kiefer mit Zapfen an der Spitze des vorjährigen Triebes.

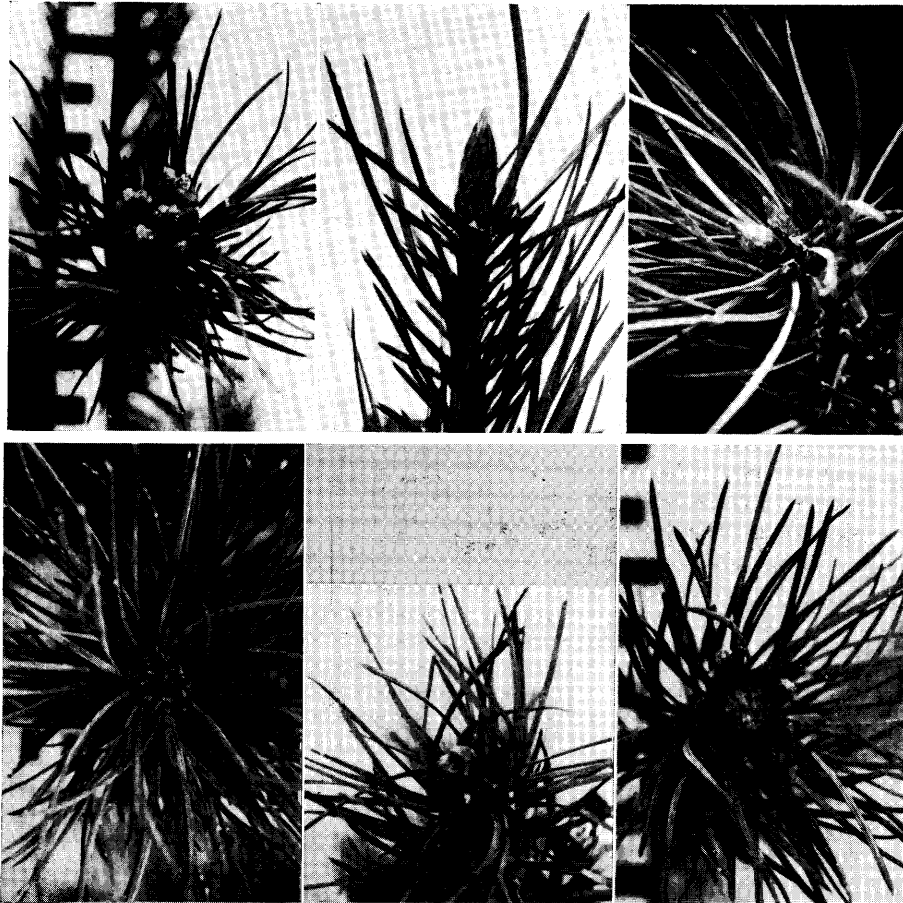


Abb. 3. — Abweichende Formen der Knospenausbildung. Von links nach rechts: (a) durch frühzeitige Spaltung der Knospenanlage sind 2 gleichwertige Terminalknospen entstanden, (b) nur eine sehr stark entwickelte Terminalknospe ist ausgebildet, (c) neben der Terminalknospe ist nur eine Seitenknospe entwickelt, die übrigen sind frühzeitig abgestorben, (d) sämtliche Knospen sind abgestorben, (e) an der Spitze geteilte Terminalknospe, (f) im unteren Teil stark aufgebauchte Knospe eines zapfensüchtigen Baumes mit Zapfenanlagen.

Bei den Scheidentriebe ausbildenden Pflanzen sind die Nadeln im allgemeinen länger und dicker als an den Pflanzen mit normal ausgebildeten Nadeln. Sie zeigen auch eine dunkelblaugrüne Färbung und sind besonders hart und stachelspitzig. Diese stärkere Ausbildung der Nadeln ist offensichtlich eine Folge einer stärkeren Versorgung mit Nahrungsstoffen, da für die Anlage der Knospen und ihre weitere Entwicklung weniger oder nichts verbraucht wird. Es konnte aber auch eine Pflanze gefunden werden, die nur einzelne, schwach entwickelte Knospen ausbildet, die aber besonders kurz waren und auffallend gelbgrün gefärbt waren. Wie die Abb. 4 und 5 zeigen, ist sie sehr schwachwüchsig und hat ein merkwürdiges Aussehen.

Die Ausbildung von Scheidentrieben tritt aber nicht nur bei Pflanzen auf, deren Knospen regelmäßig nach der Ausbildung absterben, sondern es wurden auch Pflanzen gefunden, die Scheidentriebe ausbilden, obwohl ihre Terminal- und Seitenknospen normal austreiben. Unterhalb der Quirle ist dann eine Anhäufung kurzer Seitenzweige zu finden, wodurch die Bäume ein eigenartiges Aussehen erhalten. Das Austreiben von Scheidentrieben bei gleichzeitig austreibenden Terminal- und Seitenknospen hatte ich ebenfalls in größerer Zahl in der bereits oben erwähnten Kultur beobachtet. Nach den damaligen Feststellungen können bei frühblühenden Individuen an Scheidentrieben

sowohl männliche wie auch weibliche Blütenorgane entwickelt werden.

Im Frühjahr 1956 wurde eine eingehende Bonitierung der Versuchsfläche vorgenommen, die zu folgenden Ergebnis führte:

Von den im Frühjahr 1950 ausgepflanzten 937 einjährigen Pflanzen sind jetzt noch 717, also 76,5% vorhanden, so daß bisher etwa $\frac{1}{4}$ eingegangen ist. Der Ausfall an Pflanzen war im ersten und zweiten Jahr am stärksten. Zahlenmäßig ist er jedoch nicht festgehalten worden.

Es war in der Einleitung darauf hingewiesen worden, daß der zapfensüchtige Mutterbaum in mehreren Jahren Zwieselbildung erkennen ließ. Auch in der Nachkommenschaft konnten bisher 89 Individuen festgestellt werden, die ebenfalls eine Zwieselung des Haupttriebes aufweisen und diese zum Teil auch mehrere Jahre nacheinander wiederholten. Nach unseren bisherigen Beobachtungen sind diese Zwieselungen nicht durch eine Beschädigung der Terminalknospe und anschließendes Aufrichten zweier Seitenzweige bedingt worden, wie es im allgemeinen sonst zu beobachten ist. Vielmehr sind die in der besprochenen Nachkommenschaft aufgetretenen Zwieselungen bereits bei der Anlage der Knospen festgelegt worden. Es erfolgt offenbar im frühesten Entwicklungsstadium der Knospen eine Teilung derselben. Die Halbknospen entwickeln sich gleichwertig zu Terminalknospen oder es finden sich alle



Abb. 4. — Schwachwüchsige Kiefer mit kurzen, stark verdickten, hellgrünen Nadeln und sperrigem Wuchs.

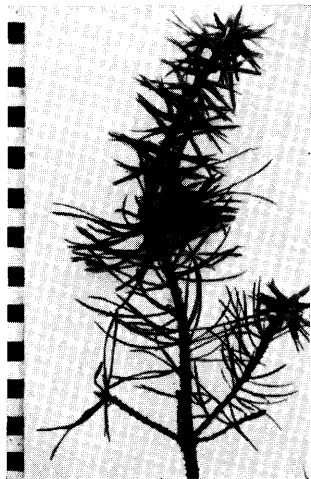


Abb. 5. — Einzelner Zweig der auf Abb. 4 dargestellten Kiefer.

Übergänge von diesen bis zu solchen, die gerade nur noch zwei getrennte Spitzen erkennen lassen. Während die völlig geteilten Knospen zu einer Zwieselbildung führen, wie sie häufig nach Verlust der Terminalknospen beobachtet wird, bei der die miteinander konkurrierenden Triebe bis zum Quirl getrennt sind, erwachsen aus dem mehr oder weniger geteilten Knospen Triebe, die eine Gabelung in verschiedener Höhe aufweisen. Die Abb. 6 zeigt mehrere solcher Triebe. Es konnten insgesamt 37 Individuen ermittelt werden, die eine Gabelung der Terminaltriebe aufweisen und weitere 10, bei denen auch gegabelte Seiten-

zweige auftraten, so daß insgesamt 47 Individuen diese Fähigkeit besitzen.

Es wurde bereits mehrmals darauf hingewiesen, daß die verschiedenen in der Nachkommenschaft aufgetretenen Typen nur eine geringe Vitalität besitzen und zum Teil bereits eingegangen sind. Sie sind im allgemeinen schwachwüchsiger als die Pflanzen mit normaler Wuchsform. Aber auch die normalwüchsigen Individuen zeigen eine sehr starke Variabilität ihrer Vitalität und ihrer Wuchshöhe. Während ich bei meinen Untersuchungen über die Vererbung der Frühblüte der Kiefer (4) feststellen konnte, daß die frühblühenden, sonst normal entwickelten Individuen, bis zur Zeit der Aufnahme im Alter von 12 Jahren in ihrer Wuchsleistung den noch nicht blühfähigen gleichwertig waren, ist es auffallend, daß die frühfruchtenden Bäume der Zapfensuchtnachkommenschaft, sowohl die normalfruchtenden wie auch die zapfensüchtigen, ein geringeres Höhenwachstum aufweisen als die bisher noch nicht fruchtenden Individuen. In der Abb. 7 ist die Verteilungskurve für die Wuchshöhe dargestellt. Die Einteilung wurde nach Klassen mit einer Größe von 20 cm vor-

Zahl der Pflanzen

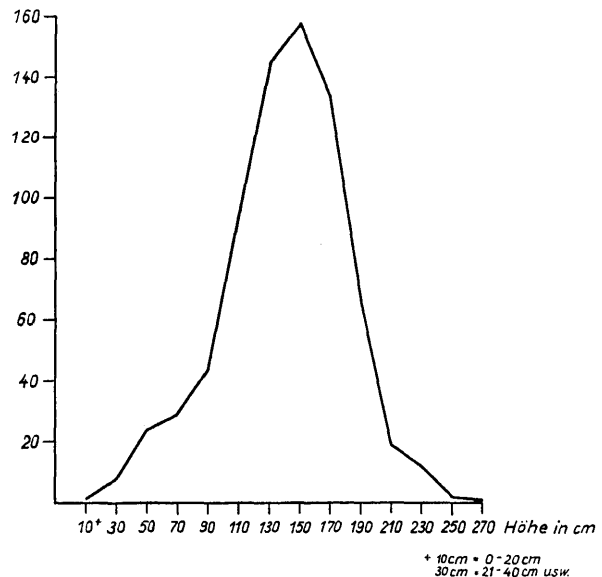


Abb. 7. — Verteilungskurve der Wuchshöhe.



Abb. 6. — Verschiedene Formen der Zweiggabelung. Von links nach rechts: (a) basale Gabelung, (b) apikale Gabelung, (c) mediale Gabelung an einer zapfensüchtigen Kiefer, (d) doppelte Gabelung an einem Trieb.

genommen. Die kleinste Pflanze (Nr. 8/10) ist im Alter von 7 Jahren erst 12 cm hoch. Es ist dies darauf zurückzuführen, daß alljährlich die Triebe wieder abgestorben sind und sich aus der Samenbasis ein neuer Trieb entwickelt hat. Demgegenüber ist der höchste Baum (Nr. 9/5) im gleichen Alter 270 cm hoch. Die Verteilungskurve läßt das Überwiegen der schwachwüchsigen Individuen erkennen. Da zur Zeit noch nicht endgültig zu ermitteln ist, welche Individuen frühblühend und welche zapfensüchtig sind, ist noch davon abgesehen worden, eine möglicherweise zwischen diesen Eigenschaften sowie der späten Mannbarkeit und dem Höhenwachstum bestehende Korrelation zu ermitteln, da sie doch nur unsicher sein könnte.

Es ist ebenfalls bereits erwähnt worden, daß die Nadeln der veränderten Formen zum größten Teil stark verdickt und verlängert, oder in einem Fall auch stark verkürzt sind. Aber auch die Individuen mit normaler Wuchsform zeigen ebenso wie in ihrer Höhenwuchsleistung in der Länge der Nadeln eine große Variationsbreite. Wie die Verteilungskurve für die Nadellängen der Einzelindividuen der Nachkommenschaft in Abb. 8 erkennen läßt, liegt die Variationsbreite zwischen 3,0 und 9,4 cm. Auch in dieser Zusammenstellung ist aus dem oben angeführten Grund auf die Unterteilung nach früh- und normalfruchtenden Individuen verzichtet worden.

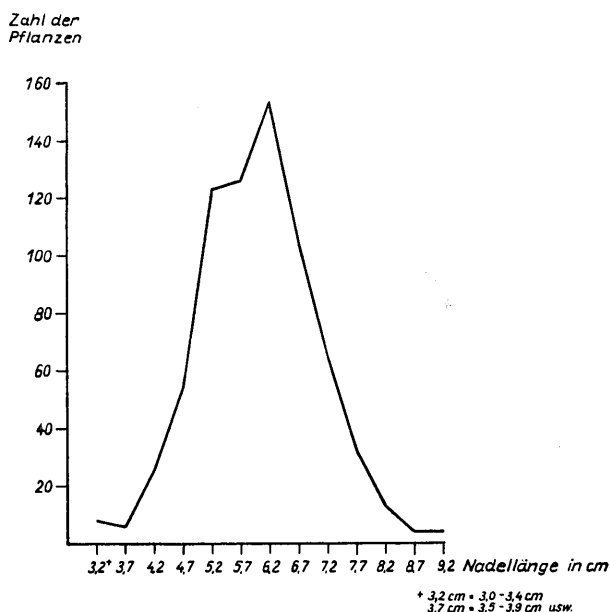


Abb. 8. — Verteilungskurve der Nadellänge.

d) Der Eintritt der Blühfähigkeitsverhältnisse der Nachkommenschaft und die Ausbildung der Zapfen

Im Frühjahr 1953 begannen im Alter von 4 Jahren die ersten Bäumchen zu blühen und zwar in der Mehrzahl zapfensüchtig. Männliche Blüten wurden jedoch in diesem Jahr noch nicht ausgebildet. Im Jahre 1954 hatte die Zahl der blühenden Bäumchen weiter zugenommen. Es wurde aber in diesem Jahr noch keine Auszählung vorgenommen, ebenso auch 1955 noch nicht, da nicht anzunehmen war, daß sich zu dieser Zeit bereits Ergebnisse ableiten würden.

Im Alter von 7 Jahren sind bereits 345 Bäume oder 48,1% blühfähig. Bis auf 4 Individuen, die neben weiblichen auch männliche Blüten in diesem Jahre ausbildeten, blühten die Bäume bisher nur weiblich. Die Mehrzahl von

ihnen, nämlich 209, entwickelte die Blüten in normaler Anordnung an der Spitze des neuen Triebes in einzelnen oder zu zwei oder drei Zapfen. Zapfensüchtig blühten 150 Bäume. Bei ihnen waren die Zapfen in unterschiedlicher Anzahl am basalen Teil des Jahrestriebes angeordnet, der bei normal blühenden Kiefern die männlichen Blütenstände trägt. Die weiblichen Blütenstände, sowohl von Bäumen mit normaler Anordnung wie auch zapfensüchtiger Individuen weisen eine große Formenmannigfaltigkeit in der Größe, der Form, der Färbung, dem Gehalt an Anthozyan und der Länge der Zapfenstiele auf. Während die Mehrzahl der blühenden Bäume normalgrüne Zapfenanlagen entwickelte, wurden außer besonders hellgrünen, gelbgrünen, dunkelgrünen und graugrünen Zapfen festgestellt. Sitzen bei einer normalen Kiefer die Zapfen auf kurzen, etwa 0,5 cm langen Stielen, so zeigen diese bei den verschiedenen Individuen der Nachkommenschaft große Längenunterschiede auf. Bei einigen Bäumen wurden bis zu 2 cm lange Zapfenstiele gefunden.

Wie bereits erwähnt wurde, erfolgte die Entwicklung der Scheidentriebe mit Ausnahme der Bäume, die keine Knospen an den Zweigspitzen ausbilden oder deren Knospen vor dem Austreiben im Frühjahr bereits abgestorben sind bei vielen Individuen, obwohl die Terminal- und Seitenknospen normal austreiben. Bisher konnten 307 derartige Bäume aufgefunden werden. Bei der Mehrzahl von ihnen, nämlich bei 247 Bäumen, haben sie sich unmittelbar unterhalb der vorjährigen Triebspitzen entwickelt. Bei 60 Bäumen konnte aber festgestellt werden, daß sie sich in der Mitte und am basalen Ende des vorjährigen Triebes entwickelt hatten.

Bei der Ernte des Jahres 1954 im Winter 1955/56 konnte ebenfalls eine große Formenmannigfaltigkeit der Zapfen hinsichtlich ihrer Größe sowie auch der Form und der Ausbildung der Apophysen und Nabel festgestellt werden. Unmittelbar bei der Ernte der Zapfen ergaben sich auch Farbunterschiede, die aber nach kurzer Lagerung nur noch schwer zu bestimmen waren. Sie sollen daher hier nicht weiter berücksichtigt werden.

Die Zapfen des Ausgangsbaumes waren, wie die Abb. 1 erkennen läßt, auch bei gehäufelter Anordnung verhältnismäßig groß. Einzeln stehende Zapfen des jetzt 27 Jahre alten Baumes sind etwa 4 cm lang und 2,7 cm breit. Die Länge der Zapfen der bereits fruchtenden Individuen der Nachkommenschaft schwankt zwischen 1,7 cm und 4,3 cm, während ihre Breite zwischen 1,1 cm und 2,26 cm variiert. Das Verhältnis der Zapfenlänge zur Breite weist Werte von 2,3 bis 1,4 auf. Es treten also neben ausgesprochen länglichen Zapfen auch fast kugelige auf. Die Größe der Zapfen wird naturgemäß von der Zapfenzahl je Baum beeinflusst. Für die Länge der Zapfen von Bäumen mit normal stehenden Zapfen wurde ein Mittelwert von 3,45 cm ermittelt, während der entsprechende Wert für zapfensüchtige Bäume 2,64 cm war. Zwischen diesen beiden Mittelwerten besteht ein gesicherter Unterschied, denn bei einem $t_{0,05} = 1,98$ ergab sich ein Wert $t = 9,19$. Eine Gegenüberstellung der Häufigkeitsverteilungen der mittleren Zapfenlängen zapfensüchtiger und normalblühender Bäume ergab die in Abb. 9 wiedergegebenen Verteilungskurven. Diese lassen erkennen, daß die Variationsbreite der Zapfenlänge zapfensüchtiger Bäume größer ist als der normalblühenden und daß die Kurven sich überschneiden. Die Zapfen beider Formen können also fast gleich groß sein. Im Durchschnitt sind aber die Zapfen der zapfensüchtigen Bäume kleiner als von normal blühenden.

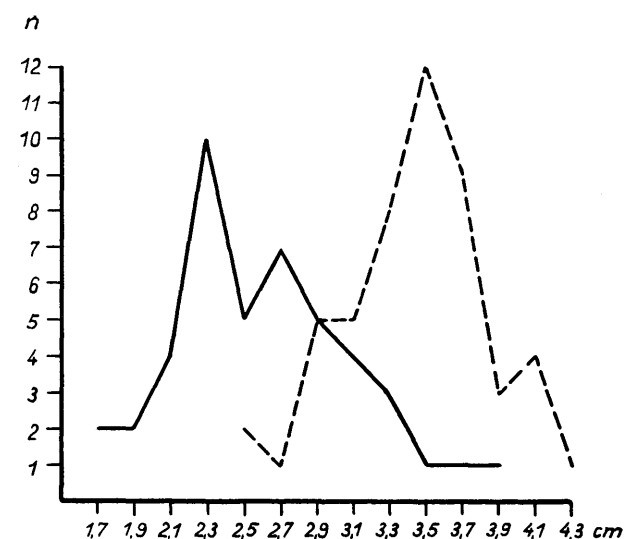


Abb. 9. — Verteilungskurven der Zapfenlängen für zapfensüchtig (—) und normal (---) blühende Bäume.

Die größere Variationsbreite der Zapfengröße der zapfensüchtigen Individuen ist offensichtlich ebenso wie die geringe durchschnittliche Zapfengröße eine Folge der großen Zapfenzahl.

Auch die Ausbildung der Apophysen weist eine große Formenmannigfaltigkeit auf. Es kommen Zapfen vor, die so stark ausgebildete Apophysen aufweisen wie die Zapfen des Ausgangsbaumes. Außerdem sind aber auch Individuen vorhanden, deren Zapfen noch stärker ausgebildete Apophysen besitzen. Andere Bäume wieder entwickelten

Zapfen, deren Apophysen schwächer entwickelt oder in verschiedenen Fällen sogar ganz flach sind. Diese Unterschiede treten gleichfalls bei Bäumen mit einzeln stehenden wie auch solchen mit gehäuft stehenden Zapfen auf. Die Abb. 10 gibt einen Eindruck von der Formenmannigfaltigkeit der Zapfen. Während bei der Mehrzahl der Individuen die Nabel der einzelnen Zapfenschuppen ebenso wie die Zapfen des Ausgangsbaumes keinen oder nur einen schwach entwickelten Dorn erkennen lassen, haben die Zapfen einiger Bäume einen deutlichen, stechenden Dorn ausgebildet, wie er für *Pinus montana mughus* charakteristisch ist.

Die Untersuchungen über die Variation der Sameneigenschaften innerhalb der beschriebenen Nachkommenschaft sind noch nicht abgeschlossen. Das bisher geerntete Saatgut aus freier Bestäubung soll erst nach der Ernte des ersten Kreuzungssaatgutes mit diesem ausgesät werden. Es ist zunächst nur festgestellt worden, daß neben 54 Bäumen, deren Samen ebenso wie die des Ausgangsbaumes dunkelbraun gefärbt waren, 48 Bäume gefunden wurden, deren Samen schwarz gefärbt waren. Außerdem waren 6 Bäume vorhanden, deren Samen eine hellgrau gefärbte Samenschale hatten.

Auch in der durchschnittlichen Bekörnung weisen die Zapfen der einzelnen Individuen große Unterschiede auf und zwar sowohl hinsichtlich der Zahl der voll ausgebildeten wie auch der tauben Samen.

Während die Zapfen des Ausgangsbaumes im Durchschnitt 7,7 voll ausgebildete und 2,6 taube Samen enthielten, schwankten diese Werte für die Zapfen der Nachkommenschaftsbäume zwischen 1 und 44 bzw. 0,3 und 12. Im Durchschnitt war festzustellen, daß die Zapfen der Nach-

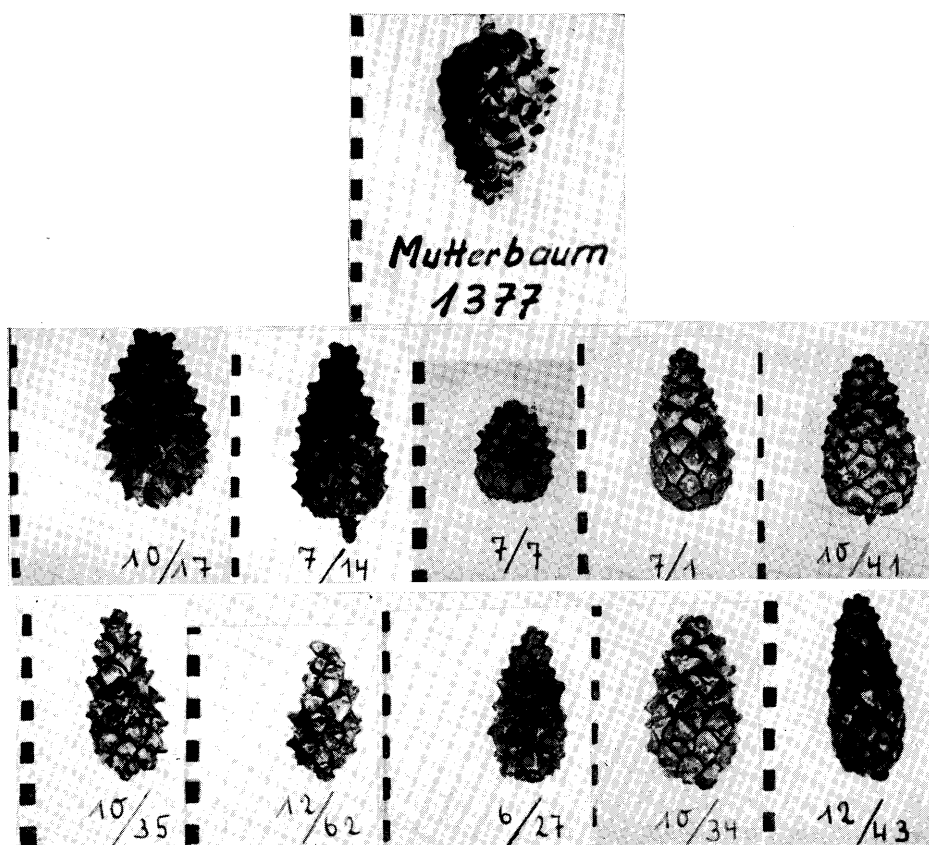


Abb. 10. — Ausgewählte Zapfentypen. — Obere Reihe: von normal blühenden Bäumen, untere Reihe: von zapfensüchtigen Bäumen.

kommenschaftsbäume wesentlich mehr Körner im Durchschnitt enthalten wie die des Ausgangsbaumes. Auf der graphischen Darstellung in Abb. 11 sind die Verteilungskurven der Samenzahl/Zapfen getrennt für die zapfensüchtigen und normal blühenden Bäume dargestellt. Die Kurven lassen erkennen, daß die Bekörnung der Zapfen normal blühender Bäume wesentlich besser ist. Es ist jedoch zur Zeit noch nicht möglich, zu entscheiden, ob die geringe Bekörnung der zapfensüchtigen Kiefern allein eine Folge der Zapfensucht ist oder ob noch andere genetische Ursachen verantwortlich sind.

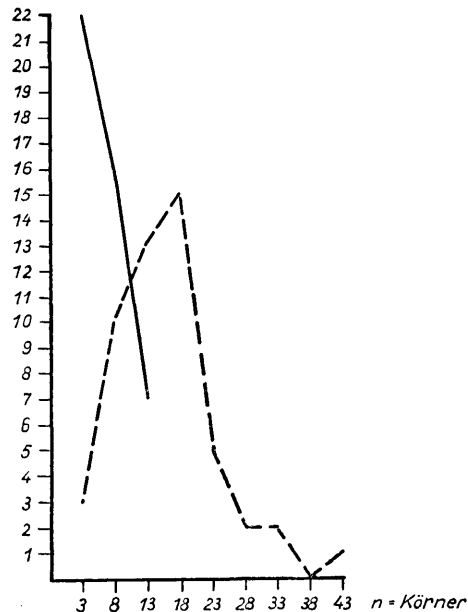


Abb. 11. — Verteilungskurven der Vollkörner je Zapfen für zapfensüchtig (—) und normal (---) blühende Bäume.

3. Besprechung der Ergebnisse

Die Nachkommenschaft der zapfensüchtigen Kiefer weist in der Pflanzenhöhe, der Benadelung, der Zapfenform und -größe, der Samenfarbe und der Fertilität eine so große Formenmannigfaltigkeit auf, wie sie im allgemeinen in Kiefernpopulationen oder Kreuzungsnachkommenschaften nicht anzutreffen ist. Außerdem treten in der Nachkommenschaft in großer Zahl wieder Mißbildungen auf, die wir bereits an dem Ausgangsbaum feststellen konnten, wie Zapfensucht, Frühfruchtbarkeit und Zwieselbildung. Es wurden auch abnorme Wuchsformen, Neigung zur Bildung von Scheidentrieben, Gabelung der Haupt- und Nebentriebe und abnorme Ausbildung der Nadeln und Knospen gefunden, die am Ausgangsbaum nicht in Erscheinung getreten sind. Die Sämlinge sind von der Keimung der Samen bis zum Auspflanzen auf der Freifläche unter den gleichen Bedingungen angezogen worden. Die Standortverhältnisse auf der nicht allzu großen Versuchsfläche sind, abgesehen von Standraumunterschieden, bedingt durch Eingehen einer Anzahl von Individuen, auch nicht wesentlich voneinander abweichend. Es ist daher nicht sehr wahrscheinlich, daß die gefundenen Mißbildungen auf Umweltseinflüsse zurückzuführen sind. Es ist vielmehr die Annahme berechtigt, daß sie erblich bedingt sind, weil man die auffallenden Eigenschaften des Mutterbaumes auch in der Nachkommenschaft wiederfindet. Die Aufstellung in Tabelle 1 zeigt, daß ebenso wie der sonst normale Ausgangsbaum der Nachkommenschaft auch in dieser In-

dividuen mit normalem Wuchs frühblühend sind, sei es, daß sie zapfensüchtig oder normal blühen. Die Mehrzahl der normalwüchsigen Individuen hat aber bis zum 7. Lebensjahr noch nicht geblüht. In einer früheren Untersuchung hatte ich (4) festgestellt, daß die Frühblüte der Kiefer wahrscheinlich dominant vererbt wird.

Tabelle 1. — Zusammenhang zwischen morphologischen Merkmalen und Blüheigenschaften

Blühfähigkeit		Morphologische Merkmale						Summe	
		Gabels- u. Zwieselbildung		andere Abweichungen		normal ausgebildet			
Frühblühend	zapfensüchtig	47	78	89	181	16	86	152	345
	normalblühend	31		92		70		193	
Noch nicht blühend		74		162		136		372	
Summe		152		343		222		717	

Die Ergebnisse der oben besprochenen Nachkommenschaft können auch als eine Bestätigung dieser Annahme angesehen werden, da bereits fast 50% der Individuen nach 7 Jahren blühfähig sind. Aus den obigen Ergebnissen geht weiterhin hervor, daß auch die Zapfensüchtigkeit erblich ist und durch ein selbständiges Gen bedingt ist. In der Nachkommenschaft sind unter 345 bisher blühenden Individuen 152 zapfensüchtige und 193 normalblühende aufgetreten und weiterhin treten bei allen unterschiedenen anomalen Formen (343) neben noch nicht blühenden (162) auch frühblühende Individuen (181) auf, die entweder normal (92) oder zapfensüchtig (89) blühen. Es ist aber auffallend, daß bei den normalwüchsigen Individuen die Anzahl der noch nicht blühenden Bäume wesentlich höher ist als die der frühblühenden, während bei den Bäumen mit abweichenden morphologischen Eigenschaften ein geringes Überwiegen der frühblühenden Individuen zu verzeichnen ist.

Die Ausprägung des Merkmales Zapfensüchtigkeit ist nach den vorliegenden Beobachtungen aber ebenso wie viele andere Eigenschaften der Waldbäume stark von den Umweltseinflüssen beeinflussbar. Darauf deutete bereits das Verhalten des Ausgangsbaumes hin. Nachdem er von seinen Nachbarn überwachsen worden war, hat er nicht mehr zapfensüchtig, sondern nur noch normal geblüht. Wie seine Stellung vermutlich innerhalb seiner Umgebung während der vergangenen Jahre gewesen ist, wurde bereits angedeutet.

Die aufgetretenen Defektmutanten bedingen in ihrer Mehrzahl wahrscheinlich auch Störungen im Wuchsstoffhaushalt der Pflanzen. Dies trifft sowohl für die Neigung zur Bildung von Scheidentrieben wie die Überentwicklung der Nadeln zu. Auch die Frühblüte ist wahrscheinlich mit bestimmten Veränderungen des Wuchsstoffhaushaltes in Verbindung zu bringen. Da wir bei den verschiedenen Individuen beobachten konnten, daß die Scheidentriebe auch am basalen Teil des Terminaltriebes auftreten, wo bei den zapfensüchtigen Bäumen die Zapfen in größerer Zahl ausgebildet worden sind, vermute ich, daß diese beiden Merkmale durch das gleiche Gen bedingt sind. Ihre Manifestation ist aber jeweils vom vorhandenen Wuchsstoffspiegel abhängig. Diese Annahme kann bisher leider noch nicht durch Wuchsstoffuntersuchungen geprüft werden, weil eine geeignete Untersuchungsmethode bisher nicht zur Verfügung steht.

Nach dem gehäuften Auftreten von Defektmutanten in einer aus freier Bestäubung hervorgegangenen Nachkommenschaft erhebt sich zunächst die Frage nach der Ursache für ihr Auftreten. Wenn auch bisher für einige der gefundenen Mißbildungen noch nicht die Erbllichkeit bewiesen worden ist, so deuten die bisherigen Beobachtungen doch darauf hin. Da der Ausgangsbaum nur frühblühend, zapfensüchtig und zur Zwieselbildung neigend gewesen ist, könnten die anderen Merkmale nur durch rezessive Gene bedingt sein. Das Auftreten rezessiv vererbter Merkmale in der F_1 -Generation kann aber nur nach Selbstung in so großem Umfange möglich sein. Dies hat aber die weitere Voraussetzung zur Folge, daß der Ausgangsbaum auch selbstfertil ist. Das Auftreten von Selbstfertilität bei Kiefern ist bereits von DENGLER (2) nachgewiesen worden. Von ihm wurde weiter eine starke Inzuchtdepression nach erzwungener Selbstung festgestellt. Die oben beschriebene Nachkommenschaft läßt ebenfalls eine sehr starke Inzuchtdepression erkennen. Sie drückt sich einmal in der stark herabgesetzten Höhe der Mehrzahl der Bäume aus, weiterhin in der zum Teil geschwächten Vitalität derselben, der geringen Bekörnung und dem hohen Hohlkornanteil der Zapfen des Ausgangsbaumes. Daß die weiblichen Blüten des zapfensüchtigen Elternbaumes trotz des freien Abblühens nur durch eigenen Pollen bestäubt werden konnten, ist nach unseren diesjährigen Beobachtungen sehr wahrscheinlich. Wir konnten nämlich feststellen, daß die zapfensüchtigen Bäume fast durchweg vor den normalblühenden zu treiben begannen und ihre Blütenstände früher entwickelt hatten. Wenn diese Beobachtung allgemein für die zapfensüchtigen Bäume zutrifft, was im nächsten Jahr näher untersucht werden soll, ist wahrscheinlich der Ausgangsbaum auch frühtreibend und daher auf Eigenbestäubung angewiesen gewesen.

DENGLER (2) berichtet über die starke Inzuchtdepression und das Auftreten von verminderter Lebensfähigkeit nach künstlicher Inzucht bei *Pinus silvestris*. Entsprechende Beobachtungen machten BINGHAM und SQUILLACE (1) bei *Pinus monticola*. Der Zapfenertrag wird zwar durch künstliche Selbstung im Verhältnis zu dem nach Fremdbefruchtung nicht beeinflußt, sie führt aber zu einem starken Absinken des Anteils gesunder Samen wie auch der Keimfähigkeit und der Sämlingshöhe. Es sind dies die gleichen Beobachtungen, die wir im Vorstehenden wiedergegeben haben.

Das Auftreten zahlreicher Defektmutanten weist darauf hin, daß der Ausgangsbaum unserer Nachkommenschaft heterozygot für eine größere Zahl von Defektgenen gewesen ist. Die Angaben DENGLER's (2) und von BINGHAM und SQUILLACE (1) machen es wahrscheinlich, daß wir bei den Waldbäumen allgemein mit starken Inzuchtdepressionen zu rechnen haben. Wenn ein Individuum außerdem noch, wie in unserem Fall, Träger verschiedener rezessiver Defektmutanten ist, so kann er einer Klonreihe für eine Samenplantage wie auch als Ausgangsmaterial für die Züchtung unabsehbare Folgen verursachen. Um solchen Fällen vorzubeugen, ist es daher meines Erachtens notwendig, die Träger von Defektgenen und starker Inzuchtdepression frühzeitig zu erkennen und auszuschneiden. Es müßte daher, außer der Kombinationsfähigkeit auch die Inzuchtfestigkeit der Auslese- und Zuchtbäume geprüft werden. Die Prüfung der Kombinationsfähigkeit wird nach unseren Erfahrungen (5) in bequemer Weise durch Anpassung sämtlicher Ausleseebäume an einen Testbaum und anschließender Beurteilung der Nachkommenschaften durchgeführt. Die Testkreuzungen können entweder an einem mit einem Kreuzungsgerüst umbauten Altbaum oder einer

Pfropfplantage eines solchen gemacht werden. Die Selbstungen der einzelnen Auslese- oder Zuchtbäume in den Kronen derselben durchzuführen, wäre zu schwierig und auch unsicher. Sie würden ebenso wie auch die Prüfung auf Krankheitsresistenz (5) am sichersten und bequemsten an Pfropflingen derselben vorgenommen werden können. Infolgedessen würde es aber je nach der Holzart 5 oder mehr Jahre dauern, bis sie durchgeführt werden können. Daher glaube ich, daß auf die Prüfung der Inzuchtfestigkeit und das Vorhandensein rezessiver Defektmutanten bei Ausleseebäumen für Samenplantagen verzichtet werden muß. Es ist dies auch möglich, weil die Anordnung der Klone in den Samenplantagen so erfolgt, daß die Möglichkeit einer Selbstbestäubung und damit das Auftreten von Inzuchtschäden vermieden wird. Zuchtbäume müssen aber auf jeden Fall auf Inzuchtfestigkeit und rezessive Defektgene geprüft werden. Damit ergibt sich die Frage, ob es nicht zweckmäßig wäre, allgemein auch in der Forstpflanzenzüchtung den Weg der Inzucht-Heterosis-Züchtung zu wählen. Um das züchterische Ausgangsmaterial von rezessiven Defektgenen zu reinigen, sind aber wahrscheinlich 4 bis 6 oder auch mehr Selbstungsgenerationen erforderlich, die je nach der zu bearbeitenden Holzart einen Zeitraum von einigen bis zu vielen Jahrzehnten beanspruchen. Dadurch würde der Zeitpunkt des Eintrittes des Züchterfolges so weit hinausgeschoben und die für die Arbeiten aufzuwendenden Kosten so ansteigen, daß sie wahrscheinlich durch den Wert des Züchterfolges nicht ausgeglichen werden können. Ich halte es demgegenüber für wichtiger, nur durch eine einmalige Inzucht Zuchtbäume auszuwählen, die weitgehend frei von Inzuchtschäden und rezessiven Defektgenen sind. Es würde auf diese Weise eine wesentliche Abkürzung des Zuchtweges erreicht und außerdem auch einer möglicherweise nach längerer Inzucht zu erwartenden Genverarmung vorgebeugt werden.

Zusammenfassung

1. Eine zapfensüchtige Kiefer im Alter von 19 Jahren erbrachte nach freier Bestäubung eine Nachkommenschaft, die eine große Variabilität der Vitalität, der Pflanzenhöhe, der Wuchsform, der Benadelung, der Zapfenform und Zapfengröße, der Fertilität und der Keimfähigkeit der Samen aufweist, wie sie im allgemeinen in Kiefernpopulationen oder Kreuzungsnachkommenschaften nicht angetroffen wird.

2. In der Nachkommenschaft traten Mißbildungen auf, wie z. B. Zapfensucht, Frühfruchtbarkeit, Zwieselbildung, Neigung zur Bildung von Scheidentrieben und Gabelung des Haupttriebes wie der Seitenäste.

3. Es wird daher im Gegensatz zu den Ansichten von TUBEUF's angenommen, daß auch die Zapfensucht der Kiefer erblich und nicht allein durch überaus starke Ernährung bedingt ist.

4. Das gehäufte Auftreten von Defektmutanten in der Nachkommenschaft wird damit erklärt, daß die zapfensüchtige Kiefer selbstfertil und infolgedessen die untersuchte Nachkommenschaft vornehmlich durch Selbstbestäubung entstanden ist.

5. Für die Anlage von Samenplantagen und die Züchtung wird aus den bisherigen Beobachtungen, die durch eingehende genetische Untersuchungen an der zapfensüchtigen Nachkommenschaft und dem Ausgangsbaum zur Zeit überprüft werden, die Folgerung gezogen, daß außer der Prüfung der Ausleseebäume auf Kombinationsfähigkeit die Untersuchung auch auf das Vorhandensein von Defekt-

genen ausgedehnt werden muß. Möglicherweise wäre es notwendig, selbstfertile Individuen auszuschalten, um das Auftreten von Selbstungen auszuschließen.

Summary

Title of the paper: *Observations on a progeny of a pine with abnormally high cone production.* —

1. From a 19 year old pine with abnormally high cone production there resulted, after free pollination, a progeny which showed a great variation in vigour, growth, growth habit, foliage, form and size of the cones, fertility and germinating power of the seed such as is not generally found in populations or progenies derived from the crossing of pines.

2. In the progeny, deformities occurred, such as abnormally high cone production, early fertility, formation of forked trees, tendency to form adventitious shoots and forking of the leading shoot as well as of the lateral branches.

3. In contrary to the opinion of TUBEUF it is therefore assumed that abnormally high production of cones in pine is genetically caused and is not the result of an extremely high nutrition.

4. The accumulative appearance of defective mutants in the progeny is explained by the self fertility of the parent tree which resulted in a progeny derived particularly from self fertilization.

5. With regard to the formation of seed orchards and forest tree breeding (from earlier observations made which were revised in the light of the genetical examination of the progeny of this pine and of the tree itself) it is deduced that in addition to the examination of the combining ability of the selected trees the testing must be extended to determine whether deleterious genes are present. It may be necessary to eliminate self-fertile individuals so as to exclude the possibility of self pollination.

Résumé

Titre de l'article: *Observations sur la descendance d'un pin à fructification exceptionnellement élevée.* —

1. La descendance après pollination libre d'un pin de 19 ans qui présentait une production de cônes exceptionnellement élevée a montré une grande variabilité, dans la vigueur, la hauteur et la croissance des plants, le port, les caractères des aiguilles, la forme et les dimensions des cônes, la faculté germinative des graines. Une telle variabilité est plus forte que celle qu'on observe généralement dans les populations de pins ou les descendances issues de croisements.

2. On a observé sur cette population des anomalies: production de cônes exceptionnellement élevée, fructification précoce, tendance à la formation de branches adventives et de pousses doubles aussi bien sur la flèche que sur les branches latérales.

3. Contrairement à l'opinion émise par TUBEUF, on peut donc conclure que la fructification anormalement élevée est déterminée par un facteur génétique et non par des conditions exceptionnelles de nutrition.

4. L'accumulation de caractères anormaux défavorables dans la descendance de ce pin est expliquée par son autofertilité; la descendance étudiée provient en grande partie d'autofécondation.

5. En ce qui concerne l'amélioration des arbres forestiers et l'établissement de vergers à graines, on conclut de cette étude que, outre l'examen de l'aptitude à la combinaison des arbres sélectionnés, on doit aussi s'assurer de la présence ou de l'absence de gènes défavorables. Il serait peut-être nécessaire d'éliminer les individus auto-fertiles, afin d'exclure la possibilité d'autofécondation.

Literatur

(1) BINGHAM, R. T., and SQUILLACE, A. E.: Self-compatibility and effects of selffertility in western white pine. *For. Sci.* 1, 121—129 (1955). — (2) DENGLE, A.: *Waldbau*. 3. Aufl. Berlin, 1944, pp. 221—222. — (3) LIESE, J.: Über die Anzucht von Hexenbesenkiefern. *Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges.* 47, 242 (1935). — (4) SCHRÖCK, O.: Die Vererbung der Frühblüte. *Züchter* 19, 247—254 (1949). — (5) SCHRÖCK, O.: Problematik bei der Anwendung von Frühtesten in der Forstpflanzenzüchtung. *Züchter* 26, 270—276 (1956). — (6) TUBEUF, C. v.: Teratologische Bilder. *Naturwiss. Zeitschr. Forst- u. Landwirtschaft* 8, 263—280 (1910).