

Über die Abhängigkeit des Blühens der Sandbirke von Erbgut und Umwelt

Von K. STERN

(Eingegangen am 26. 9. 1962)

Aus früheren Versuchen ist bekannt, daß Beginn und Intensität des Blühens bei der Sandbirke (*Betula verrucosa*) vom Erbgut (JOHNSON 1949, v. DELLINGSHAUSEN und STERN 1958, STERN 1961) und vom Milieu beeinflußt werden (FROLLOWA 1956, WAREINC 1959). Es ist auch bekannt, daß gleiche Sätze von Genen oder Umweltbedingungen den Ansatz weiblicher oder männlicher Blütenknospen verschieden beeinflussen können. Um weitere Einblicke in diese Zusammenhänge zu gewinnen, wurden beim Institut für Forstgenetik in Schmalenbeck zwei Versuche angestellt, deren Ergebnisse nachfolgend mitgeteilt werden.

Beide Versuche gehen auf Kreuzungsreihen des Jahres 1957 zurück. Der erste enthält alle 12 möglichen Kombinationen zwischen 4 frühblühenden Individuen (Selbstungen nicht eingeschlossen); in den zweiten Versuch gingen die Kreuzungen zwischen drei frühblühenden Individuen einerseits und 7 zufällig aus zwei norddeutschen Unterpopulationen der gleichen Art ausgewählten Bäumen andererseits ein. Die Nachkommen aus diesen Kreuzungen

wurden als 1jähr. Sämlinge im Frühjahr 1959 auf zwei Versuchsflächen im niedersächsischen Forstamt Lingen ausgepflanzt*. Zu Beginn der Vegetationsperioden 1961 und 1962, also im Pflanzenalter von 3 bzw. 4 Jahren, wurde der Ansatz männlicher und weiblicher Blüten an jedem Baum bonitiert. Der Bonitierungsschlüssel sah vor, daß Bäume, bei denen keine Blüten vorhanden waren, die Note „0“ erhielten; waren bis zu 20% der für normalen Blütenansatz geeigneten Knospen Blütenknospen, so erhielt er die Note „1“ usw. Die Note „5“ bedeutet dann also, daß zwischen 80 und 100% Blütenknospen gebildet worden waren.

Der erste Versuch war mit 6 Wiederholungen und je 20 Pflanzen je Teilstück ausgelegt worden, der zweite mit 4 Wiederholungen und wiederum 20 Pflanzen je Teilstück. Da beide Versuchsflächen zuvor voll umgebrochen wurden waren, ist die Entwicklung der Bäume recht gleichmäßig.

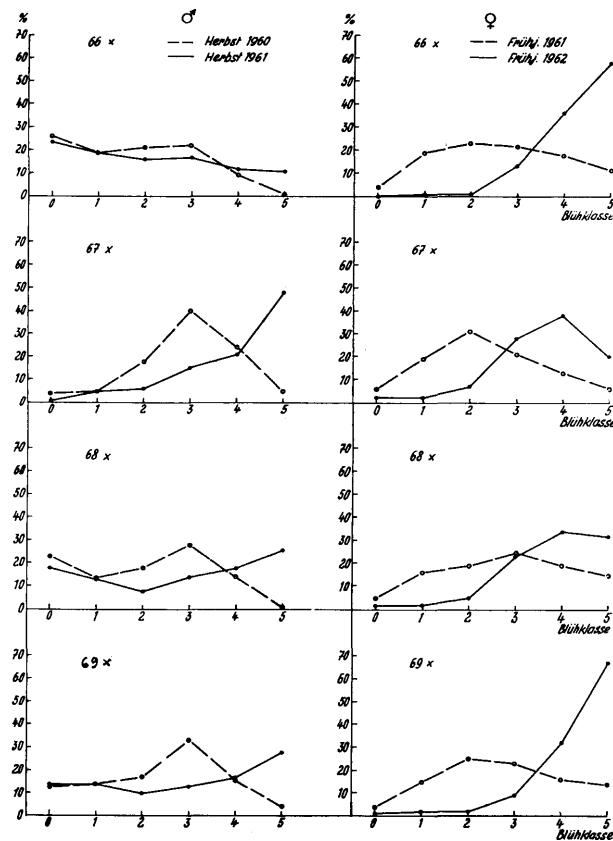


Abb. 1. — Verteilung der Bäume auf die Blühklassen für die Nachkommen der vier frühblühenden Birken in Versuch 1.

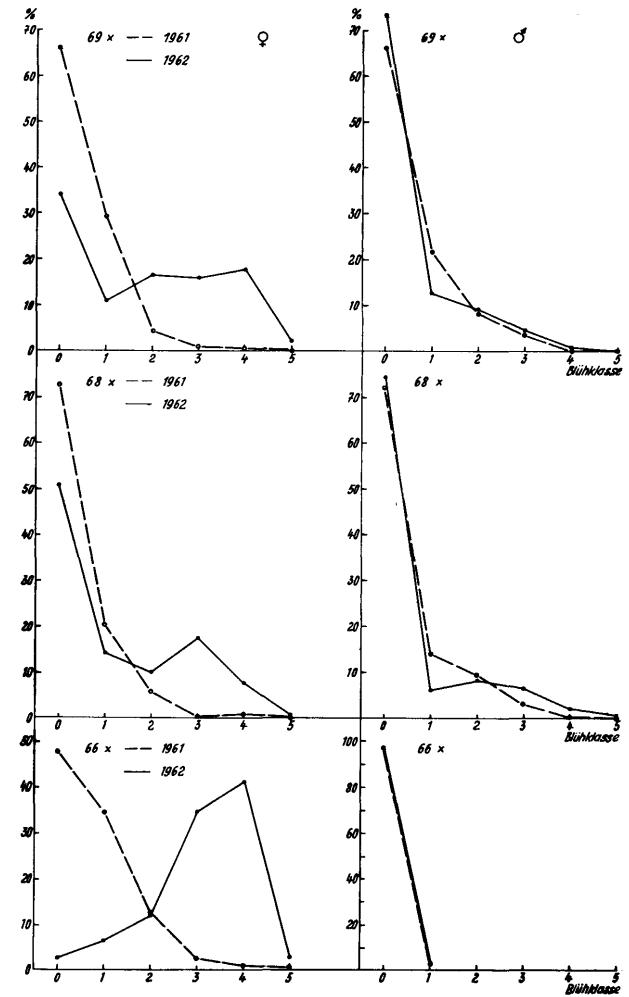


Abb. 2. — Verteilung der Bäume auf die Blühklassen in den Nachkommenschaften der drei frühblühenden Birken in Versuch 2.

Verteilung der Bäume auf die ausgeschiedenen Blühintensitäts-Klassen

Abbildung 1 zeigt die Verteilungen für den ersten Versuch, jeweils unter Zusammenfassung aller Kombinationen, in denen der angegebene Baum als Elter auftritt. Die Verteilungskurven lassen deutliche Unterschiede zwischen den vier Nachkommenschaftsgruppen erkennen und natürlich auch zwischen den beiden Jahren.

Abbildung 2 zeigt das gleiche für die auch im zweiten Versuch enthaltenen Frühblüher 66, 68 und 69. Als Folge der Verwendung „normaler“ Bäume als jeweils anderer Kreuzungspartner sind hier die Klassen geringerer Blühintensität in der Regel stärker besetzt. Eine Ausnahme machen lediglich die Bonituren für weibliches Blühen der Nachkommenschaften des Baums 66.

Abbildung 3 und 4 zeigen das gleiche Material wie Abbildung 2 nochmals, diesmal gruppiert nach den 7 „normalen“ Eltern. Man erkennt, daß sich auch die Nachkommenschaften dieser zufällig ausgewählten Altbäume unterscheiden.

Als Folge der Zusammenfassung jeweils mehrerer Familien ist in den Abbildungen 1 bis 4 das typische Bild der Verteilungen innerhalb der einzelnen Familien manchmal verzerrt. In Tabelle 1 wurden deshalb als Beispiel die Bonituren für weibliches Blühen im ersten Versuch nochmals zusammengestellt. Man erkennt aus dieser Tabelle und aus den Abbildungen 1 bis 4, daß es drei Gruppen von Verteilungen gibt: Zwei Gruppen mit maximaler Besetzung der geringsten oder höchsten Klassen (einseitige Verteilung) und eine dazwischenliegende mit einem Maximum im mittleren Bereich, die jedoch oft schief ist und ein Ansteigen des linken oder rechten Astes zeigen kann.

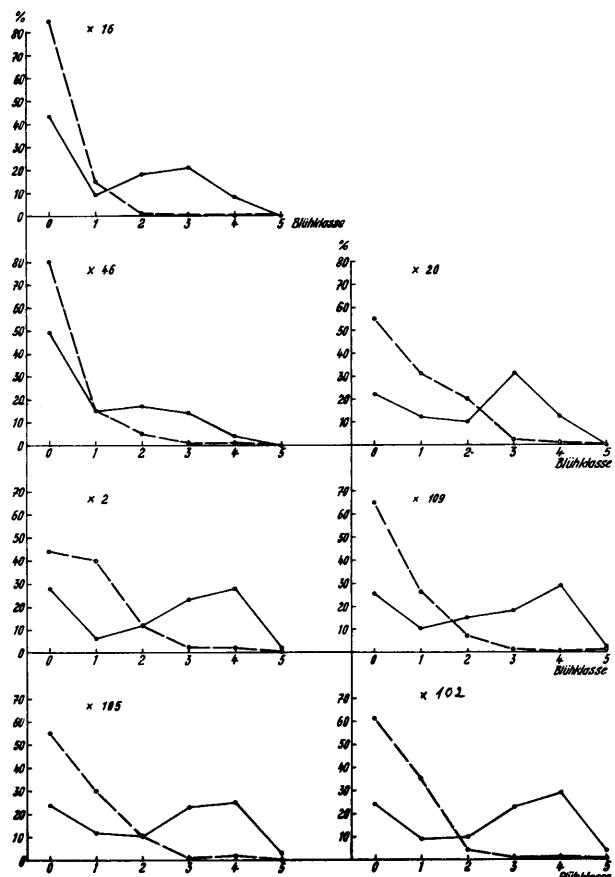


Abb. 3. — Verteilung des gleichen Materials wie in Abb. 2, geordnet nach den normal blühenden Eltern, weibliches Blühen.

Tabelle 1. — Verteilung der Bäume auf die 6 Klassen für Intensität des weiblichen Blühens (in % aller lebenden) für Versuch 1, 1961 und 1962.

Klassen:	0	1	2	3	4	5
Familien:						
66 × 67	5,2 0	16,5 0,9	30,4 2,6	18,3 20,0	19,1 47,0	10,4 29,6
66 × 68	5,2 0	20,8 0	10,4 0	25,0 17,7	26,0 40,6	12,5 41,7
66 × 69	7,3 0	19,3 0,9	28,4 0	22,9 1,8	10,1 22,0	11,9 75,2
67 × 68	9,8 5,4	20,5 4,5	31,2 14,3	25,0 37,5	8,0 27,7	5,4 10,7
67 × 69	5,0 1,7	21,7 2,5	32,6 5,8	21,7 26,7	14,2 40,8	5,0 22,5
68 × 69	0,9 0,9	6,1 2,6	16,7 2,6	24,6 14,9	24,6 35,1	27,2 43,9

Es liegt nahe, eine Erklärung für diese Verhältnisse zu suchen. Die einleuchtendste ist wohl die Annahme eines ganzen Satzes von Genen, die für sich oder im Zusammenspiel die Blühintensität der Bäume bedingen. Das Merkmal „Blühintensität“ selbst wurde an einer sekundären Skala gemessen, nämlich an der Proportion von Blütenknospen. Dieser sekundären Skala muß eine primäre zugeordnet werden können, die irgendeinen unbekannten biochemischen Sachverhalt mißt, der die Grundlage der Blühintensität bildet. Die Verteilung der Bäume über dieser primären Skala mag dann einer Normalverteilung nähern, aber die Willkürlichkeit der sekundären Skala

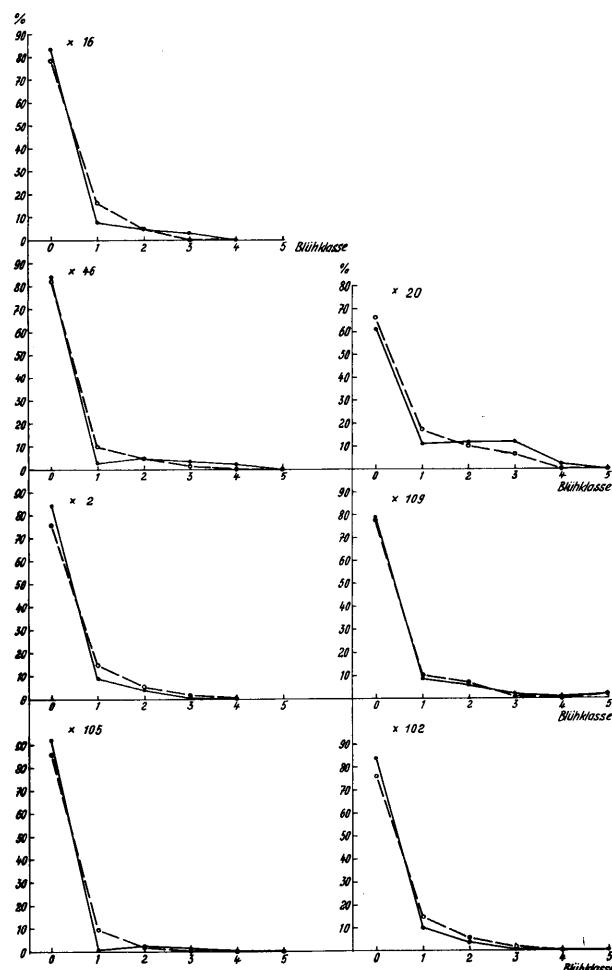


Abb. 4. — Verteilung des gleichen Materials wie in Abb. 2, geordnet nach den normal blühenden Eltern, männliches Blühen.

la und die Notwendigkeit, alle Bäume zur Klasse „0“ zusammenzufassen, die einen bestimmten Schwellenwert an der primären Skala unterschreiten, können dann trotzdem Asymmetrie und / oder einseitige Verteilungen zur Folge haben. Fälle dieser Art sind in der Literatur häufig beschrieben worden (vgl. Zusammenfassung bei LERNER 1958).

Mit Hilfe dieser Hypothese sowie der Annahme von Milieueffekten und Abhängigkeit der Ausprägung des Merkmals Blühintensität vom Alter (Entwicklungsstand) des Baumes können alle erhaltenen Ergebnisse erklärt werden.

Erbgut, Umwelt und Interaktionen als Erklärung der Unterschiede zwischen den Familien und Jahren

Unter Verwendung der Teilstückmittel aus beiden Experimenten wurde versucht, zu einer Einschätzung der erblichen und der Umwelteffekte sowie ihrer Interaktionen zu gelangen. Zu diesem Zweck wurde zunächst für jeden Versuch eine Streuungszerlegung über beide Jahre gerechnet. Tabelle 2 gibt das Resultat.

Bei dieser zusammenfassenden Auswertung ist zu beachten, daß einige Varianzen Bodenkorrelationen enthalten können. Es ist jedoch nicht nötig, die Auswertungen durch Eliminierung dieser Korrelationen zu komplizieren: Eine Aufteilung der Wiederholungen beider Versuche auf je zwei Gruppen führt zum gleichen Ziel einer unverzerrten Schätzung der Interaktionen zwischen den genetischen und den Effekten der Jahreswitterung, auf die es allein

Tabelle 2. — Streuungszerlegung für beide Versuche über alle Kombinationen und beide Jahre.

Streuungsursache	FG	MQ	Var. Komp. %
1a) Versuch 1, männliches Blühen			
Kombinationen	5	27,2705***	69,9
Jahre	1	15,9334*	12,9
Wiederholungen	5	0,7806—	≈ 0
K × J	5	0,9415***	4,3
K × W	25	0,4966***	5,8
J × W	5	0,7224**	3,1
K × J × W	25	0,1349	4,3
	71		
1b) Versuch 1, weibliches Blühen			
Kombinationen	5	4,4783—	8,7
Jahre	1	64,0000*	67,2
Wiederholungen	5	0,4553—	≈ 0
K × J	5	1,6998**	8,8
K × W	25	0,4365—	1,7
J × W	5	0,3045—	≈ 0
K × J × W	25	0,3473	13,5
	71		
2a) Versuch 2, männliches Blühen			
Kombinationen	20	0,8661***	48,9
Jahre	1	0,3424—	≈ 0
Wiederholungen	3	0,3952*	3,5
K × J	20	0,0567**	4,0
K × W	60	0,1217***	29,0
J × W	3	0,0121—	≈ 0
K × J × W	60	0,0231	13,6
	167		
2) Versuch 2, weibliches Blühen			
Kombinationen	20	2,8429*	10,1
Jahre	1	96,7634***	63,1
Wiederholungen	3	0,1639—	≈ 0
K × J	20	1,2618***	16,0
K × W	60	0,2467**	3,7
J × W	3	0,4283*	0,8
K × J × W	60	0,1137	6,3
	167		

Tabelle 3. — Versuch 2, aufgeteilt in zwei Gruppen zwecks Ausschaltung der Bodenkorrelation, weibliches Blühen.

Streuungsursache	FG	MQ	Var. Komp. %
Gruppe 1 (Wiederholung 1 und 2 im ersten, 3 und 4 im zweiten Jahr)			
Kombinationen	20	1,4042*	10,1
Jahre (Teilversuche)	1	51,2304***	66,4
Wiederholungen in Teilv.	2	0,0467—	0
Sorten × Teilversuche	20	0,6687***	13,4
Parz. in Wiederholungen	40	0,1822	10,0
	83		
Gruppe 2 (Wiederholung 3 und 4 im ersten, 1 und 2 im zweiten Jahr)			
Kombinationen	20	1,6066	9,9
Jahre (Teilversuche)	1	45,6147***	55,8
Wiederh. in Teilvers.	2	0,4606—	8,2
Komb. × Teilversuche	20	0,8514***	18,5
Parz. in Wiederholungen	40	0,1453	7,6
	83		

ankommt. Man erhält dabei ähnliche Ergebnisse wie die in Tabelle 2 angegebenen, wie etwa die Zahlen der Tabelle 3 ausweisen. Dieser Tabelle liegt die Streuungszerlegung des in zwei Gruppen aufgeteilten zweiten Versuchs zugrunde: Gruppe 1 besteht aus den Wiederholungen 1 und 2 im ersten und 3 und 4 im zweiten Jahr, Gruppe 2 die gleichen Wiederholungen in umgekehrter Anordnung.

Wegen dieser guten Übereinstimmung verwenden wir der Einfachheit halber die Zahlen der Tabelle 2 und finden:

1. Hauptursache für die Variation des männlichen Blühens sind in beiden Versuchen die Unterschiede zwischen den Kombinationen. Dagegen sind sie an der Varianz des weiblichen Blühens nur relativ wenig beteiligt. Um dies richtig verstehen zu können, muß man aber bedenken, daß die Jahresunterschiede 1961-62 im weiblichen Blühen der Sandbirke (in Norddeutschland, über andere Gebiete liegen keine Beobachtungen vor) allgemein erheblich waren, während der Ansatz männlicher Blüten in beiden Jahren etwa gleich blieb. Die „Stichprobe“ von nur zwei Jahren ist deshalb zu klein, um Zahlen mit Anspruch auf Allgemeingültigkeit zu liefern. Immerhin bestätigen sie einmal mehr, daß verschiedene Sätze von Genen und / oder Umweltbedingungen das männliche und weibliche Blühen bestimmen.

2. Die Interaktionen zwischen der Jahreswitterung und den genetischen Faktoren sind erheblich. Das gilt sowohl für das männliche wie für das weibliche Blühen. Es gibt in der Literatur viele Hinweise auf Möglichkeiten, die Blühwilligkeit von Bäumen durch entsprechende Gestaltung des Milieus zu erhöhen. Neben den linearen Effekten solcher Behandlungen scheint es aber ganz erhebliche Genotyp × Umwelt Interaktionen zu geben, die in der Größenordnung an die der linearen genetischen Effekte heranreichen oder sie übertreffen können.

Die nächste Frage, auf die von den beiden Versuchen eine Antwort erwartet werden kann, ist die nach der Art der Vererbung der Blühintensität. In Anbetracht der eingangs dargestellten Verhältnisse gibt es kaum eine andre Möglichkeit, als sie in Termini der quantitativen Genetik zu stellen und zu beantworten.

Dabei müssen die Kreuzungseltern bzw. ihre Nachkommen in zwei Klassen eingestellt werden. Wie JOHNSSON (1949) im Anschluß an seine Versuche mit frühblühenden Birken vermutet, spielt nämlich bei der Vererbung extremer Frühblüte Dominanz eine erhebliche Rolle. Die Varianz der aus Kreuzungen der vier Frühblüher untereinander hervorgegangenen Familien sollte deshalb

Tabelle 4. — Streuungszerlegung nach allg. und spez. Kombinationseignung.

Streuungsursache	FG	männliches Blühen		weibliches Blühen	
		1961	1962	1961	1962
a) Versuch 1					
Allg. Komb. Eig.	3	13,3953	30,4562	2,3262	5,3674
Spez. Komb. Eig.	2	2,8125***	3,3114***	2,8364***	1,0686**
Versuchsfehler	25	0,2816	0,3455	0,6365	0,1474
b) Versuch 2					
Allg. K. E. Väter	6	0,2302	0,6524	1,8894***	1,3106***
Allg. K. E. Mütter	2	1,9562***	2,2180**	7,2737***	11,5809***
Väter \times Mütter	12	0,1216*	0,2785**	0,1834	0,0922
Versuchsfehler	60	0,0598	0,0849	0,1088	0,2521

eine größere Komponente auch für nichtadditive Genwirkung enthalten (spezifische Kombinationseignung). Das gilt jedoch nicht für die normalen Bäume, die zufallsmäßig aus natürlichen Populationen ausgewählt wurden, in denen additive Geneeffekte (allgemeine Kombinationseignung) überwiegen sollten. Das gleiche gilt auch für die Nachkommenschaften aus der Kreuzung der frühblühenden mit den normalen Bäumen.

In Tabelle 4 sind zunächst Schätzungen der allgemeinen und spezifischen Kombinationseignung für beide Versuche angegeben, getrennt nach Jahren, weil auch hier wieder Bodenkorrelationen hereinspielen können. Die Zahlen für den ersten Versuch bestätigen unsere Vermutung: Trotz geringer Zahl von Freiheitsgraden ist die Varianz für spezifische Kombinationseignung stets hochsignifikant. Daneben ist aber auch in drei Fällen die Varianz für allgemeine Kombinationseignung so hoch, daß sie ebenfalls nicht vernachlässigt werden sollte. Es lohnt sich indessen nicht, diese Zahlen weiter zu untersuchen, da sie atypisch sind und nur für die Population gerade dieser vier Frühblüher gelten.

Im Versuch 2 hingegen ist für weibliches Blühen stets nur allgemeine Kombinationseignung nachzuweisen. Die Varianz für spezifische Kombinationseignung ist in beiden Jahren klein. Für männliches Blühen ist in diesem Versuch die Varianz für allgemeine Kombinationseignung der Mütter signifikant, andererseits aber auch die für spezifische Kombinationseignung, und zwar in beiden Jahren.

Um die Verhältnisse besser einschätzen zu können, sind in Tabelle 5 die Varianzkomponenten für additive und nichtadditive genetische Varianz gegenübergestellt. Die Tabelle zeigt, daß auch beim männlichen Blühen die additive Komponente überwiegt.

Nun bleibt noch die Frage zu klären, welcher Art die Interaktionen zwischen genetischen und Jahreseffekten waren. Tabelle 6 gibt die Antwort hierauf (Versuch 1 wurde vernachlässigt, hier gibt es auch Interaktionen zwischen spezifischer Kombinationseignung und Umwelt): Die Interaktion zwischen allgemeiner Kombinationseignung und Jahren überwiegt bei weitem, wenn man das weibliche Blühen betrachtet. Beim männlichen Blühen ist keine der einzelnen Komponenten für sich signifikant. Um einen korrekten Signifikanztest anschließen zu können,

Tabelle 5. — Additive (geschätzt aus dem Mittel von Müttern und Vätern) und nichtadditive genetische (Dominanz) Varianz in Versuch 2.

	männliches Blühen		weibliches Blühen	
	1961	1962	1961	1962
Add. gen. Varianz	0,1492	0,2010	0,7908	1,0236
Nichtadditive	0,0620	0,1936	0,0748	≈ 0

Tabelle 6. — Aufteilung der Interaktion zwischen Kombinationseignung und Jahren für Versuch 2.

	FG	männliches Blühen Teilv. 1	männliches Blühen Teilv. 2	weibliches Blühen Teilv. 1	weibliches Blühen Teilv. 2
Allg. K. E. \times Jahre					
a) Väter \times Jahre	6	0,2114	0,0422	0,4199	0,5857***
b) Mütter \times Jahre	2	0,1273	0,1348	4,1123***	6,3136***
c) AKE \times Jahre					
insgesamt	8	0,1904	0,0653	1,3430***	2,0177***
Spez. K. E. \times Jahre	12	0,1032	0,0725	0,2192	0,0739

war das Material wieder in zwei Teilversuche aufgeteilt worden.

LENGER und GATHY (1960) haben die Zapfen- und Samenproduktion von 11 Bäumen der „Koekelare“-Kiefer (*Pinus nigra*) über 5 Jahre verfolgt. Sie fanden 18,1% der Varianz des Zapfenertrags durch lineare Effekte der Bäume erklärt, 46,2% durch Unterschiede zwischen den Jahren und 35,6% durch Interaktionen Jahre \times Bäume. Im vorliegenden Versuch liefern die Interaktionen zwischen genetischen und Umwelteffekten einen hohen Anteil der Gesamtvarianz. Man darf deshalb wohl annehmen (LENGER und GATHY deuten ihre Ergebnisse in der gleichen Richtung), daß auch die Interaktionen der Zapfenerträge der 11 Schwarzkiefern zur Jahreswitterung vom gleichen Typ waren. Diese Interaktionen müssen deshalb bei Versuchen zur Bestimmung der Befruchtungsverhältnisse in Wäldern (Nachbarschaftsgröße, Inzuchtgrad usw.) oder Samenplantagen berücksichtigt werden.

MERGEN (1961) fand in Herkunftsversuchen mit *Pinus banksiana* deutliche Unterschiede in der Zahl blühender Jungbäume und Blüten je Baum. Im vorliegenden Versuch stammen 4 der 7 normalen Bäume aus einer Unterpopulation eines norddeutschen Gebiets, in dem die Birken meist in Hecken, an Wegrändern oder auf Kahlfächern (Ödländereien, Kahlschläge usw.) vorkommen. Die restlichen drei stammen aus einer Unterpopulation bei Goslar, wo die Birke in einer stabilen Laubwaldgesellschaft vorkommt. Im erstgenannten Gebiet dürfte frühes und reichliches Blühen, im zweiten vor allem Langlebigkeit einen höheren Selektionswert bedingen.

Vergleicht man die beiden Nachkommenschafts-Gruppen miteinander, so findet man für weibliches Blühen signifikante Unterschiede in der erwarteten Richtung. Aber auch innerhalb der beiden Gruppen gibt es noch signifikante Differenzen zwischen den Nachkommenschaften der einzelnen Bäume. Am Ergebnis eines früheren Versuchs (STERN 1961) konnte wahrscheinlich gemacht werden, daß das Merkmal Blühintensität (eng korreliert mit dem Merkmal „frühes Blühen“, was im vorstehenden nicht gezeigt wurde) in natürlichen Populationen um ein populations-typisches Gleichgewicht streut. Es ist zu erwarten, daß neben den bekannten Standortsfaktoren auch die Konkurrenzverhältnisse, also die Pflanzengesellschaft, in der die Unterpopulation vorkommt, bei der Ausbildung des Gleichgewichts eine Rolle spielt.

Schließlich bleibt noch die Frage zu klären, ob es eine Korrelation zwischen Blüheintritt und Blühintensität einerseits und der Wachstumsleistung der jungen Bäume andererseits gibt. In dem den obigen Ausführungen zugrundeliegenden Material scheint eine generelle Abhängigkeit dieser Art nicht zu bestehen. Es gibt früh und reichlich blühende Bäume oder Nachkommenschaften mit hoher und auch mit geringer Wachstumsleistung. Allgemein aber scheint für die früh blühenden Familien ein rasches Nachlassen des Höhenwachstums typisch zu sein.

Dabei kann es zu ganz ausgeprägten „Sprinter“-Typen kommen, wie beispielsweise bei der Nachkommenschaft aus der Kreuzung der beiden Frühblüher 67 und 69. Diese Nachkommenschaft wurde in einem Versuch mit ausgepflanzt, der außerdem ca. 30 andere Kombinationen verschiedener Sandbirken untereinander enthält. Sie leistete (Mittel der anderen Nachkommenschaften = 100) am Ende des zweiten Lebensjahres 164,5%, nach drei Jahren 136,9%, nach vier 127,2% und nach fünf Jahren 119,2% des Höhenwachstums der anderen Familien und steht auch jetzt noch an der Spitze. Die entsprechenden Werte für die absolute Überlegenheit waren 39,2, 51,1, 57,8 und 54,0 cm. Auch hier ist also ein Nachlassen festzustellen.

Aber es ist eben nicht so, daß alle Frühblüher im Jugendwachstum überlegen sind. Sollten in irgendeiner Population Korrelationen dieser Art gefunden werden, so muß man sie mit Vorsicht aufnehmen. Einmal können sie populationstypisch gerade für diese Population sein und zum anderen können sie bei Auslese verändert, sogar umgekehrt werden, wie die weitere Beobachtung der unter Auslese auf frühes Blühen stehenden Population zeigt, über die früher berichtet wurde (STERN 1961): Dort gibt es jetzt eine deutliche negative Korrelation zwischen fruhem Blühen und dem Wachstum der ersten Jahre.

Abschließend sei bemerkt, daß bei Planung und Auswertung der vorstehenden beschriebenen Versuche eine Reihe von Voraussetzungen gemacht wurden, die für die Interpretation der Ergebnisse von Bedeutung sind. Sie konnten nicht alle im einzelnen diskutiert werden.

Zusammenfassung

An zwei Feldversuchen mit Nachkommenschaften aller Kreuzungskombinationen von vier als Frühblüher ausgewählten Sandbirken sowie Kreuzungen von drei Frühblüher mit sieben in alten Beständen ausgewählten Bäumen der gleichen Art wurde der Ansatz männlicher und weiblicher Blüten in zwei aufeinanderfolgenden Jahren bonitiert.

Es zeigt sich, daß für den Ansatz weiblicher und männlicher Blüten verschiedene Sätze von Genen und / oder Umweltbedingungen maßgebend sind. Die Jahresunterschiede waren hinsichtlich des Ansatzes weiblicher Blüten größer als für den Ansatz männlicher Blüten.

Die Verteilung der männlichen und weiblichen Blüten in und zwischen den Nachkommenschaften macht es wahrscheinlich, daß es sich um ein „Schwellenmerkmal“ (threshold character) handelt. Die der genetischen Merkmalsvariation zugrundeliegende Skala ist der Beobachtung nicht zugänglich; die zu beobachtende Merkmalsvariation kann nur über einem bestimmten Ausschnitt der primären Skala erfaßt werden.

Neben den linearen Komponenten der Merkmalsvariation aus genetischen und Milieuunterschieden gibt es erhebliche Genotyp \times Umwelt Interaktionen, deren Größenordnung die der linearen Komponenten erreichen kann. In natürlichen Populationen scheinen diese Interaktionen vorwiegend vom Typ additiv-genetisch \times Umwelt zu sein. Im Versuch mit Kreuzungen der vier Frühblüher untereinander, in der auch Dominanzvarianz eine Rolle spielt, gibt es auch Dominanz \times Umwelt Interaktionen.

Auch zwischen Unterpopulationen gibt es Unterschiede im Blütenansatz, die wahrscheinlich von den Konkurrenzbedingungen der jeweiligen Pflanzengesellschaft bestimmt werden.

Auf die Bedeutung der Genotyp \times Umweltinteraktionen für die Einschätzung der Paarungsverhältnisse in Beständen und Samenplantagen wird hingewiesen.

Summary

Title of the paper: *The Dependence of the Flowering of Betula verrucosa on Inheritance and Environment.*

The scorings of male and female flowering in two experiments with *Betula verrucosa* were analysed. The first experiment consisted of all possible crosses between four early-flowering trees, and the second experiment of all crosses between three early-flowering and seven normal trees.

Male and female flowering are governed by different sets of genes and / or environments. The differences between the two years included in the experiment were larger for female than for male flowering.

The distribution of male and female flowers within and among families suggests flowering to be a threshold character. The genetic variation on the primary scale cannot be observed, and the variation on the secondary scale can only be observed on a small part of the primary scale.

The component of variance for genotype \times environment interactions can reach the same magnitude as that of the linear effects of genotypes and environments. It seems that in natural populations most of this interaction is of the type additivegenetic \times environment. But there is a considerable component for dominance \times environment in the experiment with crosses between early-flowering trees only, because a larger part of the genetic variation in that experiment was explained by specific combining ability.

There are differences between sub-populations too which appear to result from different conditions of competition for the species in different plant communities.

The role of genotype \times environment interactions in experiments designed to obtain the breeding system of natural populations or that of seed orchards, is discussed.

Résumé

Titre de l'article: *L'influence de l'hérédité et du milieu sur la floraison de Betula verrucosa.*

On a analysé des comptages de fleurs mâles et femelles dans deux expériences sur *Betula verrucosa*. La première concernait tous les croisements possibles entre quatre arbres à floraison précoce et la seconde tous les croisements entre trois arbres à floraison précoce et sept arbres normaux.

La floraison mâle et femelle dépend d'une part des différents groupes de gènes et, d'autre part, du milieu. Les différences constatées entre les deux années pendant lesquelles s'est poursuivie l'expérience sont plus grandes pour les fleurs femelles que pour les fleurs mâles.

La répartition des fleurs mâles et femelles à l'intérieur et entre les familles suggère l'existence d'un seuil dans le caractère de floraison. La variation génétique ne peut être observée au premier niveau et la variation au second niveau ne peut être observée que sur une faible part du premier.

Le composant de la variance pour les interactions génotype \times environnement peut atteindre la même amplitude que celle des effets linéaires des génotypes et de l'environnement. Il semble que dans les populations naturelles, la plus grande partie de cette interaction est du type génétique additif \times environnement. Mais on trouve une valeur

considérable pour le composant dominance \times environnement dans l'expérience portant sur les croisements entre arbres précoce seuls parce qu'une plus grande part de la variation génétique dans cette expérience peut être attribuée à l'aptitude spécifique à la combinaison.

On constate également des différences entre sous-populations qui paraissent résulter de conditions différentes de concurrence pour l'espèce dans diverses associations végétales.

On discute le rôle des interactions génotype \times environnement dans les expériences qui ont pour but de connaître la structure génétique et le type des interfécondations dans les populations naturelles et dans les vergers à graines.

Literatur

- (1) V. DELLINGSHAUSEN, M., und STERN, K.: Über einige besondere Blütenformen der Birke. *Silvae Gen.* 7, 181–188 (1958). — (2) FROLLOWA, G. D.: Fragen der Biologie des Blühens einiger Birkenarten. *Bot. Journ.* 41, 885–889 (1956), russisch. — (3) JOHNSON, H.: Hereditary precocious flowering in *Betula verrucosa* and *B. pubescens*. *Hereditas* 35, 112–114 (1949). — (4) LENGER, A., et GATHY, P.: Étude biométrique de la production en cônes et en graines du pin de Koekelare. Critères de sélection. *Biométrie-Praximétrie* 1960, 45–60. — (5) LERNER, I. M.: The genetic bases of selection. John Wiley, New York 1958. — (6) MERGEN, F.: Natural and induced flowering in young pine trees. *Rec. Adv. in Bot.*, Univ. of Toronto Press, 1961, pp 1671–1674. — (7) STERN, K.: Über den Erfolg einer über drei Generationen geführten Auslese auf frühes Blühen bei *Betula verrucosa*. *Silvae Gen.* 10, 48–51 (1961). — (8) WAREING, P. F.: Problems of juvenility and flowering in trees symposium. *Journ. Linn. Soc. Bot.* 56, 282–289 (1959).

Seasonal Variation in Root and Shoot Formation from Leaf Cuttings of *Populus simonii* var. *fastigiata* Schneid.

By BRUCE E. HAISSIG*

(Received for publication October 30, 1962)

Introduction

Autovegetative regeneration of plants by means of cuttings has been practiced for over 2,000 years (2). When leaf propagules came into use is exceedingly uncertain, although if the vast number of species and varieties propagated by floriculturists and horticulturists in this manner is taken into account, it leads to the assumption that leaves have been used in this mode of asexual plant production for a long period of years.

This form of propagation, using leaves, could be of value to geneticists interested in the improvement of forest trees through the use of clonal material; however, before it can be accepted studies will be required which concern themselves with deciphering the enigmas of root and shoot formation from leaf propagules.

The first portion of this research was designated to test the effect of date of collection (seasonal variation) and indolebutyric acid (IBA) treatment on root formation from *Populus simonii* var. *fastigiata* SCHNEID. leaf cuttings. After this primary step, the second phase was concerned with a study of the effect of constant photoperiod and normal day regime on the survival of and shoot formation from the rooted cuttings. Further, it was desired to relate date of collection with shoot formation.

Review of Literature

Literature concerning the autovegetative propagation of tree species from stem cuttings is available in myriad amounts (see, e.g., 9). Accurate information regarding the use of tree leaf cuttings, however, is almost nonexistent. A summary of some of the more pertinent information concerning root and shoot formation from tree leaf propagules is presented in Table 1. For a fuller understanding of the trials which have been performed with leaf cuttings from numerous plant species the reader is referred to the extensive review by HAGEMANN (12).

Since seasonal variation in root and shoot formation from excised leaves does not appear to have been studied, the papers which deal with this aspect of propagation as it affects the rooting of stem cuttings must be relied upon for background information (5–10, 13, 14, 16, 18–21). These papers provide too voluminous and complex data for presentation here. It should suffice to state that seasonal variation in rooting ability can probably be shown for cuttings from any plant species, if the experiment is properly designed, though it can rarely be explained.

Procedure

Cuttings were collected at two week intervals during the period from June 29, 1961 through September 18, 1961

Table 1. — Pertinent data concerning root and shoot formation from leaf cuttings of tree species.

Species	% Root Formation	% Shoot Formation	Chemical Treatment*)	Author
<i>Acer platanoides</i> L.	0	0	none	12
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	50	0	none	12
<i>Aesculus hippocastanum</i> L.	0	0	none	12
<i>Fagus sylvatica</i> L.	0	0	none	12
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	0	0	none	12
<i>Juglans regia</i> L.	0	0	none	12
<i>Picea abies</i> (L.) KARST.	0	0	none	12
<i>Pinus coulteri</i> DON.	0	0	none	12
<i>Pinus excelsa</i> WALL.	0	0	none	12
<i>Pinus resinosa</i> AIT.	68	0	2-M, 4-CPA	15
<i>Pinus rigida</i> MILL.	0	0	none	12
<i>Populus alba</i> L.	ca. 30	?)	IAA	11
<i>Populus angustifolia</i> JAMES	45	0	none	12
<i>Populus canescens</i> SM.	ca. 30	?)	IAA	11
<i>Populus nigra</i> (hybrid)	26	4	IBA	H**)
<i>Populus tremula</i> L.	ca. 30	?)	IAA	11
<i>Populus trichocarpa</i> Hook	6	6	none	12
<i>Salix fragilis</i> L.	0	0	none	12
<i>Tilia cordata</i> MILL.	ca. 30	?)	IAA	11

*) 2-M, 4-CPA = 2-methyl, 4-chlorophenoxyacetic acid; IAA = indoleacetic acid; IBA = indolebutyric acid.

**) Shoot formation was obtained but no percentages are given.

***) HAISSIG, unpublished.

* Formerly, graduate student, State University of New York College of Forestry, Syracuse, New York. Presently, plant geneticist, U. S. Forest Service, Northern Institute of Forest Genetics, Rhinelander, Wis.