

Versuche über die Selbststerilität bei der Sandbirke

Von K. STERN

(Eingegangen am 2. 11. 1962)

Daß man nach Selbstbestäubung bei der Sandbirke (*Betula verrucosa*) nur ganz geringen Samenansatz erhält, ist seit langem bekannt (SARVAS 1956 u. a.). Es wurde auch schon vermutet, daß die Ursache hierfür Unverträglichkeit von Pollen und Narbengewebe des gleichen Baumes ist, wie man es bei vielen Angiospermen findet. Beim Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung in Schmalenbeck wurden in den letzten Jahren einige weitere Versuche hierzu angestellt, die zwei Ziele hatten:

1. sollte untersucht werden, ob die ausgeprägte Selbststerilität der Art ein ernsthaftes Hindernis für die Herstellung von Inzuchtlinien aus fortgesetzter Selbstung darstellt, und

2. sollte festgestellt werden, wie die Selbststerilität vererbt wird.

Zu diesem Zweck wurden zunächst etwa 80 Bäume aus verschiedenen Herkünften geselbstet. Die Anteile voller Samen variierten in diesem Versuch zwischen 0 und 60%. Spätere Versuche ergaben dann aber, daß die Umweltbedingungen zur Zeit der Kreuzung und während der Tage danach die Fertilität nach Selbstbestäubung erheblich beeinflussen können. Insbesondere das Halten der bestäubten Blüten bei niedriger Temperatur (um 10–12° C.) hatte erhebliche Verbesserung des Samenansatzes zur Folge. (Über andere Möglichkeiten zur Beeinflussung des Samenansatzes nach Selbstung vgl. STRAUB 1957.) Bei Ausföhrung der Selbstbestäubung im Freiland muß man infolgedessen damit rechnen, daß die Ergebnisse nicht allein individuelle Unterschiede zwischen den geprüften Bäumen widerspiegeln, sondern ebenso die wechselnden Umweltverhältnisse. Die in diesem Versuch gefundenen Zahlen sind deshalb nicht vergleichbar.

Immerhin hat dieser Versuch gezeigt, daß es trotz der ausgeprägten Selbststerilität der Art möglich ist, von den meisten (allen?) Bäumen Selbstungsnachkommen in ausreichender Zahl herzustellen, um damit eine planmäßige Inzucht-Heterosis-Züchtung einleiten zu können.

Allerdings sollte man dabei nicht die üblichen Isolierungstechniken verwenden bzw. die Selbstbestäubungen im Freiland ausföhren, weil die Gefahr der Vermischung durch fremdem Pollen doch recht groß ist. Außerdem kann bei Freilandkreuzungen die Witterung so ungünstig sein, daß gar kein oder nur ganz wenig Samen gebildet wird.

Es hat sich aber gezeigt, daß man mit in Hungerkultur gehaltenen Pflöpfingen im Gewächshaus gute Erfolge erzielen kann. Die Pflöpfinge wurden für diesen Zweck im Alter von drei Jahren in Töpfe verpflanzt; im Jahr danach blühten sie meist reichlich. Ab Anfang Februar — ein früheres Datum ist nicht empfehlenswert, weil es dann schwierig ist, die Winterruhe zu unterbrechen — können sie ins Gewächshaus genommen und für Kreuzungen verwendet werden. Man erhält so eine „zeitliche Isolierung“ gegen Fremdpollen und kann bei Verwendung geeigneter Isoliertechniken auch mehrere Pollensorten gleichzeitig im gleichen Gewächshaus verwenden. **Abbildung 1** zeigt das Innere des Gewächshauses, in dem am Schmalenbecker Institut die Birkenkreuzungen ausgeföhrt werden.

Die Pflöpfinge stehen unter Polyäthylenschläuchen, die oben mit dickem Baumwolltuch abgedichtet sind, und über denen eine Wasserzerstäubungsanlage angebracht ist, um nach jeder Kreuzung etwa in der Luft befindliche Pollen niederschlagen zu können. Während des Winters und Fröhjahrs ist es auch möglich, die Temperaturen in diesem Haus relativ niedrig zu halten, um einen besseren Samenansatz zu erzielen. Auf diese Weise wurden in den letzten Jahren mehrere größere Selbstungsnachkommen hergestellt und auf Versuchsflächen ausgepflanzt. Im kommenden Winter werden die ersten S₂-Nachkommenschaften hergestellt und in einer Kreuzungsreihe die ersten 50 S₁-Nachkommen geprüft werden.

Der erfolgreiche Fortgang der Inzucht hängt aber nicht nur von der Möglichkeit ab, genügend Selbstungsnachkommenschaften herzustellen, sondern auch von deren Vitalität und Fertilität (SYRACH-LARSEN 1956 u. a.). Die ersten Versuchsanbauten haben gezeigt, daß der Grad der Inzuchtdepression verschieden ist und in der Regel lebensfähige Nachkommen entstehen. Selbst im extremen Trockenjahr 1959 waren relativ wenige Abgänge zu verzeichnen (ganz im Gegenteil zu den Versuchen mit ingezüchtetem Material bei anderen Baumarten). Auch Sterilität wurde nur vereinzelt beobachtet. Festzustellen bleibt aber noch, wie lang die Zeitabschnitte zwischen den Selbstungsschritten sein werden. Wie SYRACH-LARSEN (1956) bemerkt, darf man sich durch frühen Blüheintritt bei einigen Bäumen oder Nachkommenschaften nicht dazu verführen lassen, unbewußt auf frühes Blühen auszulesen. Wenn man auf Prüfung der Kombinationseignung in jeder Generation verzichtet, dürften vermutlich 10 Jahre zwischen den Selbstungsschritten liegen. Das ergibt erhebliche Zeiträu-



Abb. 1.

me, wenn man mit 4 bis 5 Selbstungsschritten rechnet. Außerdem müssen geeignete Flächen für den Anbau der Selbstungsnachkommenschaften vorhanden sein, die praktisch produktionslos bleiben. Es kann also noch nicht entschieden werden, ob Inzucht-Heterosis-Züchtung bei der Sandbirke durchführbar und erfolgversprechend ist.

Um festzustellen, wie die Selbstunverträglichkeit bei der Sandbirke vererbt wird, wurden zunächst zwei hochgradig selbststerile Bäume (Frühblüher) miteinander gekreuzt und einer der beiden Bäume geselbstet. Aus der Nachkommenschaft der Kreuzung beider Bäume untereinander wurden 20 Individuen zufallsmäßig ausgelesen und durch Pfropfung verklont, aus der Nachkommenschaft nach Selbstung 50 Individuen.

Die 50 nach Selbstung erhaltenen Klone wurden in zwei Jahren als weibliche Eltern mit dem Ausgangsbaum als Pollenelter gekreuzt. Keine der Kombinationen war steril. Im Mittel wurden ca. 70% voller Samen erhalten. Zwischen den Auszählungen der beiden Jahre bestand eine signifikante Korrelation. Um deren Ursache zu prüfen, wurden die gleichen 50 Klone im dritten Jahr — wiederum als weibliche Partner — mit einem fremden Klon gekreuzt. Die aus dieser Kreuzungsreihe erhaltenen Samenprozent waren mit denen der beiden vorhergehenden Jahre nicht korreliert. Die quantitativen Unterschiede im Samenprozent nach Rückkreuzung mit dem Selbstungselter sind demzufolge wohl auf rezessiv-letale Gene o. dgl. zurückzuführen und haben mit den eigentlichen Ursachen der Selbstunverträglichkeit nichts zu tun. Sie waren in keinem Fall so ausgeprägt, daß man danach hätte eine Klassifizierung in sterile und fertile Kreuzungen vornehmen können.

Die 20 verklonten Individuen aus der Kreuzung der beiden selbststerilen Bäume wurden diallel und in beiden Richtungen gekreuzt. Von den 400 möglichen Kombinationen wurden 370 hergestellt (von den restlichen 30 vertrockneten die bestäubten Blütenkätzchen). Das Ergebnis ist in *Tabelle 1* zusammengestellt. Man sieht, daß die Bäume in drei Gruppen aufgeteilt werden können. Das Verhältnis 6 : 4 : 10 der zu den drei Gruppen gehörenden Individuen ist vom 1 : 1 : 1-Verhältnis nicht signifikant unterschieden, das man bei gleicher Häufigkeit der drei Genotypen erwarten dürfte.

Eine einfache Erklärung für die Verhältnisse der *Tabelle 1* liefert die Annahme eines einzigen Locus für Selbstunverträglichkeit. Sie steht im Gegensatz zu den Ergebnissen der Rückkreuzungsreihe. Dort hätte man in der Hälfte aller Fälle sterile Kreuzungen erwarten müssen. Da dies nicht eintrat, müssen auch dort andere Ursachen für die Abweichung von dem erwarteten Spaltungsverhältnis gesucht werden. Möglicherweise kamen vor allem Pollen mit mutiertem S-Allel zur Befruchtung. (Wegen theoretischen Vorstellungen hierzu vgl. LEWIS 1960 u. a., PANDEY 1959, FISHER 1961). Trotz der in beiden Versuchen gefundenen Abweichungen erklärt die Annahme der Steuerung der Selbststerilität durch die Allele eines einzigen Locus die Resultate der Versuche noch am besten. Es wurden jedoch Experimente vorbereitet, die weiteres Beweismaterial liefern sollen. Auch die tetraploide Art *Betula pubescens* wurde in diese Versuche einbezogen. Weitere Ergebnisse können erst in einigen Jahren erwartet werden.

Die Identifizierung mehrerer Allele des S-Locus würde uns in die Lage versetzen, die Genhäufigkeiten an einem „neutralen“, d. h. nicht der natürlichen Auslese durch Klima, Boden, Konkurrenz usw. unterliegenden Locus zu verfolgen und die Effekte der „Zufälligkeiten der Probenahme“ auf die genetische Differenzierung von Unterpopulationen der Art zu studieren. Allerdings wäre es zuvor nötig, experimentelle Verfahren zu entwickeln, die für Reihenuntersuchungen großen Materials geeignet sind. Dies Problem scheint lösbar zu sein (vgl. LUNDQUIST 1961, WATKINS 1925, HAYMAN 1956 u. a.). Außerdem bleibt zu prüfen, ob die Zahl der S-Allele nicht zu groß ist, um die Häufigkeiten einiger über viele Unterpopulationen mit vernünftigem experimentellem Aufwand einschätzen zu können. Soweit aus der Literatur bekannt, kann ihre Zahl sehr groß sein (BATEMAN 1947, FISHER 1947, RAPER *et al.* 1958).

Und schließlich ist zu beachten, daß am S-Locus besondere Verhältnisse hinsichtlich des populationsgenetischen Gleichgewichts bestehen (WRIGHT 1960).

Trotz dieser Schwierigkeiten scheint es aber gerechtfertigt, die Versuche auch in dieser Richtung fortzuführen, da sie einen wesentlichen Beitrag zum Verständnis der genetischen Variation an der Populationsstufe bei unseren Waldbäumen leisten können.

Tab. 1. — Diallel 1962, Kreuzung von 20 Vollgeschwistern aus der Familie Z68 × Z69 untereinander. Prozent voller Samen (je 100 Samen von 5 Kätzchen oder 50 Samen von 5 Kätzchen).

ϕ/σ	1	5	6	11	12	15	2	3	18	20	4	7	8	9	10	13	14	16	17	19
1	0,4	0	0,2	0	0,6	1,2	82,6	91,6	84,8	89,0	79,0	86,6	64,6	90,4	82,8	94,2	75,4	75,4	86,2	75,4
5	1,6	0	0,6	0,4	0	2,8	74,6	97,6	—	—	87,7	60,6	95,8	81,4	90,6	91,2	91,6	88,0	—	—
6	0	1,4	0	0	0	0	28,0	—	56,4	45,6	27,0	80,4	70,6	28,2	38,6	15,8	26,4	61,8	54,6	42,4
11	0,4	0	1,6	0,4	0	3,6	68,4	77,6	91,6	85,6	78,4	84,0	85,6	59,2	53,6	95,6	62,4	62,0	88,8	88,4
12	0	0	0,4	0	0	0	60,8	87,6	42,0	33,2	54,0	50,8	92,8	81,2	83,2	60,0	76,0	57,6	53,2	82,4
15	0	0	0,8	0	0	2,0	87,6	32,4	85,6	92,4	57,2	44,8	48,4	88,8	45,2	79,2	92,8	70,8	35,2	90,4
2	63,2	76,6	52,8	84,6	74,0	83,4	1,0	0,8	0,8	0,4	78,2	60,2	69,0	74,4	73,0	70,0	72,0	58,0	83,8	84,2
3	73,5	—	87,8	—	—	—	0	—	—	—	55,0	—	—	—	74,4	—	—	—	—	—
18	60,4	44,8	50,0	54,0	61,2	46,8	0	0	0,4	2,0	70,0	69,6	67,6	64,4	39,6	—	56,8	10,0	69,2	78,0
20	38,0	23,2	58,4	53,6	5,2	44,8	0,4	1,2	0	0	57,6	—	66,4	49,2	62,0	11,6	41,6	52,0	28,0	75,6
4	64,4	44,2	64,8	—	37,0	52,2	63,0	90,0	65,6	60,2	0	0,4	0,2	0	0	0,4	0,2	0	—	—
7	80,8	87,2	85,0	75,0	79,8	90,2	77,0	66,0	73,4	35,8	0,8	0	2,0	2,6	0,4	3,2	0	0,8	4,2	0,6
8	69,8	78,0	68,0	80,6	48,8	87,6	82,4	32,6	53,6	77,6	0	0,8	0,4	0,8	0	0	0	0	0	0
9	35,2	93,6	77,2	96,8	95,6	97,6	79,2	56,4	92,0	96,8	4,8	1,2	0,8	0	1,6	0,4	1,2	1,2	2,0	3,6
10	18,4	70,8	50,8	48,4	12,4	56,8	53,2	68,0	41,2	61,2	0	0	0,4	0,4	0	0	0	0,4	0	—
13	85,2	45,6	70,8	76,0	76,4	86,8	80,0	86,8	74,4	—	0	0	0	2,8	0,4	0	0	0	0	—
14	91,2	90,0	88,4	86,8	89,6	88,0	88,8	90,4	92,8	89,6	0	2,8	0,4	0,4	2,0	0	0	2,0	0,4	0,8
16	93,6	76,4	90,4	94,8	82,8	94,0	72,0	98,0	94,0	91,6	0	1,2	4,8	0	0,4	0,8	0	0,4	1,2	2,8
17	47,0	49,4	73,8	77,4	18,8	96,2	47,4	81,2	94,2	89,0	0	0,8	0,4	0	0	0	0	0	0,4	0
19	73,2	61,4	64,8	87,2	72,0	90,4	76,4	88,6	85,4	82,2	0	0	0,8	0	0	0	0	0	0	0

Zusammenfassung

1. Trotz der ausgeprägten Selbststerilität der Sandbirke ist es möglich, Selbstungsnachkommenschaften ausreichenden Umfangs von praktisch jedem Ausgangsbaum herzustellen. Hohes Samenprozent wird durch Kreuzung bei niedriger Temperatur erreicht, ausreichende Sicherheit gegen Fremdpolleneinflug durch Kreuzung während des Winters im Gewächshaus. Die Inzuchtdepression war in den hergestellten Selbstungsnachkommenschaften nicht so groß, daß sie die Einleitung einer planmäßigen Inzucht-Heterosis-Züchtung verhindern würde. Der Zwischenraum zwischen zwei aufeinanderfolgenden Selbstungsschritten wird auf 10 Jahre geschätzt. Obgleich damit von dieser Seite her die Aussichten für die Inzucht-Heterosis-Züchtung bei der Sandbirke gut sind, bleibt noch zu klären, ob der Aufwand an Zeit und Versuchsflächen bei Einleitung einer solchen Züchtung durch hohe Erfolgsaussicht gerechtfertigt ist.

2. Ein Kreuzungsversuch deutet darauf hin, daß die Selbstunverträglichkeit bei der Sandbirke durch Allele eines einzigen Locus vererbt wird. Da der Locus für Selbstunverträglichkeit als „neutral“ angesehen wird, bestände damit die Möglichkeit, die Effekte der Zufälligkeiten der Probenahme auf die Differenzierung von Unterpopulationen zu studieren. Auf die Notwendigkeit weiterer Vorarbeiten und die dabei zu erwartenden Schwierigkeiten wird hingewiesen.

Summary

Title of the paper: *Experiments on self-sterility in Betula verrucosa*.

1. In spite of pronounced self-incompatibility in *Betula verrucosa* it was possible to produce sufficient progenies after selfing from almost every tree. The number of full seeds was higher when the crosses were made in a cool environment. Contamination can be avoided by making crosses during the winter in a greenhouse. Inbreeding depression is apparently not very severe in many progenies after selfing, and does not prevent the start of an inbreeding-heterosis program in *B. verrucosa*. The interval between two steps of selfing is estimated at about ten years. But the question still remains — whether or not the time and experimental areas needed for such a program are justified by an expectation of quick progress in selection.

2. A diallel cross revealed that self-incompatibility in *Betula verrucosa* is inherited at a single locus. This locus is expected to be "neutral" and it provides opportunity for further experiments on the effects of accidents of sampling on the differentiation of birch populations. But there are some difficulties and more experiments are required.

Résumé

Titre de l'article: *Expériences sur l'auto-stérilité de Betula verrucosa*.

1. En dépit de l'auto-incompatibilité prononcée de *Betula verrucosa*, nous avons pu obtenir de presque tous les arbres sur lesquels nous avons procédé à des autofécondations, un nombre suffisant de descendance autofécondées. Le nombre de graines pleines est élevé lorsque des croisements sont faits dans un milieu froid. On peut éviter la contamination si ces croisements sont réalisés au cours de l'hiver en serre. Chez de nombreuses descendance, l'autofécondation ne paraît pas réduire beaucoup la vigueur et elle ne gênera pas la mise en route d'un programme d'autofécondation suivi d'hétérosis chez *Betula verrucosa*. L'intervalle entre deux étapes d'autofécondation est estimé à environ 10 ans. Mais il reste à savoir si le laps de temps et les surfaces d'expérience nécessitées par un tel programme sont justifiés par l'espérance d'un progrès rapide dans la sélection.

2. Par le moyen d'un croisement diallele, on a montré que l'auto-incompatibilité est dépendante d'un seul locus chez *B. verrucosa*. Ce locus est probablement du type «neutre» et ce fait permet d'envisager de nouvelles expériences sur les effets des déviations accidentelles de répartition des gènes dans une population de bouleaux. Mais cela présente certaines difficultés et des expériences supplémentaires sont nécessaires.

Literatur

- (1) BATEMAN, A. J.: Number of S-Alleles in a population. *Nature* 160, 337 (1947).
- (2) FISHER, R. A.: Number of Self-sterility alleles. *Nature* 160, 797 (1947).
- (3) FISHER, R. A.: A model for the generation of self-sterility alleles. *J. theor. Biol.* 1, 411—414 (1961).
- (4) HAYMAN, D. L.: The genetical control of incompatibility in *Phalaris coerulea* Desf. *Austr. Journ. Biol. Sci.* 9, 321—331 (1956).
- (5) LEWIS, D.: Structure of the incompatibility gene. III. Types of spontaneous and induced mutations. *Heredity* 5, 399—414 (1951).
- (6) LUNDQUIST, A.: A rapid method for the analysis of incompatibilities in grasses. *Hereditas* 47, 705—707 (1961).
- (7) PANDEY, K. K.: Mutations of the self-incompatibility gene (S) and pseudocompatibility in angiosperms. *Lloydia* 22, 222—234 (1959).
- (8) RAPER, J. R., KRONGELB, G. S., and BAXTER, M. G.: The number and distribution of incompatibility factors in *Schizophyllum*. *Amer. Nat.* 92, 221—232 (1958).
- (9) SARVAS, R.: Investigations into the dispersal of birch pollen with a particular view to the isolation of seed source plantations. *Comm. Inst. For. Fenniae* 46 (1956).
- (10) STRAUB, J.: Das Überwinden der Selbststerilität. *Ztschr. f. Botanik* 1957, 98—110.
- (11) SYRACH-LARSEN, C.: Genetics in silviculture. Oliver and Boyd, Edinburgh and London, 1956.
- (12) WATKINS, A. E.: Genetical and Cytological studies in wheat. *Journ. Gen.* 15, 323—366 (1925).
- (13) WRIGHT, S.: On the number of self-incompatibility alleles maintained in equilibrium by a given mutation rate in a population of given size: A re-examination. *Biometrics* 16, 61—85 (1960).