

La selection fut basee sur les caractères morphologiques des racines et des pousses. Les analyses furent faites sur des échantillons de la population a deux stades de développement différents et plusieurs groupes sélectionnés furent mis en place.

A la fin de la seconde année les caractères quantitatifs et qualitatifs des plants de 2 ans furent rapportes aux combinaisons des types de croissance des différents groupes sélectionnés.

## Literatur

- (1) GROSSKOPF: Über die Abhängigkeit der Weidenbewurzelung vom Boden und dem Steckling als Bodenprüfer. In: HILF, H. H., Das Flechtweidenbuch, S. 39–73, Hannover 1949. — (2) ORTMANN: Kurzer Beitrag zur Frage arteigener Wurzeltypen bei Salix. Archiv Forstwesen 7, 888–910 (1958). — (3) ORTMANN: Über das Vorkommen baumförmiger Salix-Spezies. (Kurze Mitteilung) Archiv Forstwesen 8, 494 (1959). — (4) ORTMANN: Beobachtungen über das Vorkommen autochthoner, baumförmiger Salix-Spezies und ihre Bedeutung für die Forstpflanzenzüchtung. Silvae Genetica 8, 133–137 (1959).

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

# Über den Erfolg einer über drei Generationen geführten Auslese auf frühes Blühen bei *Betula verrucosa*

VON K. STERN

(Eingegangen am 31. 10. 1960)

In neuerer Zeit sind verschiedentlich Versuche unternommen worden, unsere unvollständigen Kenntnisse über das Blühen der Waldbäume zu vertiefen. Abgesehen vom theoretischen Interesse, das dieser Fragenkreis besitzt, waren praktische Probleme der Forstpflanzenzüchtung die Ursache für eine intensivere Beschäftigung hiermit. WAREING (1959) hat in einer zusammenfassenden und programmatischen Arbeit einen Überblick über die physiologischen Grundlagen gegeben. Man findet dort ein Verzeichnis der wichtigsten experimentellen Arbeiten zu unserem Thema.

Ohne Zweifel gehören die mit dem Blühen zusammenhängenden Fragen zunächst in das Arbeitsgebiet des Physiologen. Andererseits kann man aber auch aus an der Genetik und vor allem der Populationsgenetik orientierten Experimenten kleine Beiträge hierzu leisten. Denn man muß annehmen, daß die physiologischen Mechanismen (es sind viele denkbar und in der Natur wahrscheinlich auch realisiert), die für die Besonderheiten des Blühens bei Waldbäumen verantwortlich sind,

1. eine genetische Basis besitzen und
2. das Ergebnis eines langwierigen Evolutionsprozesses darstellen.\*)

Vor allem der letztgenannte Ausgangspunkt hat sich in vielen Fällen als fruchtbar erwiesen und zwar gerade dort, wo es um die Erklärung komplizierter physiologischer Mechanismen ging. Deshalb wurde beim Institut für Forstgenetik in Schmalenbeck 1954 eine erste Versuchsreihe mit entsprechender Fragestellung eingeleitet. Sie ist zwar noch nicht abgeschlossen, hat aber inzwischen doch schon einige Ergebnisse erbracht, die im Zusammenhang mit WAREINGS Erörterungen von Interesse sind.

Die für die Methodik des Experimentierens wahrscheinlich wesentlichste Folgerung aus dessen Arbeit ist die Annahme eines komplizierten, integrierten, physiologischen Mechanismus, der für die Besonderheiten des Blühens der Bäume verantwortlich sein soll. Versucht man, ihn vom Standpunkt der Populationsgenetik aus anzugehen, so muß man zunächst fordern, daß jeder innerhalb einer bestimm-

ten Art realisierte Mechanismus dieses Typs für die betreffende Art und über das ihr gebotene Milieu einen hohen adaptiven Wert besitzt. Dieses Milieu nun wird bei unseren Waldbäumen in hohem Maße mitbestimmt durch die Konkurrenzverhältnisse in der Baumschicht der als „Wald“ zusammengefaßten Pflanzengesellschaften.

Geht man nicht von den Beziehungen der beteiligten Baumarten untereinander aus, sondern von den Selektionswerten einzelner, den genannten Mechanismus mitbestimmender Gene, so kommt man zu einem ähnlichen Resultat: Der Selektionswert eines Gens, in üblicher Weise gemessen durch seine Reproduktionswahrscheinlichkeit, wird vom Milieu mitbestimmt. Nimmt man mit DANILOW (1953) an, daß reichliches Blühen und Fruchten zu Zuwachsverlusten, also zu Minderung der Konkurrenzfähigkeit führt, so wird klar, daß die Träger von Genen, die diese Eigenschaften begünstigen, eine geringere Überlebenswahrscheinlichkeit haben. Andererseits aber besitzt — *ceteris paribus* — derjenige Baum die höchste Reproduktionswahrscheinlichkeit, der am meisten und regelmäßig Samen produziert.

Der als Grundlage der Blühvorgänge angenommene Mechanismus muß demnach einen Kompromiß darstellen, der beiden Forderungen genügt. Für sein Zustandekommen sind wahrscheinlich zwei genetische Merkmalskorrelationen mitbestimmend:

Frühes Blühen ist mit frühem Wachstumsabschluß und mit kurzer Lebensdauer korreliert, reiches Blühen mit Zuwachsverlusten (vgl. hierzu SYRACH LARSEN 1956).

Man kann sich leicht klarmachen, daß unter diesen Voraussetzungen die Selektionswerte mit den Konkurrenz- oder — allgemeiner — den Milieubedingungen wechseln werden. Bäume, die früh und reichlich fruchten, haben eine hohe Reproduktionswahrscheinlichkeit dort, wo es gilt, ein offenes Areal zu besiedeln, beispielsweise nach Waldbränden o. ä. Langlebige Bäume hingegen, die ihre Samenproduktion über eine lange Zeitspanne verteilen können, mögen bei stetiger Regeneration der Waldbestände im Vorteil sein.

Der physiologische Blühmechanismus wäre dann als durch ein populationsgenetisches Gleichgewicht bedingt aufzufassen. Eine Reihe von Beobachtungen der Samenproduktion gleichaltriger Individuen in Waldbeständen beweist

\*) Herrn Prof. Dr. B. HUBER, Forstbotanisches Institut der Universität München, danke ich für kritische Durchsicht des Manuskripts und für den Hinweis darauf, daß gewisse waldgeschichtliche Untersuchungen die Annahme extremer evolutionärer Veränderung des Blühverhaltens einer Art bestätigen.

sen, daß hier tatsächlich erhebliche Differenzen vorliegen, die unter den genannten Voraussetzungen zu erwarten sind.

Diese Hinweise mögen genügen, um zu zeigen, daß viele Faktoren, genetische und Milieufaktoren, für das Zustandekommen des Blühmechanismus verantwortlich sein mögen. WAREING (1959) erörtert daneben einen anderen Beziehungskomplex, den der Beziehung generativer und vegetativer Organe untereinander. Mit Rücksicht auf die Erhaltung der Konkurrenzfähigkeit der Individuen im Bestand müssen Blüten- und Fruchtstände so gestellt sein, daß sie die weitere vegetative Entwicklung nicht behindern. Bei *Betula verrucosa* ist dies dadurch erreicht, daß die männlichen Blütenkätzchen zwar an den Enden von Langtrieben stehen, aber daneben einer Endknospe Platz bieten, die das Wachstum des Triebes weiterführen kann. Die weiblichen Blütenkätzchen stehen an Kurztrieben, die außer ihnen noch einige Blätter tragen. Beim „normalen“ Typ der einjährigen Pflanzen hingegen läuft praktisch jeder Trieb in einen Blütenstand aus.

Es wäre interessant und der Entwicklung von Experimentiermodellen förderlich, die angedeuteten Zusammenhänge an breiterem Material zu prüfen, die Verhältnisse bei einzelnen Baumarten einander gegenüberzustellen und mit deren Ökologie und Geschichte in Zusammenhang zu bringen. Hier können wir uns mit den obigen Hinweisen begnügen, die lediglich dazu dienen sollen, die Fragestellung unserer kleinen Versuchsreihe zu erläutern.

Sie hatte den Zweck festzustellen, welche Veränderungen eine fortgesetzte Auslese auf frühes Blühen in der dieser Auslese unterworfenen Population zur Folge haben würde. Der normalerweise in andere und gleichzeitig in mehrere Richtungen zielende Selektionsdruck wurde hier also durch einen einseitigen und in der Natur vielleicht bedeutungslosen bzw. nur gelegentlich wirksamen ersetzt. Daneben sollte festgestellt werden, ob es möglich sein würde, einen für Laboruntersuchungen geeigneten Stamm von *B. verrucosa* herzustellen, der für theoretische Untersuchungen verwendet werden konnte.

Das Ausgangsmaterial bildeten 6 Pflanzen, die aus Baumschulabsaaten ausgelesen wurden. 4 davon waren bereits 1950 vom damaligen Sachbearbeiter für Laubholz des Instituts, J. GREHN, ausgewählt worden. Die 6 Pflanzen repräsentieren alle drei bisher bei *B. verrucosa* gefundenen Typen von Frühblühern:

- 2 blühten zunächst nur männlich,
- 2 weiblich und
- 2 sowohl männlich wie weiblich.

Der erstgenannte Typ scheint in der norddeutschen Population der *B. verrucosa* der häufigste zu sein. In einer späteren Veröffentlichung wird gezeigt werden, daß auch in den Nachkommenschaften der Frühblüher der elterliche Typ dominiert. Alle 6 Pflanzen hatten im 2. Lebensjahr Blütenknospen gebildet und blühten im dritten.

Die Selektionsintensität war bei der ersten Auslese recht hoch. Es dürften etwa 1 oder 2 Pflanzen unter 10 000 ausgelesen worden sein. In den beiden folgenden Generationen war sie natürlich erheblich geringer und dürfte bei etwa 30% gelegen haben.

JOHNSON (1949) hatte gefunden, daß bei *B. verrucosa* die Frühblüte durch dominante Faktoren bedingt ist. Wir können an unserem Material diesen einfachen Erbgang vorläufig nicht bestätigen, aber ebensowenig natürlich JOHNSONS Feststellungen widerlegen, da mit anderem Material gearbeitet wurde. Immerhin hat es in Übereinstimmung mit JOHNSON den Anschein, als ob Majoreffekte mitbeteiligt wären, ohne daß jedoch vorläufig über ihre Zahl und die Art

ihrer Wirkung Angaben gemacht werden könnten. Der in jeder Generation erhebliche Selektionsfortschritt spricht nicht unbedingt für die Mitwirkung von Polygenen, da nach nur drei Generationen immer noch Neukombinationen die Frühblüte der Ausgangspflanzen bestimmender Majorgene möglich sind.



Abb. 1

Schon in der zweiten Generation traten extreme Frühblüher auf (Abb. 1), die bereits im Verlauf der ersten Vegetationsperiode Blüten eines oder beider Geschlechter ausbildeten. Den Blütenansatz dieser Pflanzen nach der zweiten Vegetationsperiode zeigt Abb. 2. Eine der Pflanzen brachte bereits im Sommer der ersten Vegetationsperiode einen weiblichen Blütenstand zur vollen Entwicklung, was indessen als Ausnahme gewertet werden muß, da seither kein derartiger Fall mehr auftrat.



Abb. 2

Unter den Pflanzen der dritten Generation wurden bei etwa 70% im Herbst Blütenanlagen gefunden. Der tatsächliche Anteil dürfte noch größer sein, weil zu diesem Zeitpunkt weibliche Blütenanlagen ohne Zerstörung nicht erkannt werden können, und ein Teil der Pflanzen nur weiblich blüht. In dieser dritten Generation sind etwa 10% solcher Pflanzen enthalten, die keine vegetativen Knospen mehr ausbilden. Der Anteil dieser Pflanzen betrug in der zweiten Generation nur etwa 1%. Abb. 3 zeigt eine solche Pflanze. Im unteren Teil sitzen hier die Blütenstände an den Enden kurzer Seitentriebe, im oberen werden sie direkt in den Blattachseln gebildet. Auch die Terminalknospe ist in ein männliches Blütenkätzchen umgebildet.

Abb. 4 zeigt den oberen Teil einer anderen Pflanze, bei der aus den Blattachseln je zwei Blütenkätzchen entstehen, jeweils ein größeres und ein kleineres. Auch dies ist nicht selten. Abb. 5 zeigt zwei andere Pflanzen, bei denen der obere Sproßteil deutlich gestaucht ist. In extremen Fällen findet man bei solchen Pflanzen hier eine große Zahl von kleinen Blütenknospen, oft einzelner männlicher Blüten.

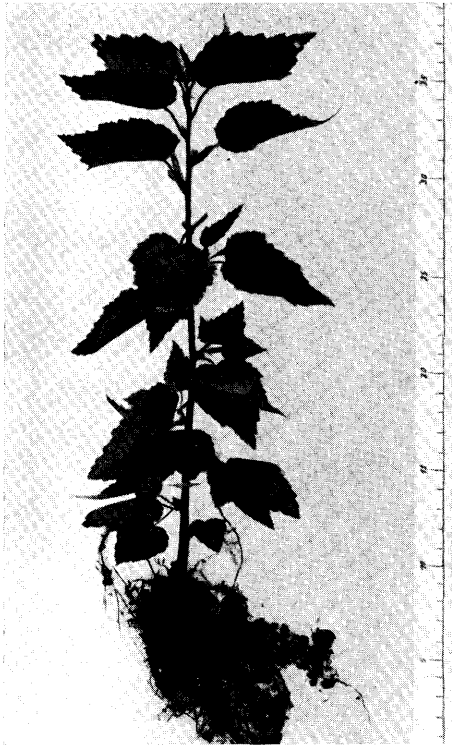


Abb. 3

Die auf den Abbildungen als rein männliche Blütenstände erscheinenden sind in Wirklichkeit meist androgyn. Der weibliche Anteil solch zweigeschlechtiger Blütenstände ist wechselnd groß und oft vom männlichen durch eine sterile Zone getrennt (v. DELLINGSHAUSEN und STERN 1958).

Die Pollenproduktion der rein männlichen oder des männlichen Teils der androgynen Kätzchen ist meist gut. Dagegen sind die weiblichen Teile der androgynen und auch die rein weiblichen Blütenstände nur wenig fertil. Deshalb wird die Selektionsintensität in den kommenden Jahren noch mehr herabgesetzt werden müssen, und wir hoffen, so gleichzeitig eine Auslese auf hohe Fertilität auszuführen.

Es ist nicht vorauszusehen, ob es im weiteren Verlauf des Experiments gelingen wird, zu einem einjährigen Entwicklungszyklus zu kommen. Einige Beobachtungen sprechen dagegen. So wird bei männlichen Blütenkätzchen, die man durch Langtag und hohe Temperaturen noch im Jahr der

Anlage zur weiteren Entwicklung bringen kann, keine normale Reife erzielt. Nur die Antheren und der Pollen werden normal ausgebildet. Da aber die normalerweise damit parallel gehende Reife der anderen Organe des Kätzchens ausbleibt, muß man die Kätzchen zerstören, um den Pollen gewinnen zu können. Offenbar laufen diese beiden Vorgänge — das Reifen von Antheren und Pollen und das der anderen Teile des Kätzchens — unter normalen Bedingungen zwar nebeneinander ab, sind aber trotzdem voneinander unabhängig.

Bei weiblichen Blütenkätzchen, die man auf die gleiche Weise zum Reifen bringt, lagen die Verhältnisse gerade umgekehrt: Hier wurde das Kätzchen etwa normal ausgebildet, aber es fehlten die Narben, Samenanlagen usw. Ähnlich verhalten sich die sterilen weiblichen Kätzchen der extremen Frühblüher. Möglicherweise ist deshalb die weitere Auslese auf Verkürzung der Generationsfolge mit dem Ziel eines einjährigen Zyklus praktisch nicht lösbar.

LONGMAN und WAREING (1959) ziehen aus ihren Versuchen zur künstlichen Blühbeeinflussung bei *B. verrucosa* den Schluß, daß die Sämlinge nicht vor Erreichen einer bestimmten Größe Blüten ausbilden können. Nach unseren Versuchen scheint es nun, daß diese Mindestgröße ebenso einer ausgeprägten genetischen Variation unterliegt, wie der Zeitpunkt des Blühens. Die Sämlingspflanzen in Abb. 1 beispielsweise waren um 10 cm groß. Man kann daher fragen, ob es für die experimentelle Arbeit irgendwelche Vorteile bietet, wenn man von der Pflanzengröße ausgeht statt, wie bisher, von der zum Ausbilden der ersten Blüten notwendigen Zeit. Beide Maßzahlen haben ihre Vor- und Nachteile. JOHNSON verwendet deshalb bei seinen Bonitierungen beide: Er stellt die Abhängigkeiten der Blühhäufigkeit von der Pflanzengröße in seiner Versuchspopulation und zu bestimmtem Alter fest und korrigiert die Resultate über die so erhaltene Regression. Dies Vorgehen ist wahrscheinlich das zweckmäßigste, wenn die bei der Schätzung der Regression von Pflanzengröße zur Blühhäufigkeit zu treffenden Voraussetzungen richtig sind.

Die in den Abbildungen gezeigten Pflanzen sind in ihren morphologischen Merkmalen „junge“ Pflanzen. Man erkennt dies bei näherem Zusehen an den in belaubtem Zustand abgebildeten Sämlingen. Diese zeigen noch nicht den Habitus „reifer“ Bäume, oder wie man es sonst nennen will, mit Ausnahme eben des reichlichen Blütenansatzes. Blattform und Besatz der Triebe mit Wachswarzen können bei



Abb. 4



Abb. 5

*B. verrucosa* als Ausdruck der Jugendform gewertet werden. Sie treten in dieser Form nur bei Sämlingen und Wasserreisern auf. (Über die Theorien des Reifens und Altern; der Holzgewächse, speziell auch der Waldbäume, und die Verhältnisse bei verschiedenen Baumspecies hat kürzlich SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL [1959] zusammenfassend veröffentlicht.)

Man könnte aus dieser Beobachtung den Schluß ziehen, daß Jugendhabitus und Fehlen der Blühfähigkeit trotz in der Regel gleichzeitigen Auftretens an normalen Sämlingen doch mehr oder weniger unabhängig sind. Die Definition des Begriffes der „Reife“ o. ä. wird hierdurch nicht gerade vereinfacht. Sie ist ohnehin schon problematisch, denn zumindest das Merkmal „Blühfähigkeit“ des reifen Baumes ist in hohem Maße milieuabhängig und kann deshalb in Feldversuchen kaum jemals korrekt bonitiert werden. Reife Bäume blühen oder blühen nicht, bei *B. verrucosa* in Abhängigkeit vor allem von den Witterungsverhältnissen des der Blüte vorausgehenden Sommers.

Bei experimentellen Arbeiten sollte man deshalb Begriffe wie Reife und Altern vermeiden. Soweit solche Arbeiten die Blühfähigkeit betreffen, würde es sich dann nicht um Untersuchungen über den Zeitpunkt des Eintritts der Reife handeln, den diesen zu Grunde liegenden physiologischen Mechanismen o. dgl., sondern um die Bedingungen, unter denen statt einer vegetativen Knospe eine Blütenknospe ausgebildet wird.

Begriffe wie Reife und Altern haben andererseits sicherlich ihren Wert, wenn man sich über ihren rein deskriptiven Charakter, die derzeitige Unkenntnis der unter ihnen zusammengefaßten Prozesse sowie das Fehlen genügend präziser Definitionen klar ist. Keinesfalls soll hier die Meinung vertreten werden, daß sie grundsätzlich abzulehnen wären. Es wird aber noch einer intensiven experimentellen Arbeit bedürfen, um sie mit konkretem Inhalt auszustatten.

Gerade die Häufung von Abnormitäten nach Auslese auf frühes Blühen, die vorstehend besprochen wurden, zeigt aufs Neue, daß es sich beim Ablauf der Entwicklung eines normalen Baumes um eine Folge ineinandergreifender physiologischer Prozesse handeln muß, wie es die Theorien des Reifens und Alterns fordern. Freilich ist das eine Erfahrung, die auch bei andersartigen Selektionsversuchen immer wieder gemacht wird, und die schon DARWIN zu der Feststellung veranlaßte, daß jede Form der Auslese auf irgendein Merkmal nicht beabsichtigte und oft auch nicht vorauszusehende Veränderungen anderer Merkmale nach sich zöge. Denn jedes Merkmal kann letztlich nur im Komplex mit anderen verstanden werden (LERNER, 1958, bringt eine umfassende Diskussion der genetischen Grundlagen). Insofern handelt es sich hier keineswegs um einen Sonderfall.

#### Zusammenfassung

Nach intensiver Auslese auf frühes Blühen in einer Population von *Betula verrucosa* wurden folgende Ergebnisse erhalten:

1. Der Generationszyklus kann auf zwei Jahre verkürzt werden.
2. Eine weitere Verkürzung scheint aus praktischen Gründen kaum möglich zu sein.
3. Die frühblühenden Typen bilden in extremen Fällen nur noch Blütenknospen.
4. Die Blütenknospen sind häufig androgyn.
5. Die Fertilität der weiblichen Blüten sowie der weiblichen Anteile androgyner Blütenkätzchen ist herabgesetzt.

6. Der Habitus der frühblühenden Sämlinge ist der „junger“ Sämlinge von *Betula verrucosa*.

Es wird angenommen, daß die das Blühen steuernden physiologischen Systeme unter den Bedingungen der natürlichen Auslese in Waldbeständen erworben wurden und wegen der widersprechenden Effekte der Faktoren dieser Auslese ein durch einseitige Auslese leicht zu verschiebenes Gleichgewicht repräsentieren.

#### Summary

Title of the paper: *The success of three generations of selection for early flowering in Betula verrucosa.*

The following results were obtained from a thorough selection for early flowering in *Betula verrucosa*:

1. The length of time from one generation to the next can be shortened to two years.
2. A further reduction seems hardly to be possible for practical reasons.
3. In extreme cases the early flowering types produced flower buds only.
4. The flower buds were often androgynous.
5. The fertility is reduced in the female flowers and in the female parts of androgynous flowers.
6. The habit of early-flowering seedlings is that of normal "young" seedlings of *Betula verrucosa*.

It is assumed that the physiological systems directing flowering of forest trees were developed under conditions of natural selection. Because of the opposing effects of the factors in this process the balance may be easily to change by one-sided selection.

#### Résumé

Titre de l'article: *Sélection pour la floraison précoce chez Betula verrucosa poursuivie sur 3 générations.*

Une sélection poussée pour la floraison précoce chez *Betula verrucosa* a permis d'obtenir les résultats suivants:

1. L'intervalle d'une génération à l'autre peut-être raccourci de 2 ans.
2. Un raccourcissement supplémentaire ne semble pas possible pour des raisons pratiques.
3. Dans les cas extrêmes, les types à floraison précoce ont produit seulement des bourgeons à fleurs.
4. Les bourgeons à fleurs sont souvent hermaphrodites.
5. La fertilité et la proportion des fleurs femelles dans les chatons hermaphrodites sont réduites.
6. Le port des semis à floraison précoce est celui de „jeunes“ semis de *Betula verrucosa*.

On pense que les facteurs physiologiques qui commandent la floraison dans les peuplements forestiers sont harmonisés sous l'influence de la sélection naturelle. L'équilibre causé par l'action opposée des divers facteurs sélectifs semble pouvoir être facilement modifié par une sélection poursuivie dans une seule direction.

#### Literatur

DANILOW, D.: Einfluß der Samenerzeugung auf die Jahrringstruktur. Botan. Journ. 1953 (zit. nach Referat). — DELLINGSHAUSEN, M. VON, und STERN, K.: Über einige besondere Blütenformen der Birke. Silvae Genetica 7, 169—200 (1958). — JOHNSON, H.: Hereditary precocious flowering in *Betula verrucosa* and *B. pubescens*. Hereditas 35, 112—114 (1949). — LERNER, I. M.: The genetic basis of selection. John Wiley, New York, 1958. — LONGMAN, K. A., and WAREING, P. F.: Early induction of flowering in birch seedlings. Nature 184, 2037 bis 2038 (1959). — SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL, M.: Investigations on aging of apical meristems in woody plants and its importance in silviculture. Det forstlige Forsøgsvaesen i Danmark 25, H. 4 (1959). — SYRACH LARSEN, C.: Genetics in silviculture. Oliver and Boyd, Edinburgh 1956. — WAREING, P. F.: Problems of juvenility and flowering in trees symposium. Journ. Linn. Soc. Bot. 56, 282—289 (1959).