

Leiria-Rasse. Um Unterschiede bei den Spiral-Fasern ermitteln zu können, sind mehr Untersuchungen erforderlich.

Die Resultate bei den 15 untersuchten Bäumen der Leiria-Rasse brachten Hinweise für den Schwankungsumfang bei Holzeigenschaften.

Es wurde geschlossen, daß die Leiria-Rasse einen hohen Dichtegrad, eine gute Faserlänge, große Festigkeit und eine recht gute Form besitzt, daß sie also eine Rasse mit guten Möglichkeiten für die Forstpflanzenzüchtung darstellt.

Die unerlässliche Notwendigkeit einer sorgfältigen Probenahme für solche Holzstudien wurde betont.

### Literature

BISSET, I. J. W., DADSWELL, H. E., and WARDROP, A. B.: Factors influencing tracheid length in conifer stems. Austral. For. 15, 17–30 (1931). — BROWN, A. G.: The extraction of large wood samples from living trees. J. Forestry 56, 764 (1958). — CHALK, L.: Wood anatomy. Advancement of Science 18 (75), 460–466 (1961). — DADSWELL, H. E., and NICHOLLS, J. W. P.: Assessment of wood qualities for tree breeding. I. In *Pinus elliottii* var. *elliottii* from Queensland. Div.

Forest Prod., Tech. Paper No. 4, C. S. I. R. O., Australia, 1959. — HOPKINS, E. R.: Variation in the growth rate and quality of *Pinus pinaster* Ait. in Western Australia. Bull. No. 67, 1960, Forests Dept., Western Australia. — NICHOLLS, J. W. P., and DADSWELL, H. E.: Assessment of wood qualities for tree breeding in *Pinus radiata* D. Don from the Australian Capital Territory. Div. Forest Prod., Project WS 18-2. Progress Rept. No. 1, C. S. I. R. O., Australia, 1960. — NICHOLLS, J. W. P., and DADSWELL, H. E.: Assessment of wood qualities for tree breeding in *Pinus pinaster* Arr. from South Australia. Div. Forest Prod., Project WB 122-2. Progress Rept. No. 1, C. S. I. R. O., Australia, 1961 a. — NICHOLLS, J. W. P., and DADSWELL, H. E.: Assessment of wood qualities for tree breeding in *Pinus radiata* D. Don from South Australia. Div. Forest Prod., Project WS 18-2, Progress Rept. No. 4, C. S. I. R. O., Australia, 1961 b. — NICHOLLS, J. W. P., and DADSWELL, H. E.: Tracheid length in *Pinus radiata* D. Don. Div. Forest Prod., Tech. Paper No. 24, C. S. I. R. O., Australia, 1962. — NORTHCOTT, P. L.: Is spiral grain the normal growth pattern? Forestry Chronicle 33, 335–352 (1957). — PRYOR, L. D., CHATTAWAY, M. M., and KLOOT, N. H.: The inheritance of wood and bark characters in *Eucalyptus*. Austral. J. Bot. 4, 216–239 (1956). — RICHARDSON, S. D.: A biological basis for sampling in studies of wood properties. TAPPI 44 (3), 170–173 (1961). — RYCROFT, H. B., and WICHT, C. L.: Field trials of geographical races of *Pinus pinaster* in South Africa. Paper Fifth Brit. Emp. For. Conf., Gt. Brit., 1947. — SCOTT, C. W.: A summary of information on *Pinus pinaster*. Forestry Abstr. 23 (1), I–VIII; 23 (2), IX–XVIII.

## Untersuchungen zum ökologischen und genetischen Birkenproblemi<sup>1)</sup>

Von HERMANN DIETERICH

(Eingegangen am 18. 1. 1963)

### 1 Einleitung

In den letzten Jahren wurden bei einigen Baumarten systematische Züchtungsarbeiten eingeleitet. Dazu müssen jedoch die nötigen praktischen und theoretischen Voraussetzungen vorhanden sein, und v. a. muß eine begründete Vorstellung über das genetische Verhalten des Züchtungsmaterials existieren. Die Baumrassenforschung macht daher heute einen wesentlichen Schritt auf dem Wege zu einer planmäßigen Züchtungsarbeit mit Forstpflanzen aus (STERN 1958, S. 2). Es soll im Folgenden der Versuch gemacht werden, einiges zur Klärung der Fragen beizutragen, die uns von der Gattung *Betula* zu diesem Thema gestellt werden.

Im untersuchten Gebiet, dem Küstenraum der Nordsee (Jütland, Schleswig-Holstein, nördl. Niedersachsen und die Niederlande), kommen folgende 4 Arten dieser Gattung urwüchsig vor: die beiden Baumbirken *Betula pendula* Roth (Sand-, Warzen- oder Hängebirke) und *B. pubescens* Ehrh. (Moorbirke), die Strauchbirke *Betula humilis* Schrk. und schließlich an wenigen Reliktstandorten die Zwergbirke *Betula nana*. Als forstlich wichtige Arten sollen hier nur die beiden Baumbirken untersucht werden.

Die Birke erweist sich für eine Reihe von Aufgaben (Windschutz, Straßenpflanzungen) von besonderer Bedeutung und ist aus der modernen Forstwirtschaft als Schirm- und Mischholzart nicht mehr wegzudenken. Um so mehr mußte es unbefriedigend sein, nur auf relativ schlechte durchschnittliche Qualität innerhalb der autochthonen Bestände zurückgreifen zu können.

Die Birken sind seit langem als Formenkreis mit großer morphologischer Variationsbreite bekannt. So schreibt REGEN (1865): „Die Gattung *Betula* gehört in die Reihe jener schwierigen Gattungen, welche den Monographen fast zur Verzweiflung bringt, d. h. zu der Verzweiflung an der

Möglichkeit, hier dauernd Ordnung zu schaffen.“ Seither ist die Literatur über dieses Problem stark angewachsen und es sind die verschiedensten Ansichten über Art und Entstehung der Formenmannigfaltigkeit geäußert worden. Hier soll versucht werden, Klarheit über die möglichen Ursachen dieser Vielfalt zu erhalten und v. a. zu prüfen, ob und in welchem Umfang eine spontane Kreuzung bei der Arten dabei eine Rolle spielt.

Zur Nomenklatur sei kurz bemerkt: LINNAEUS (1753) faßt beide Arten als eine Species (*Betula alba*) auf. Diese wurde von EHRHART (1791) aufgeteilt in *B. pubescens* EHRH. und *B. verrucosa* EHRH. Zuvor hatte aber RÖTTL (1788) eine *Betula pendula* ROTL beschrieben, die sich als identisch mit der später aufgestellten *B. verrucosa* EHRHARTS erwies, so daß *Betula pendula* ROTL nach den Nomenklaturregeln als der gültige Name anzusehen ist (vgl. auch MANSFELD 1940, S. 70).

### 2 Verbreitungsgeschichte

#### 21 Nacheiszeitliche Verbreitungsgeschichte

Die Verfolgung der nacheiszeitlichen Verbreitungsgeschichte unserer beiden Arten stößt zunächst auf eine methodische Schwierigkeit. An Hand fossiler Pollenablagerungen ist eine Unterscheidung weder morphologisch noch größtenstatistisch mit Sicherheit möglich (FIRBAS, F. u. I. 1935), da die Pollen durch äußere Einflüsse und bei der Aufbereitung des Materials verändert werden können. Nur in Einzelfällen wird es möglich sein, Unterscheidungen mit einem großen Grad von Sicherheit vorzunehmen (FIRBAS, 1949, S. 114). Absolut verlässliche Artbestimmungen setzen Funde von Großresten (Früchte, Fruchtschuppen, Blätter) voraus.

Über die Rückzugsgebiete der Baumbirken während der letzten Eiszeit ist wenig bekannt. FIRBAS (1949, S. 116) nimmt aber zumindest für *Betula pubescens* auf Grund ihrer geringen Wärmeansprüche die Möglichkeit einer eiszeitlichen Überdauerung nördlich der Alpen an. Bei dem

\* Dissertation der Philosophischen Fakultät der Universität Kiel.

sehr raschen Ausbreitungsvermögen der Birke ist es allerdings fraglich, ob die Lage der Rückzugsgebiete irgend eine Rolle für die spätere Besiedlung gespielt hat.

Zu einer ersten kräftigen Ausbreitung von Baumbirken muß es in Nordwestdeutschland schon während des Bölling-Interstadials gekommen sein, also noch vor der allerödzeitlichen Kiefernausbreitung. SCHÜTRUMPF (1935, 1936, 1943) hat für diese Zeit beide Baumbirken in Holstein nachweisen können. Die Birken haben in unserem Gebiet die Wiederbewaldung eingeleitet, mit lichten, subarktischen Wäldern, wie wir sie heute etwa in Lappland antreffen.

Während des Alleröd-Interstadials wurde die Birke durch die Konkurrenz der sich kräftig nach Norden und Nordwesten ausbreitenden Kiefer (*Pinus silvestris L.*) wieder zurückgedrängt, konnte sich aber, vor allem im nordwestdeutschen Küstengebiet, weiterhin neben der Kiefer halten. Für diesen Abschnitt gibt FIRBAS (1949, S. 118) in einer Pollenniederschlagskarte im Küstenbereich Pollenwerte von über 40% an. Eine völlige Verdrängung der Birke aus Nordwestdeutschland während der jüngeren Tundrenzeit ist sehr unwahrscheinlich.

In der Vorwärmzeit folgte eine gewaltige Massenausbreitung, die zu einer absoluten Birkenherrschaft führte. Dabei stiegen die Birkenpollenwerte häufig auf über 80% an. Je weiter wir nach Westen und Nordwesten gehen, d. h. je näher wir der Nordsee und damit „atlantischem“ Gebiet kommen, desto höher werden die Birkenanteile. Dies gilt auch für die folgenden Zeiten (FIRBAS 1949, S. 120). Der starke vorwärmzeitliche Birkenanstieg wurde wohl durch eine klimatische Förderung dieser Holzart bedingt.

In der frühen Wärmezeit aber beginnt die Birke ihren Rückzug. Bedingt durch das günstigere Klima beginnen sich andere Holzarten (*Corylus*, später *Quercus* und *Ulmus*) mächtig auszubreiten und der Birke Konkurrenz zu machen. Diese wurde dabei immer mehr auf ärmerle Standorte abgedrängt, wo sie sich auf Grund ihrer weiten ökologischen Spanne zu halten vermochte. Im nordwestdeutschen Flachland behielt die Birke während der frühen Wärmezeit weiterhin einen großen Anteil, im Alpenvorland und in den Mittelgebirgen dagegen entstanden größere birkenarme Inseln, die in der späten Wärmezeit und der älteren Nachwärmzeit zu einer großen Zone zusammenflossen. Das Flachland war immer verhältnismäßig birkenreich, da dort großflächig geeignete Standorte vorhanden waren. Die Birke hat sich einerseits an den Rändern der ausgedehnten Moore einen festen Platz behauptet, andererseits war sie Hauptholzart in den Birkenbruchwäldern. Sehr wahrscheinlich haben sich auch auf den trockeneren Böden der Geest Eichen-Birkenwälder weiter ausgebretet, wie dies von OVERBECK & SCHMITZ (1931, S. 144) und einer Reihe anderer Autoren angenommen wird.

Im Verlauf der jüngeren Nachwärmzeit, also in den letzten zwei Jahrtausenden, erfährt die Birke wiederum eine Förderung, diesmal jedoch zweifellos durch die Tätigkeit des wirtschaftenden Menschen bedingt. Schon zu neolithischer Zeit fand eine lokale Ausbreitung der Birke als Pionierholzart auf Brandrodungsflächen statt, wie in Dänemark nachgewiesen werden konnte (IVERSEN 1941).

Erst in den letzten Jahrhunderten verschwanden mit der zunehmenden Rodungstätigkeit des Menschen die Wälder aus großen Gebieten fast völlig und damit auch die Birke. Als die noch verbliebenen Wälder schließlich gar in Monokultur bewirtschaftet wurden, betrachtete man die Birke vielfach als unerwünschte Holzart und hielt sie systematisch nieder.

## 22 Heutiges Verbreitungsgebiet

Aus diesem Grunde ist die Birke heute in manchen Gebieten sehr selten geworden, in denen sie jedoch von Natur aus reichlicher vorkommen würde. Dies gilt z. B. auch für die westschleswigsche Geest, denn daß hier der Wald aus klimatischen Gründen weitgehend fehlt, wie dies EMEIS (1950, S. 32) annimmt, ist unwahrscheinlich. In früheren Zeiten mit vergleichbar hoher Ozeanität war dort Wald vorhanden und auf Grund ihres heutigen Gesamtareals müssen wir annehmen, daß die Birke hier nicht fehlen würde, wenn der Mensch nicht so tiefgreifend auf die Landschaft eingewirkt hätte. Die Birke war stets im ozeanischen Küstenbereich der Nordsee besonders häufig (FIRBAS 1949). *Betula pubescens* kommt heute nördlich bis Island vor, in Skandinavien reicht sie bis Narvik und in die südliche Tuloma-Lappmark (HERMANN 1956, S. 304). *Betula pendula* reicht auf den britischen Inseln bis Schottland und auf die Orkney-Inseln und ebenso nach Irland, erreicht allerdings die Shetland-Inseln nicht mehr. In Skandinavien reicht sie nördlich bis zum Suasa-See (64°10'), Torne- und Inari-Lappmark, pomorisch Karelien und vereinzelt bis Süd-Varanger (69°12') (HERMANN 1956, CLAPHAM, TUTIN & WARBURG 1952). Andererseits dringt diese Art aber weit in die Steppengebiete Südosteuropas vor (SCHMUCKER 1942) und hat ihr Optimum heute im etwas kontinentalerem Bereich. Trotzdem zeigt ihr früheres und heutiges Vordringen in den atlantischen Raum, daß sie auch im atlantisch geprägten schleswigschen Geestgebiet als heimisch angesehen werden muß.

## 3 Untersuchungsmaterial

Das gesammelte Material sollte in erster Linie zwei Bedingungen erfüllen:

1. sollte es einen repräsentativen Querschnitt der im Untersuchungsgebiet vorhandenen Birkenpopulationen geben und
2. sollten möglichst alle ökologischen Bereiche, die die Birke zu besiedeln vermag, berücksichtigt werden.

Dabei bereitete die Erfüllung der ersten Forderung erhebliche Schwierigkeiten. Wie schon erwähnt, fehlen heute größere Birkenbestände auf weiten Strecken, als Folge der Wirtschaftsweise der modernen Forstwirtschaft. Die ärmeren Standorte des Eichen-Birken-Waldbereiches fielen fast ausnahmslos dem Nadelholzanbau zum Opfer und ebenso wurden die Moorstandorte im Zuge der fortschreitenden Kultivierungsmaßnahmen immer mehr eingeschränkt.

Die Verteilung der untersuchten Populationen über das Untersuchungsgebiet ist daher nicht so gleichmäßig, wie es vielleicht wünschenswert wäre. Wir glauben aber, dem Durchschnitt der vorhandenen Populationen durch die getroffene Auswahl trotzdem nahegekommen zu sein.

Die ökologischen Bereiche, d. h. die Waldgesellschaften, denen die untersuchten Populationen angehören, sollen hier kurz zusammengestellt und gleichzeitig soll auf besondere Einzelheiten der Populationen hingewiesen werden. (Zur Lage der Lokalitäten vgl. Abb. 1.)

### 1. Havnö (Nordjütland, Nordufer des Mariagerfjords):

Die Population Havnö gehört dem feuchten Traubeneichen-(Birken-)Wald (im Sinne TÜXENS 1937) an. Der ursprüngliche Stauwassereinfluß, der zur Ausbildung eines AG-Profiles geführt hat, ist vor einigen Jahren durch Drainage stark gemindert worden, ohne daß sich jedoch schon deutliche Veränderungen im Bodenprofil und der Vegetation bemerkbar machen. Die Population setzt sich in ihrem Hauptteil aus spontaner, etwa 55jähriger Moorbirke zusammen. Nördlich daran anschließend liegt ein kleinerer, 1928 gepflanzter Bestand mit etwa 15% Sandbirke eingestreut.



Abb. 1. — Lage der untersuchten Populationen.

2. Langsøgaard (Nordjütland, Halbinsel Djursland, n. ö. von Aarshus):

Die Population gehört zum Eichen-Birken-Wald. Das ganze Gebiet war früher lange Zeit verheidet und trägt heute zumeist Kiefernforst oder lockere Birkenbestände. Der arme Sandboden zeigt ein ausgeprägtes Podsolprofil. Die hier untersuchte Population wurde 1942 gepflanzt. Einige alte Sandbirken der unmittelbaren Umgebung lieferten das Saatgut für diese Pflanzen, so daß ein reiner Bestand von *B. pendula* vorliegt.

3. Steinholz (Schl.-Holst., F. A. Schleswig, Kreis Schleswig):

Der Standort dieser Population ist nicht einheitlich. Der Boden, ein Gleypodsol, hat eine starke Rohhumusaufklage, die in den Muldenlagen in Torf übergeht. Entsprechend finden wir einen Übergang vom feuchten Eichen-Birken-Wald zum Birkenbruch. Diese Gesellschaften sind heute allerdings weitgehend durch Forstgesellschaften ersetzt, in denen die Birke einzeln oder in größeren Gruppen vorkommt. Dabei dominiert die Moorbirke mit einem Anteil von rund 80%.

4. Kaltenhofer Moor (Schl.-Holst., Kreis Eckernförde):

Dieses kleine, in seinem zentralen Teil noch recht urtümliche Moor wird rings von einem ± geschlossenen Birkenbruchwald (Hochmoorwald) umgeben, der sich nach dem Moor hin mehr und mehr auflichtet, um schließlich ganz den reinen Hochmoorgesellschaften zu weichen. Einzelne Sandbirken finden sich über die gesamte, sonst vom Moorbirken gebildete Population verstreut.

5. Salzau (Schl.-Holst., Kreis Plön, Nordufer des Selenter Sees):

Hier liegt eine spontane, absolut reine Sandbirkenpopulation vor, obgleich sie nach Boden und Vegetation zum Birkenbruch (*Betuleum pubescens*) zu rechnen ist. Der ganze Bestand ist dicht mit 10jähriger Fichte unterbaut.

6. Rastorf (Schl.-Holst., Kreis Plön, nördl. von Preetz):

Diese Population ist dem Erlenbruchwald in der Subassoziation von *Betula pubescens* zuzurechnen. Sie stockt auf einer kleinen abflusslosen Mulde im Moränengebiet Ostholsteins. Der herrschenden Moorbirke sind etwa 10% Sandbirke und einige Erlen beigemischt.

7. Övelgönne (Schl.-Holst., Kreis Oldenburg):

Im Bereich des jungdiluvialen Moränengebietes Ostholsteins gelegen, gehört diese Population dem feuchten Buchenmischwald (*Querceto-Carpinetum elymetosum* Tx. 37) an. Die Birke steht gruppenweise im Bestand und wurde z. T. beim Schlag als Schirm belassen. Es handelt sich vorwiegend um *B. pendula*, doch finden sich auch etwa 10% Moorbirken.

8. Heidmoor (Schl.-Holst., Kreis Segeberg):

Hier haben wir eine mehr kontinental geprägte Form des Birkenbruches oder besser Hochmoorwaldes vor uns. Diese weiter im Osten häufige Gesellschaft dringt nur fragmentarisch mit wenigen Ausläufern in unser Gebiet vor und trägt in ihrer typischen Ausbildung einen Birken-Kiefern-Wald mit *Ledum palustre* und *Vaccinium uliginosum*. In unserem Falle fehlt zwar die Kiefer, aber die übrige Vegetation entspricht ganz dem Typus (vgl. auch BUCHWALD 1951a, S. 16 ff.). Den Hauptteil nimmt hier die Moorbirke ein und nur gelegentlich sind einige Sandbirken mit eingeschüttet, namentlich im jungen Anflug.

9. Boostedt (Schl.-Holst., Kreis Segeberg, F. A. Neumünster):

Die Population Boostedt liegt im Bereich des feuchten Traubeneichen-(Birken-)Waldes. Sie reicht z. T. in eine moorige Mulde hinein, die schon dem Erlenbruch zuzurechnen ist. Die wenigen Birken bilden eine kleine Gruppe innerhalb eines Fichtenforstes, und zwar kommt nur die Moorbirke vor. Eine Ausnahme bildet die von KLAHN (1950) beschriebene triplioide Birke, auf die weiter unten noch näher eingegangen werden soll.

10. Luhnstedt (Schl.-Holst., Kreis Rendsburg, F. A. Barlohe):

Diese Population liegt im Traubeneichen-(Birken-)Waldgebiet der hohen Geest. Eine im Kriege durch Bombenabwurf entstandene Kahlfläche wurde hier von alten Birkenüberhältern neu angesetzt und bildet heute einen dichten Bestand mit einem Anteil von etwa 75% Sandbirke und 25% Moorbirke.

11. Mölln (Schl.-Holst., Kreis Hzgt. Lauenburg, Stadtforst):

Die Population ist spontan auf dem durch den Bau des Elbe-Trave-Kanals stark gestörten Gelände südlich der Stadt Mölln entstanden, einem Gebiet, das normalerweise Buchenmischwald tragen würde. Die Bodenentwicklung ist noch nicht abgeschlossen, so daß wir kein einheitliches Profil vorfinden. Die tiefer gelegenen Teile des Bestandes haben Bruchwaldcharakter. Die beiden Birkenarten *B. pendula* und *B. pubescens* bilden hier einen Mischbestand annähernd im Verhältnis 1:1. Aus dieser Population stammt die weiter unten erwähnte autotriplioide Sandbirke (Z 103). Weitere triploide Pflanzen konnten in diesem Bestande nicht gefunden werden.

12. Gartow (Nied.sachs., Kreis Lüchow-Dannenberg, Gräfl. von Bernstorffsches Forstamt):

Das im Wendland gelegene Gräfl. von Bernstorffsche Forstamt Gartow gehört mit seinen sehr armen Talsanden zum Verbreitungsgebiet natürlicher Kiefernwälder. Im westlichen und südwestlichen Teil gehören größere Flächen dem armen Eichen-Birken-Wald an. Drei kleinere Bestände wurden aus diesem Bereich untersucht. Der erste, auf einem Gleypodsol stockend, enthält außer Kiefer und Erle nur die Moorbirke, der zweite dagegen reine Sandbirke, während im dritten Bestand beide Arten vorkommen, die Sandbirke jedoch nur mit einem Anteil von 15%. Die beiden letzten Bestände stocken auf Podsol und sind mit Douglasie unterbaut.

13. Danndorf (Nied.sachs., Kreis Wolfsburg, F. A. Danndorf):

Dies ist in ihrer Ausdehnung die weitaus größte aller untersuchten Populationen. Sie liegt in der Försterei „zum Giebel“ die einen Teil des großen Niederungsgebietes des Drömling bildet. BUCHWALD (1951 b) hat das Revier boden- und vegetationskundlich bearbeitet und (S. 9 ff.) zur heutigen Verbreitung der Birke in diesem Gebiet Stellung genommen. Das ganze Gebiet gehört verschiedenen Ausbildungen des Birken- und Erlenbruches an (vgl. BUCHWALD I. c.). Im ganzen Revier kommt fast ausschließlich die Moorbirke vor. Nur im äußersten nördl. Teil sind einzelne Sandbirken mit eingestreut.

14. Wöltingerode (Nied.sachs., Kreis Goslar, Klosterforst):

Die Population Wöltingerode liegt am südlichen Rand des Untersuchungsgebietes und leitet schon in den Mittelgebirgsbereich über, was entsprechend auch für die folgende Population gilt. Auf lößüberdecktem Quarzboden des Harliberges stockend gehört der Bestand zum Hainsimsen-Eichen-Hainbuchenwald. Mehrere Gruppen reiner *B. pendula* sind hier in den Laubmischwald eingestreut.

15. Radauer Holz (Nied.sachs., Kreis Goslar):

Diese Population liegt im Tal der Radau und ist dem Eschen-Ulmen-Auwald zuzurechnen. Neben Eiche und Esche bildet die Birke hier einen größeren geschlossenen Komplex. Es kommen beide Arten vor, die Sandbirke mit einem Anteil von etwa 40%.

16. Stedorf (Nied.sachs., Kreis Verden/Aller):

Im Bereich des Eichen-Birken-Waldes gelegen, deckt sich diese Population im wesentlichen mit den von BUCHWALD (1951 a) aus

dem angrenzenden Revier Diensthoop beschriebenen Forstgesellschaften, namentlich mit dem Steinlabkraut-Stieleichen-Birkenwald. Der Anteil der Sandbirke beträgt hier etwa 25%.

17. Neuenburg (Nied.sachs., Kreis Wilhelmshaven):

Zum Erlenbruchwald ist diese Population zu stellen, die nur vereinzelte Sandbirken enthält und im übrigen von der Moorbirke beherrscht wird.

18. Ahlhorn (Nied.sachs., Kreis Vechta, F. A. Ahlhorn):

Dieser spontane, etwa 80jährige Bestand liegt im Bereich des Eichen-Birken-Waldes, bzw. entsprechender Forstgesellschaften. Auch hier finden wir wieder beide Arten gemeinsam (Sandbirke 40%) im Verein mit Kiefer und Eiche.

19. Warendorf (Westfalen, Kreis Warendorf):

Ebenfalls im Eichen-Birken-Waldgebiet liegt diese reine Moorbirken-Population, die auf einem AG-Profil stockt.

20. Klausheide (Nied.sachs., Kreis Lingen, F. A. Lingen):

Die Population Klausheide stockt zum größten Teil auf Moor, das aber meist bis zum Mineralboden — extrem armen Sanden — abgetorft ist. Dementsprechend haben wir Übergänge vom Birkenbruch (Hochmoorwald) zum Eichen-Birken-Wald. Die Sandbirke nimmt mit etwa 60% einen erstaunlich hohen Anteil gegenüber der Moorbirke ein.

21. Warnsveld (Niederlande, Prov. Gelderland):

Diese niederländische Population schließlich ist dem Erlenbruchwald zuzuordnen und weist wiederum beide Arten auf, die Sandbirke jedoch nur mit 25%.

In dieser Auswahl, die in Stichproben einen bestimmten Raum erfaßt, deutet sich bereits die Vielfältigkeit der Standorte an, auf denen die Birke vorkommt, und die ein Hinweis dafür ist, mit welch standortsvaguen Holzarten wir es hier zu tun haben. Angefangen bei den oligotrophen Hochmoorstandorten und den nassen Bruchwäldern finden wir die Birke in einer Reihe von Waldgesellschaften, die einerseits bis zu extrem armen und trockenen Sandstandorten im Eichen-Birken-Waldbereich reicht, zum anderen aber auch nährstoffreiche Standorte des Buchenbereiches oder gar der Auenwälder mit einschließt.

Aus den genannten 21 Populationen wurde von insgesamt 332 Bäumen Material für die näheren morphologischen und cytologischen Untersuchungen gesammelt. Dabei lag der Schwerpunkt auf den Populationen Danndorf, Salzau und Mölln als je einem Vertreter einer reinen Moorbirken- bzw. Sandbirkenpopulation und einem Mischbestand.

#### 4 Ökologische Probleme

Der Schwerpunkt der Verbreitung liegt für *Betula pubescens* in den feuchteren Bereichen, namentlich den Bruchwaldgesellschaften, für *Betula pendula* dagegen auf den trockeneren und leichteren Böden, vor allem im Eichen-Birken-Waldbereich, ohne daß es sich mit Sicherheit sagen läßt, welche Faktoren diese Verteilung im einzelnen bedingen. Die Untersuchung des Einflusses der edaphischen und klimatischen Standortsfaktoren wird durch das Zurückdrängen der Birke durch den Menschen erheblich erschwert. Die Langlebigkeit der Bäume verbietet außerdem eingehende experimentelle Forschungen zu diesem Fragenkomplex, und wir vermissen daher spezielle Untersuchungen mit genauen Angaben in der Literatur. Die wenigen Hinweise, z. B. bei KIRCHNER, LOEW & SCHRÖTER (1911) und RUBNER (1953) beziehen sich fast ausschließlich auf Erfahrungstatsachen aus dem Bereich der Forstwirtschaft.

Eine wichtige Tatsache scheint uns bei den bisherigen Überlegungen zu diesem Fragenkreis wenig berücksichtigt: entscheidend für die jeweilige Verteilung der beiden Arten in den einzelnen Beständen ist die Zufälligkeit der Besiedlung des betreffenden Standortes. Diese hängt davon

ab, welche Bäume aus der Umgebung als Samenlieferanten in Frage kommen. Da das Flugvermögen der Birken samen sehr groß ist, kann das Einzugsgebiet je nach Geländeform, Bewaldungsdichte und Windverhältnissen recht umfangreich sein. In unserem Gebiet werden daher häufig beide Arten an einer Besiedlung beteiligt sein.

NATHO (1959, S. 239) vertritt die Ansicht, daß die Arten in ihren ökologischen Ansprüchen scharf gegeneinander abgegrenzt sind. Diese Grenzen werden nach seiner Meinung nur dadurch verwischt, daß der bei der Hybridisierung entstehende Hybridschwarm sich auch ökologisch intermediär verhält. RUBNER (1953, S. 428) nennt dagegen beide Birkenarten als klima- und bodenvage Holzarten, wobei er *B. pubescens* für die anspruchslosere von beiden hält. Die Unempfindlichkeit, namentlich der Moorbirke, gegen Spätfröste hebt er besonders hervor. KLAEHN & RUNDQUIST (1952) geben hinsichtlich der Feuchtigkeitsansprüche an den Standort folgende Einteilung für beide Arten an: *Betula pendula*: trocken bis frisch; *Betula pubescens*: trocken, frisch, feucht und nass. HEISKANEN (1958) untersuchte eingehend den Einfluß verschiedener Standorte auf mehrere Qualitätseigenschaften beider Arten. Er fand dabei, daß in den von ihm untersuchten Gebieten Finnlands die Sandbirke der Moorbirke sowohl auf trockenen als auch auf feuchten Standorten überlegen ist, was z. B. Stammdurchmesser und Länge des astfreien Stammteiles betrifft. Gleichzeitig stellt er ganz allgemein — unabhängig von der Artzugehörigkeit — eine Überlegenheit der Birken auf trockenen gegenüber solchen auf feuchten Standorten fest. Nach Untersuchungen PRIEHÄUSERS (1952) aus dem Bayrischen Wald kommt *Betula pubescens* dort nur auf feuchten bis nassen Mineralböden, Auhumus und Torf sowie auf den Blockmeeren mit Humusfüllung in den Klüften vor. Er fand weiterhin, daß auf ökologisch gleichwertigen Standorten stets Formen mit einer typischen Merkmalskombination auftreten (Ökotypen). Formen von *B. pubescens* tragen nach seiner Darstellung dann auch Pendula-Merkmale, wenn diese für den betreffenden Standort vitalitätsfördernd sind.

Es ist uns weder gelungen, ähnliche Ökotypen auch für das hier untersuchte Gebiet nachzuweisen, noch die scharfe ökologische Trennung der beiden Arten, wie NATHO (l. c.) sie angibt, zu bestätigen. Es zeigte sich hingegen immer wieder, daß beide Arten auch die ökologisch extremen Standorte besiedeln können, wenn die entsprechenden Samenlieferanten zur Verfügung stehen. Daß trotzdem bei der Wahl der beiden Arten für bestimmte Anbauzwecke die oben erwähnten Erfahrungstatsachen aus der Forstwirtschaft nicht unberücksichtigt bleiben dürfen, ist selbstverständlich.

#### 5 Das Hybridproblem

##### 5.1 Abgrenzung der Arten und Hybridformen

Bisher waren wir bei unserer Betrachtung stets von zwei Arten ausgegangen. Viele Autoren teilen diese beiden Arten jedoch weiter auf in mehrere „Arten“, Unterarten und Varietäten (vgl. dazu NATHO 1959). Am weitesten geht dabei GUNNARSSON (1925), der für Skandinavien den Formenkreis der *Betula alba* L. in 5 selbständige Arten aufteilt: 1. *Betula verrucosa* EHRH., 2. *B. concinna* GUNN., 3. *B. pubescens* EHRH., 4. *B. coriacea* GUNN. und 5. *B. tortuosa* LEDEB. Er hält diese Einteilung auch für das übrige Nord- und Mitteleuropa für zutreffend und bezeichnet die „reinen Arten“ als sehr selten. Die meisten Birken sind nach seiner

Ansicht Hybriden zwischen zwei oder mehreren dieser Arten.

Kürzlich hat MANG (1962) auch für Schleswig-Holstein im wesentlichen die von GUNNARSSON (l. c.) gegebene Einteilung übernommen und bezeichnet *B. concinna* und *B. coriacea* als nicht selten für dieses Gebiet. *B. tortuosa* gibt er von Amrum an, wo sie aber mit Sicherheit künstlich eingebbracht wurde.

Wir können hier die Frage, ob diese systematischen Einteilungen in „gute Arten“ berechtigt sind, nicht endgültig klären. Uns scheinen aber die Ausführungen von JOHNSSON (1949, S. 130 ff.) sehr wesentlich zu sein, da sie den Kern des Problems recht anschaulich darstellen. Danach handelt es sich bei den Baumbirken um zwei gut bestimmbare intrafertile und intersterile Sphären, eben die 28-chromosomige *B. pendula* und die 56-chromosomige *B. pubescens*. Innerhalb des riesigen Verbreitungsgebietes dieser beiden Arten besteht nach JOHNSSON parallel zu klimatischen Veränderungen ein kontinuierlicher Trend der Genhäufigkeiten in den Birkenpopulationen. Dieser „Selektionsdruck“ wirkt sich auch auf die physiologischen Eigenschaften aus und bewirkt häufig morphologische Unterschiede. Man spricht in einem solchen Fall von „klinaler Variation“ (vgl. STERN 1958). Bei einer solchen kontinuierlichen Variation ist es natürlich möglich extreme Typen zu bestimmen, die durch eine breite Übergangszone verbunden sind. Beim gegenwärtigen Stand unserer Kenntnis dieser Zusammenhänge ist es aber nicht berechtigt, solche Typen als „gute Arten“ zu bezeichnen. Ebensowenig ist es berechtigt, die Übergangsformen als Hybriden zu kennzeichnen, wie wir im Folgenden noch sehen werden.

## 52 Allgemeines und Cytologie

Die Frage nach dem Rang der beiden Arten und einer möglichen Introgession ist seit Ende des vorigen Jahrhunderts Gegenstand zahlreicher Publikationen gewesen. Zum ersten Mal beschreiben ASCHERSON & GRAEBNER (1898/99) die Hybride *Betula pendula* × *pubescens* aus Schlesien. Später befaßten sich vor allem MORGENTHALER (1915) und GUNNARSSON (1925) sehr eingehend mit diesem Problem, wobei beide Autoren ihre Untersuchungen auf die morphologischen Merkmale der beiden Arten stützen. Erst späterhin versuchte man, auch die theoretischen Grundlagen einer Introgession zu analysieren und auch experimentelle Kreuzungen durchzuführen. Die Ergebnisse und die daraus gezogenen Folgerungen ergaben aber kein einheitliches Bild der tatsächlichen Verhältnisse.

JOHNSSON (1945, 1946) kommt auf Grund seiner durchgeführten Experimente zu dem Schluß, daß die Kreuzung *B. pendula* × *pubescens* und die reziproke Kreuzung extrem steril verlaufen, d. h. daß zwischen beiden Arten eine Kreuzungsbarriere besteht. Weiter schließt er daraus, eine natürliche Kreuzung komme nicht oder nur äußerst selten vor. Den Reichtum an „intermediären“ Formen in der Natur erklärt er mit einer hohen Variabilität vor allem von *Betula pubescens*, die innerhalb ihrer Variationsbreite auch viele Merkmale von *B. pendula* mit einschließt (1945, S. 173).

BEHRNDT (1951) berichtet ebenfalls über negativen Verlauf der von ihm durchgeföhrten Kreuzungen mit beiden Arten und ist daher der Ansicht, daß eine natürliche Introgession kaum vorkommt.

Ein etwas günstigeres Ergebnis lieferten die Kreuzungen, über die EIFLER (1956, 1958) berichtet. Mehrere Versuchsserien erbrachten eine größere Anzahl von Kreuzungsnachkommen. Trotz dieser positiven Versuchsergebnisse ist EIFLER der Ansicht, daß auf Grund individueller Unterschiede der Kreuzungspartner eine natürliche Hybridisierung nur ganz vereinzelt vorkommt.

Neuerdings hat nun NATHO (1959) die Frage nach der Hybridnatur der gefundenen „intermediären“ Formen erneut aufgegriffen und schließt sich der schon von GUNNARSSON (1925) geäußerten Ansicht an, nicht nur die beiden Arten kreuzten sich in der Natur, sondern auch die Hybriden untereinander und mit den Ausgangsformen. Dieser Vorgang, von ANDERSON & HUBRICH (1938) erstmals als „introgressive hybridization“ bezeichnet, ist für eine Reihe von Gattungen (u. a. *Iris*, *Tradescantia*, *Galium*) mit Sicherheit nachgewiesen und z. B. für *Galium* von EHRENDORFER (1955) experimentell rekonstruiert worden.

NATHO stützt sich in seinen Untersuchungen vorwiegend auf die morphologischen Merkmale, die er nach der Hybridindexmethode von ANDERSON (1949), in etwas abgewandelter Form, erfaßt und analysiert. Dagegen mißt er bei der Beurteilung der Hybridformen den cytologischen Untersuchungen — nicht ganz zu Recht — keinen besonderen Wert bei.

Die Chromosomenzahlen der reinen Arten sind  $n = 14$  für *Betula pendula* und  $n = 28$  für *B. pubescens* (HELMS & JÖRGENSEN 1925, WOODWORTH 1929). Als Grundzahl für die Gattung *Betula* wird von WOODWORTH (l. c.) und DARLINGTON & WYLIE (1955)  $x = 14$  angenommen. TISCHLER (1950) setzt jedoch  $x = 7$  als Grundzahl an, wonach beide Arten als polyploid zu betrachten wären. Von dieser Zahl geht auch LÖVE (1944) bei der Diskussion der „triploiden“ Formen aus. Wir wollen im weiteren Verlauf der Arbeit die Individuen mit einem Chromosomensatz von  $n = 21$  als Triploide bezeichnen, d. h. als Grundzahl  $n = 11$  annehmen. Theoretisch sind von beiden Arten „Autotriploide“ zu erwarten, wenngleich solche bisher nur für *B. pendula* nachgewiesen wurden. (Eine „autotriploide“ Pflanze geht aus einer Zygote hervor, die durch Vereinigung einer reduzierten und einer unreduzierten Gamete derselben Art entstanden ist.) In der Natur sind demnach zwei verschiedene Typen von Triploiden zu erwarten: 1. die  $F_1$ -Hybride zwischen *B. pendula* und *B. pubescens* und 2. autotriploide *B. pendula* (vgl. JOHNSSON 1944, S. 85).

Unabhängig von künstlich hergestellten Kreuzungsnachkommen sind eine Reihe von triploiden Exemplaren in der Natur gefunden und beschrieben worden, die wir hier kurz zusammenstellen wollen.

Der erste triploide Baum mit  $2n = 42$  Chromosomen wurde von HELMS & JÖRGENSEN (1925) aus dem Maglemose in Dänemark beschrieben und von den Autoren für eine Hybride gehalten. JOHNSSON (1944) schließt sich allerdings der schon von MORGENTHALER (1915) geäußerten Ansicht an, daß bei einer solchen Kreuzung die *Pubescens*-Merkmale dominant auftreten, die Hybride also in ihrer Merkmalsausprägung der Moorbirke näher stehen müßte. Diese Vermutung konnte von uns bestätigt werden. Da der von HELMS & JÖRGENSEN beschriebene Baum aber der *B. pendula* näher steht, hält JOHNSSON (1944) ihn für eine Rückkreuzung der Hybride mit der Sandbirke und kommt nach weiteren Untersuchungen (1949) zu dem Schluß, es müsse sich um eine autotriploide *B. pendula* handeln.

WETTSTEIN & PROPACH (1939) fanden unter den Sämlingen von Einzelstammabsaaten in Müncheberg (Mark) zwei Exemplare mit  $2n = 42$  Chromosomen. Die Autoren vermuten, daß dabei *B. pendula* im einen Fall als Vater und im andern als Mutter in Frage kommt. Leider liegen keine morphologischen Angaben vor, so daß sich nicht entscheiden läßt, ob es sich um Hybride oder um Autotriploide handelt.

Wenig später beschreibt JOHNSSON (1941), ebenfalls aus Einzelstammabsaaten, vier triploide Sämlinge mit  $2n = 42$ , ohne jedoch näher zu erläutern, ob es sich dabei um Hybride handelt. Sie haben alle *B. pendula* als Mutter. Außerdem weist JOHNSSON in derselben Arbeit (S. 452) noch auf einen Baum in Ekebo (Schweden) hin, der durch seine unregelmäßig gestalteten Pollenkörper aufge-

fallen war, und dessen Chromosomenzahl später ebenfalls mit  $2n = 42$  bestimmt wurde. Eine nähere Beschreibung dieses Baumes gibt JOHNSSON in einer späteren Arbeit (1944). Gleichzeitig berichtet er über je eine weitere triploide Birke aus Edsbyn und Kode in Schweden. Von diesen drei Bäumen steht das Exemplar in Ekebo der *B. pubescens* recht nahe, was die morphologischen Merkmale betrifft, und wird von JOHNSSON als  $F_1$ -Hybride angesehen. Die beiden anderen Bäume tragen den Charakter von *B. pendula*, zeichnen sich aber durch erheblich vergrößerte Zellen und auffallend große Blätter aus. Beide hält JOHNSSON für autotriploide *B. pendula*. Eine dritte Autotriploide gibt JOHNSSON 1946 ebenfalls aus Schweden bekannt.

LÖVE (1944) teilt den Fund eines weiteren triploiden Baumes aus Südschweden mit. Die abnorm großen Blätter und die übrigen Merkmale stimmen völlig mit den autotriploiden Sandbirken JOHNSSONS überein. Auch hier betrug die Chromosomenzahl  $2n = 42$ .

KLAEHN (1950) hat eine triploide Birke aus Boostedt im F. A. Neumünster untersucht und  $2n = 42$  als Chromosomenzahl gefunden. Legt man die Diagnose JOHNSSONS zugrunde, so handelt es sich dabei um eine Hybride. Die Anlehnung der Merkmale an *B. pubescens* und die große Variation der Pollengröße deuten darauf hin.

Schließlich ist eine triploide Birke aus dem Stadtwald in Mölln (Lauenburg) bekannt geworden. Kreuzungsversuche im Institut für Forstgenetik in Schmalenbeck ergaben, daß es sich dabei um eine autotriploide *B. pendula* handelt (STERN brfl.).

NATHO (1959) fand zwischen seinem Untersuchungsmaterial vier Bäume mit der Chromosomenzahl  $2n = 42$ . Er gibt allerdings keine weitere Beschreibung dieser Bäume, so daß sich nicht entscheiden läßt, ob es sich dabei um Autotriploide oder Hybride handelt.

Aus dieser Zusammenstellung ist zu ersehen, daß bisher nur von zwei Bäumen deren Hybridnatur festzustehen scheint. 6 Bäume erwiesen sich als autotriploide *B. pendula*. Demgegenüber genaue Angaben über Zählungen an reinen Arten zu machen bereitet einige Schwierigkeiten, da die meisten Autoren die Anzahl der tatsächlich untersuchten Bäume nicht angeben. Es wird sich aber nach vorsichtigen Schätzungen um einige hundert Zählungen handeln, die von beiden Arten vorliegen (allein JOHNSSON 1941 gibt die Zahlen von 530 Bäumen an). Diese Zahlen sollten bei der Beurteilung der Häufigkeit von Hybridformen in der Natur zu denken geben.

Bei dem von uns untersuchten Material konnten wir keinen Baum mit einem intermediären Chromosomensatz finden. Es wurden aus den einzelnen Beständen insgesamt 312 Individuen cytologisch untersucht. Davon hatten 86 Bäume  $2n = 28$  und 197 Bäume  $2n = 56$  Chromosomen. In 29 Fällen fanden sich in den Präparaten keinezählbaren Chromosomenplatten. Die Zählungen nahmen wir an Quetschpräparaten von Wurzelspitzen vor. Die Fixierung erfolgte in Alkohol-Eisessig (3:1); zur Färbung wurden die Wurzelspitzen etwa 10 Minuten in Karmin-Essigsäure gekocht. Nach der von EIFLER (1959) beschriebenen Methode zur Fixierung der Wurzelspitzen konnten wir keine besseren Ergebnisse erzielen, als mit der oben beschriebenen.

Um noch weiteren Einblick in das cytologische Verhalten der Birken zu erhalten, untersuchten wir eine Reihe von Nachkommen aus künstlichen Kreuzungen bzw. Rückkreuzungen sowie Nachkommen von natürlichen und künstlichen Triploiden nach freiem Abblühen in der Natur. Das Material dazu stammt ausschließlich aus dem Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung in Schmalenbeck.

Die Ergebnisse dieser Chromosomenzählungen sind in den Tabellen 1 und 2 zusammengestellt. Tabelle 1 zeigt die Chromosomenzahlen von insgesamt 80 Nachkommen der bereits oben erwähnten autotriploiden *B. pendula* aus Mölln (Bezeichnungsnummer Z 103). Das Saatgut wurde nach freiem Abblühen im Bestand gesammelt. Leider konnte bei diesem Material die Chromosomenzahl nicht immer exakt genau bestimmt werden.

Tabelle 1. — Nachkommenschaft einer autotriploiden *B. pendula* nach freiem Abblühen.

Gefundene Chromosomenzahl (2n)	Häufigkeit	Gefundene Chromosomenzahl (2n)	Häufigkeit
28	8	44–46	3
32–34	7	45	1
34–36	3	46	1
35	1	46–49	5
36–39	3	49	4
38–40	2	50–52	1
40–42	4	52	2
42	15	52–54	1
40–44	4	54–56	4
42–44	4	56	4
42–46	3		

Tabelle 2. — (vgl. Text).

Nr.	Bezeichnung	Gefundene Chromosomenzahl (2n)	Anzahl der untersuchten Pflanzen	Anzahl der gezählten Platten pro Pflanze
1	Z 69 × Z 103	28	35	6
2	Z 69 × Hybr. R.	28 42	1 19	11 8
3	Z 67 × Z 139	42	5	3
4	Z 71 × Z 139	56	10	3
5	Z 101 × Z 139	56	20	10
6	Hybr. 1/1	56 70	6 2	3 4
7	Hybr. 1/9	56 70	4 1	4 3
8	Hybr. 1/11	56 70	4 3	2 2
9	Hybr. 2/1	42 49	1 1	2 2

Im Bestand Mölln kommen, wie oben bereits erwähnt, beide Arten gemeinsam zu etwa gleichen Teilen vor.

Tabelle 2 zeigt die Chromosomenzahlen verschiedener Kreuzungs- bzw. Rückkreuzungsnachkommen sowie der Nachkommen künstlicher Hybriden. Dabei handelt es sich bei den in der 2. Spalte aufgeführten Bezeichnungen (bei den Kreuzungen ist jeweils Mutter × Vater angegeben) um folgende Bäume:

Bezeichnung	Art	Herkunft
Z 67	<i>pendula</i>	Halstenbeck
Z 69	<i>pendula</i>	Halstenbeck
Z 71	<i>pubescens</i>	Schmalenbeck
Z 101	<i>pubescens</i>	Niendorf (Schaalsee)
Z 103	autotriploide	Stadtforst Mölln
	<i>pendula</i>	(vgl. Text)
Z 139	natürliche Hybride	Boostedt, F. A. Neumünster (vgl. Text)
Hybr. R	experimentelle $F_1$ -Hybride	Eltern ( <i>pend.</i> × <i>pub.</i> ) aus Niedersachsen
Hybr. 1/1 bis	experimentelle $F_1$ -Hybriden	Eltern: ♂ <i>pendula</i> , Halstenbeck
Hybr. 2/1	(Vollgeschwister)	♀ <i>pubescens</i> , Südschweden

Die von den experimentellen Hybriden (1/1 bis 2/1) untersuchten Nachkommen stammen aus Samen nach freiem Abblühen auf einer Versuchsfläche bei Ahrensburg (F. A. Trittau).

Aus beiden Tabellen läßt sich folgendes entnehmen:

1. Bei der Kreuzung mit autotriploider *B. pendula* als Vater (Tab. 2, Nr. 1) gelangten nur Pollen mit einem haploiden Chromosomensatz ( $n = 14$ ) zur Befruchtung. Aneuploide Werte wurden nicht beobachtet. Bei einer entspre-

chenden Kreuzung mit *B. pubescens* als Mutter erhielt JOHNSSON (1946) aus 2668 Samen keine einzige Pflanze.

2. Bei der Rückkreuzung mit dem experimentellen Hybriden als Vater (Tab. 2, Nr. 2) kam in einem Fall ein Pollen mit haploidem Satz zur Befruchtung, wobei allerdings der Einflug eines fremden *Pendula*-Pollens nicht mit abschließender Sicherheit ausgeschlossen werden kann. In allen anderen Fällen gelangten Pollen mit diploidem Satz ( $n = 28$ ) zur Befruchtung. Das Gleiche gilt auch für Nr. 3, 4 und 5, wo eine natürliche  $F_1$ -Hybride als Vater diente. Auch hier wurden keine aneuploiden Werte gefunden.

3. Dient die autotriploide *Pendula* als Mutter (Tab. 1), so finden sich unter den Nachkommen (nach freiem Abblühen) auch viele mit aneuploidem Chromosomensatz. Die Mehrzahl hat jedoch auch hier euploide Zahlen (28, 42, 56). Bei entsprechenden Nachkommen von triploiden  $F_1$ -Hybriden (Tab. 2, Nr. 6—9) fanden sich dagegen (nach freiem Abblühen) fast nur euploide Werte (42, 56, 70). Nur in einem Fall wurde  $2n = 42$  gezählt. Führt man die Kreuzung mit der Autotriploiden als Mutter und diploider *B. pendula* als Vater künstlich aus, so erhält man etwa die gleichen Ergebnisse wie beim freien Abblühen der Autotriploiden. Kreuzt man die triploide Hybride als Mutter mit *B. pubescens* als Vater, so erhält man etwa wieder die gleichen Verhältnisse wie beim freien Abblühen der Hybriden.

Aus diesen Befunden lassen sich folgende Schlüsse ziehen:

1. Unter den von  $F_1$ -Hybriden gebildeten Pollenkörnern sind nur die 14- bzw. 28chromosomigen funktionsfähig. Entsprechend den Befunden, die KIHARA und Mitarb. 1940 (zit. nach OEHLER 1958) an Weizenhybriden machten, sind auch hier die höherchromosomigen weitaus überlegen. Die Frage, ob Pollenkörper mit intermediären Zahlen gar nicht erst gebildet werden, ließe sich nur auf Grund umfangreicher Meiosestudien mit Sicherheit beantworten. An dem geringen Material, das uns dazu zur Verfügung stand, konnten wir jedoch keine geeigneten Meiosestadien beobachten. Aus den Pollenuntersuchungen lässt sich jedoch schließen, daß Pollenkörper mit aneuploiden Zahlen wohl gebildet werden, jedoch nicht funktionsfähig bzw. gegenüber denen mit euploiden Zahlen nicht konkurrenzfähig sind.

2. Bei der autotriploiden *B. pendula* waren in diesem Falle nur die 14chromosomigen Pollenkörper funktionsfähig. Dies würde dem normalen Satz der *Pendula*-Pollenkörper entsprechen.

3. Ebenfalls im Einklang mit KIHARAS Untersuchungen sind die von den  $F_1$ -Hybriden gebildeten Embryosäcke alle entwicklungsähig, was aus der Tatsache zu schließen ist, daß bei den Rückkreuzungen  $F_1 \text{ ♀} \times \text{Eltern ♂}$  Nachkommen mit allen möglichen Chromosomenzahlen zwischen 28 und 56 entstehen. Wie wir aus Tabelle 1 sehen, gilt das Gleiche auch für die autotriploide *B. pendula*. JOHNSSON (1946) erhielt bei einer Kreuzung autotripl. *pendula*  $\times$  *pubescens* 4 Pflanzen mit den  $2n$ -Zahlen 46, 48, 49

und 51. — Nicht ganz klar ist das Überwiegen der euploiden Zahlen unter den Nachkommen der Hybriden nach freiem Abblühen (Tab. 2, Nr. 6—9). Vielleicht spielt hier der Umstand eine Rolle, daß die Pollendichte auf den Narben in freier Natur sehr viel geringer ist, als bei künstlicher Bestäubung und daher nur die funktionstüchtigeren Embryosäcke mit euploidem Chromosomensatz befruchtet werden. Bei dem Überangebot an Pollen bei der künstlichen Befruchtung ist dagegen die Chance, daß auch weniger funktionstüchtige Embryosäcke mit aneuploiden Zahlen befruchtet werden ungleich größer.

4. Unter den Hybridnachkommen befinden sich auch mehrere pentaploide Pflanzen mit  $2n = 70$  Chromosomen (vgl. Tab. 2, Nr. 6—9). Ihr Auftreten kann nur damit erklärt werden, daß bei der Keimzellenbildung ein geringer Prozentsatz unreduzierter Gameten gebildet wird, welche nach Befruchtung pentaploide Nachkommen ergeben ( $42 + 28 = 70$ ).

### 5.3 Pollenuntersuchungen

Zur Untersuchung des Pollens wurden Dauerpräparate hergestellt. Ein Tropfen einer homogenen Mischung von 4 Teilen Alkohol-Eisessig-Chloroform-Gemisch (6:3:1), einem Teil 45proz. Karminessigsäure und 7 Teilen Rhenohistol wurde auf den Objektträger gebracht und darin die reifen Antheren ausgedrückt. Anschließend wurde ein Deckglas aufgelegt. Auf diese Weise erfolgten Fixierung, Färbung und Dauereinschluß in einem Arbeitsgang (vgl. REESE 1954). Nach einiger Zeit waren alle Pollenkörper, die lebendes Plasma enthielten, rot gefärbt, während die taußen Körner ungefärbt blieben (Abb. 2 bis 4).

Die Ergebnisse sind in Tabelle 3 dargestellt. Von jedem Baum wurden 2000 Pollenkörper untersucht und die Durchmesser der lebenden gemessen (in relativen Maßeinheiten). Außer je einem Exemplar der beiden reinen Arten *B. pendula* und *B. pubescens* wurden untersucht: experimentelle  $F_1$ -Hybride (5/4, 6/13, Geschwister der in Tab. 2, Nr. 6—9 erwähnten Pflanzen) sowie autotriploide *B. pendula* (Z 103, vgl. oben und Z 42 aus Horsta in Schweden).

Der Pollen von *B. pubescens* ist demnach im Durchschnitt etwas größer als der von *B. pendula*, wie dies schon von verschiedenen Autoren festgestellt wurde. Der durchschnittliche Pollendurchmesser der Hybriden bzw. der Autotriploiden ist nicht einheitlich und weicht von den von JOHNSSON (1946) gefundenen Verhältnissen etwas ab. Die Größenvariation ist bei allen Triploiden größer als bei den reinen Arten. Der Anteil der leeren Körner stimmt nur bei der Z 103 (49,1%) mit den von JOHNSSON (l. c.) veröffentlichten Werten überein, der für beide Fälle rund 50% angibt. Die von uns untersuchten Hybriden und die Z 42 liegen mit rund 70% wesentlich über diesem Wert. Diese Zahlen deuten auf eine sehr geringe Fertilität des Pollens hin. Die Vermutung liegt nahe, daß die Pollenkörper mit aneuploiden Chromosomenzahlen die große Menge der Degenerierten ausmachen, d. h. jene zwar gebildet werden, aber nicht lebensfähig sind.

Tabelle 3. — Pollendurchmesser und Anteil der degenerierten Pollen von *B. pendula*, *B. pubescens* und triploiden Birken (in %)

Art	Pollendurchmesser (relat. Einheiten)												Degeneriert
	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
<i>pubesc.</i>			0,2	11,6	31,5	47,2	8,0	0,5					1,0
<i>pendula</i>				19,0	54,4	20,0	2,8						3,8
5/4		0,8	4,8	15,35	5,0	3,0	0,8	0,15					70,1
6/13	0,05	0,6	2,9	12,05	5,7	4,15	3,05	1,95	1,15	0,05	0,05	0,2	68,1
Z 42			0,1	3,8	9,0	9,3	2,8	0,7	0,2				74,1
Z 103		0,9	6,9	29,2	10,7	2,6	0,3	0,3					49,1

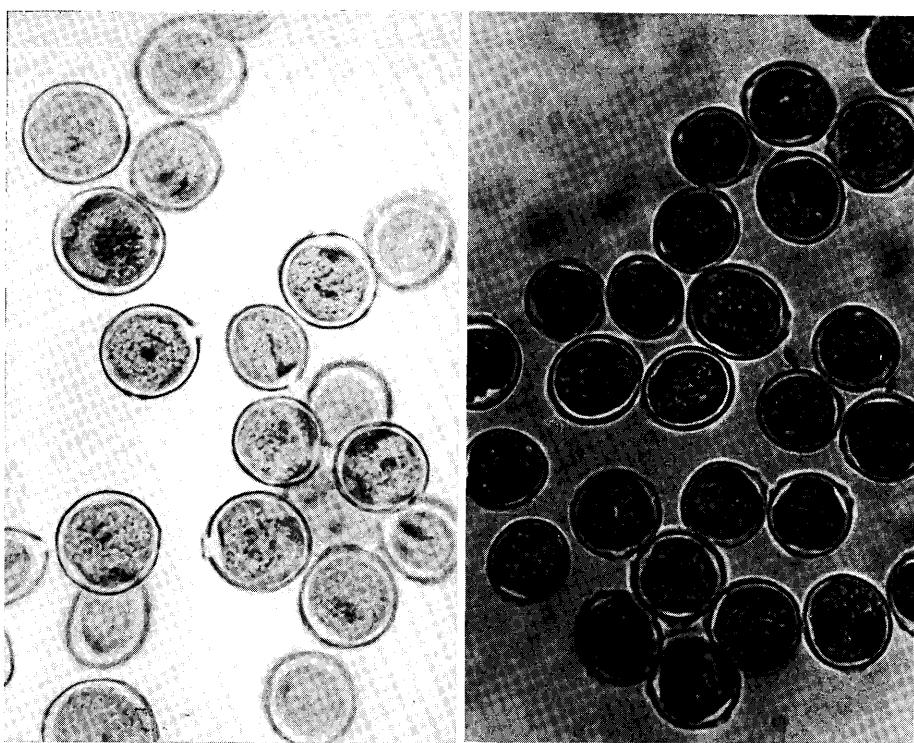


Abb. 2—3. — Pollenpräparate: links *Betula pubescens*; rechts *B. pendula*. (Fotos mit Ok. 12,5×; Obj. 40×.)

#### 5.4 Weibliche Fertilität und Häufigkeit der Hybridformen

Bei all diesen Untersuchungen müssen wir uns dessen bewußt sein, daß die Fertilität der Kreuzungsnachkommen äußerst gering ist. Wie schon JOHNSSON (1944, 1946) nachgewiesen hat, haben sowohl die Autotripleiden als

auch — in noch größerem Maße — die  $F_1$ -Hybriden einen sehr geringen Samenansatz. Diese Tatsache wurde durch die umfangreichen Kreuzungsversuche im Institut für Forstgenetik in Schmalenbeck bestätigt, wo die Keimprozente stets weit unter 1% lagen (STERN md.). STERN (1960) konnte eine erhebliche Hybridschwäche bei den Kreuzungsnachkommen nachweisen, d. h. die Vitalität dieser Pflanzen ist stark herabgesetzt. Unter natürlichen Verhältnissen würde der Anteil an überlebenden Pflanzen sicher noch weit unter demjenigen bei künstlicher Anzucht liegen. Aus diesem Verhalten lassen sich auch gewisse Rückschlüsse auf die Häufigkeit des Auftretens von Hybridformen in der Natur ziehen. Die Wahrscheinlichkeit, daß eine  $F_1$ -Hybride zu einem befruchtungsfähigen Baum heranwächst, ist demnach sehr gering und damit auch das Auftreten weiterer Filialgenerationen bzw. Rückkreuzungsnachkommen.

Dennoch finden sich in der Literatur immer wieder Angaben, wonach ein großer Teil oder sogar die Mehrzahl aller Birken als Hybridformen angesehen werden müßten und die reinen Arten ± selten anzutreffen seien.

#### 6 Morphologische Analysen

##### 6.1 Die Hybridindexmethode

Um das von uns gesammelte Material nach morphologischen Gesichtspunkten systematisch zu ordnen, bedienten wir uns zweier verschiedener biometrischer Methoden. Von ihnen sei hier zunächst die Hybridindexmethode beschrieben, die von ANDERSON (1949) in dieser Form entwickelt wurde und nach der auch NATHO (1959) das von ihm untersuchte Material klassifizierte.

In unserem Falle wurden 15 qualitative Merkmale nach einer 5stufigen Skala bonitiert. Die 5 Stufen oder „Noten“ (0—4) wurden so gewählt, daß sich die beiden Arten als Extreme gegenüberstehen, d. h. für rein ausgeprägte Merk-



Abb. 4. — Pollenpräparat von einer  $F_1$ -Hybride. (Pfeil: vermutlich unreduziertes Pollenkorn; — Foto m. Ok. 12,5×; Obj. 40×.)

male von *B. pubescens* wurde die Note 0 angesetzt, für solche von *B. pendula* dagegen die Note 4. Mit den Noten 1—3 wurden entsprechend die intermediär ausgeprägten Merkmale belegt. Die ausgewählten Merkmale und die Aufteilung der Noten gehen aus *Tabelle 4* hervor.

Der *Hybridindexwert* (HB) ergibt sich aus der Summe aller Merkmalsnoten eines Individuums. Er stellt ein Maß für den Gesamthabitus eines Baumes dar, das sich aus den Einzelmaßen der verschiedenen Merkmale zusammensetzt. In *Abbildung 5* ist die Häufigkeitsverteilung der Hybridindexwerte des von uns untersuchten Materials (insgesamt 332 Individuen) gezeichnet. Dabei wurden auf der Abszisse jeweils zwei Indexwerte zusammengefaßt. Die Kurve zeigt im wesentlichen ein ähnliches Bild, wie das von NATHO (1959, S. 230) veröffentlichte Diagramm, d. h. jeweils ein Maximum im Bereich der reinen Arten *B. pubescens* (links, HB 8—10) und *B. pendula* (rechts, HB 54—58) sowie ein absolutes Minimum im Intermediärbereich. Nimmt man für beide Arten eine relativ geringe Variationsbreite an, wie NATHO (l. c.) es tut, so wären die in der Nähe der reinen Arten gelegenen Exemplare (in unserem Falle etwa HB 14—22 und 46—50) als Hybriden aufzufassen. Nimmt

man jedoch mit JOHNSON (1945) eine große Variabilität (namentlich für *pubescens*) an, so würde der Prozentsatz der Intermediärformen weit unter den von NATHO (l. c.) angegebenen 30% liegen. Daß es sich bei dem noch verbleibenden Rest (zwischen HB 23 und 45) tatsächlich um Hybriden handelt, ist nach unseren bisherigen Darlegungen und nach den Ergebnissen des folgenden Abschnittes äußerst unwahrscheinlich. Dagegen spricht auch die verschwindend geringe Anzahl bisher tatsächlich exakt in der Natur nachgewiesener Hybriden. In unserem Falle war bis auf den oben erwähnten triploiden Baum aus Boostedt (Z 139) mit HB 34 keiner der Bäume aus dem Intermediärbereich nach den cytologischen Untersuchungen als Hybride einzustufen.

Wenn die Hybridformen in der Natur tatsächlich mit der von NATHO (l. c.) angegebenen Häufigkeit auftreten oder es sogar Bestände gibt, die zum überwiegenden Teil aus Hybriden bestehen (NATHO 1959, S. 234), so müßte sich das auch dementsprechend in den Diagrammen manifestieren, d. h. die Maxima der reinen Arten dürften nicht so ausgeprägt sein oder es müßte im Bereich der Hybriden sogar ein weiteres Maximum erscheinen. EHRENDORFER (1955) hat

*Tabelle 4. — Merkmale und Merkmalsnoten*

1. Warzen auf den jungen Zweigen

- 0 = keine oder vereinzelt
- 1 = wenige
- 2 = mehrere
- 3 = zahlreich
- 4 = sehr zahlreich

2. Haare auf den jungen Zweigen

- 0 = sehr zahlreich bis filzig
- 1 = zahlreich
- 2 = mehrere
- 3 = wenige
- 4 = keine

3. Haare auf den Blattstielen

- 0 = sehr zahlreich
- 1 = zahlreich
- 2 = mehrere
- 3 = wenige
- 4 = keine

4. Haare in den Aderwinkeln

- 0 = sehr zahlreich, dichte Büschel bildend
- 1 = zahlreich, lichte Büschel
- 2 = mehrere, nicht büschelig
- 3 = wenige
- 4 = keine

5. Haare auf Blattober- und -unterseite

- 0 = sehr zahlreich
- 1 = zahlreich
- 2 = mehrere
- 3 = wenige
- 4 = keine

6. Kontrast der Nerven auf der Blattunterseite

- 0 = sehr gut
- 1 = gut
- 2 = mäßig
- 3 = schlecht
- 4 = kaum

7. Textur des Blattes

- 0 = sehr stumpf, beinahe lederartig
- 1 = stumpf und derb
- 2 = Übergang von stumpf und derb zu glänzend und dünn
- 3 = glänzend und dünn
- 4 = stark glänzend, fast papierartig dünn

8. Ausbildung der Blattspitze

- 0 = auffallend kurz zugespitzt
- 1 = kurz zugespitzt
- 2 = Übergang von kurz zugespitzt zu ausgezogen
- 3 = ausgezogen
- 4 = sehr lang ausgezogen, oft mit abgebogener Spitze

9. Ausbildung der Seitenecken

- 0 = stark gerundet
- 1 = gerundet
- 2 = Übergang von gerundet zu eckig
- 3 = eckig
- 4 = betont eckig

10. Linie zur Blattspitze

- 0 = konvex
- 1 = etwas konvex
- 2 = gerade
- 3 = etwas konkav
- 4 = konkav

11. Gesamtblattform

- 0 = rundlich
- 1 = rundlich-länglich
- 2 = länglich
- 3 = rhombisch länglich
- 4 = rhombisch

12. Wimpern der Tragblätter der männlichen Blüten oder der Knospenschuppen

- 0 = sehr lang und dicht
- 1 = lang und weniger dicht
- 2 = mittellang
- 3 = kurz
- 4 = kurz und wenig zahlreich

13. Steinborke am Grunde des Stammes

- 0 = keine
- 1 = kaum
- 2 = wenig
- 3 = stark
- 4 = sehr stark

14. Kronenform

- 0 = stark ausladend
- 1 = ausladend
- 2 = wenig ausladend oder wenig aufstrebend
- 3 = etwas aufstrebend
- 4 = stark aufstrebend

15. Zweigchen letzter Ordnung

- 0 = starr aufrecht
- 1 = aufrecht
- 2 = aufrecht, an der Spitze überhängend
- 3 = herabhängend
- 4 = lang herabhängend

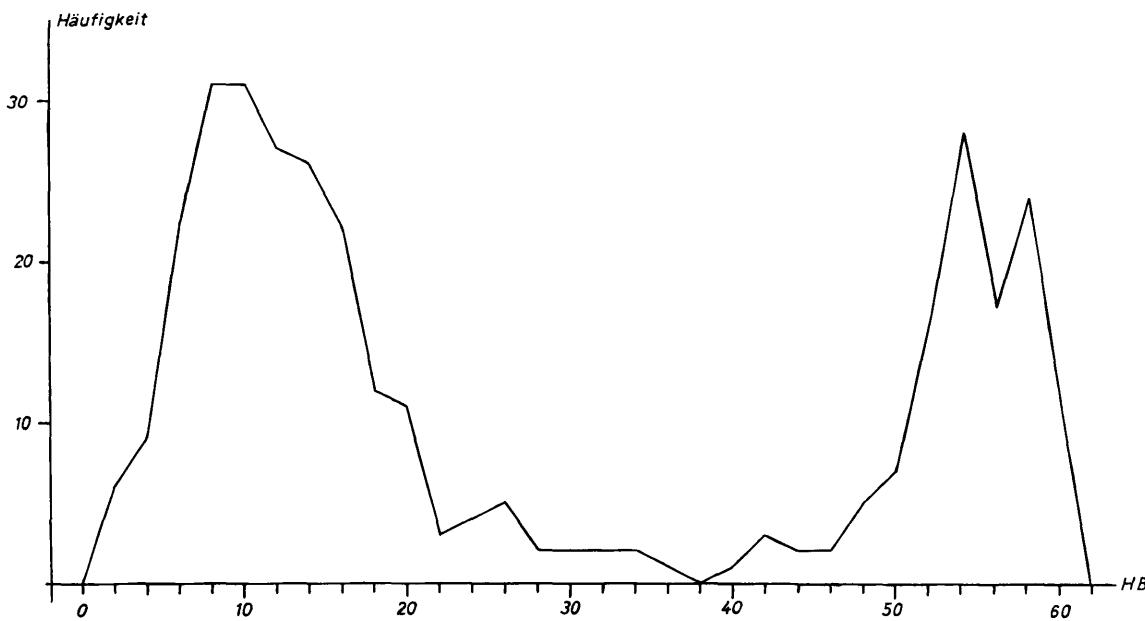


Abb. 5. — Häufigkeitsverteilung der Hybridindexwerte (HB).

für Populationen von Galium solche Kurven gefunden und äußert (S. 255) die Ansicht, bei polyploiden Hybridkomplexen dominieren häufig die Intermediärformen. Selbst bei diploiden Partnern treten im Falle einer Introgression deutliche Gipfel im Bereich der Hybriden auf (vgl. z. B. GOODWIN 1937; weitere Beispiele zit. bei EHRENDORFER 1955).

Der hier behandelte Fall wäre ein polyploider Hybridkomplex, aber weder dem von uns bearbeiteten Material noch der entsprechenden Kurve bei NATHO (l. c., S. 230) ist ein solches Verhalten zu entnehmen. Allenfalls das Diagramm der Population Graal-Müritz (NATHO 1959, S. 229) wäre in diesem Sinne zu interpretieren, obgleich NATHO selbst dies unerwarteter Weise nicht tut.

Auf Grund dieser Ergebnisse halten wir eine Introgression auf breiter Basis, wie NATHO (1959) sie als Grundlage seiner Ausführungen annimmt, für unwahrscheinlich. STERN (1958) räumt allerdings eine langsame Introgression in geologischen Zeiträumen ein, die z. T. die Merkmalsüberschneidungen der beiden Arten bedingt. Um diese Annahme zu bestätigen, müßten weitere langfristige Untersuchungen an künstlichem Kreuzungsmaterial durchgeführt werden.

## 62 Diskriminanzanalyse

Die Diskriminanzanalyse (im Folgenden kurz mit DA bezeichnet), ein in den angelsächsischen Ländern für viele biologische Untersuchungen mit Erfolg angewandtes biometrisches Verfahren, wurde bisher in Deutschland kaum verwendet (WEBER 1957). In der hier vorliegenden Arbeit wurde versucht, zwei Probleme mit Hilfe der DA zu klären: einmal die Identifizierung der  $F_1$ -Generation im Vergleich zu den Ausgangsarten und zum anderen die Klassifizierung des gesamten Untersuchungsmaterials.

### 621 Diskriminanzanalytische Trennung der $F_1$ -Generation von den Elternarten:

Das Material zu diesem Versuch stammt von einer Versuchsfläche bei Ahrensburg (F. A. Trittau). Bei der  $F_1$  handelt es sich um die bereits oben erwähnten experimentellen Hybriden, die jetzt 7jährig sind. Die Elternarten sind ebenfalls Vollgeschwister aus intraspezifischen Kreuzun-

gen (*pend.*  $\times$  *pend.*, bzw. *pubesc.*  $\times$  *pubesc.*) mit einheimischem Material. Sie bilden somit nur einen ganz geringen Ausschnitt aus einer Gesamtpopulation, d. h. geben kein richtiges Bild vom Durchschnitt einer größeren Gesamtheit. Da sie aber im Alter und Standort mit der  $F_1$  genau übereinstimmen, wurden sie als Vergleichsmaterial gewählt. Von je  $N_i = 50$  Einzelbäumen wurde im Frühjahr 1962 Herbarmaterial gesammelt und daran folgende 8 Blattmerkmale gemessen ( $x_p$ ):

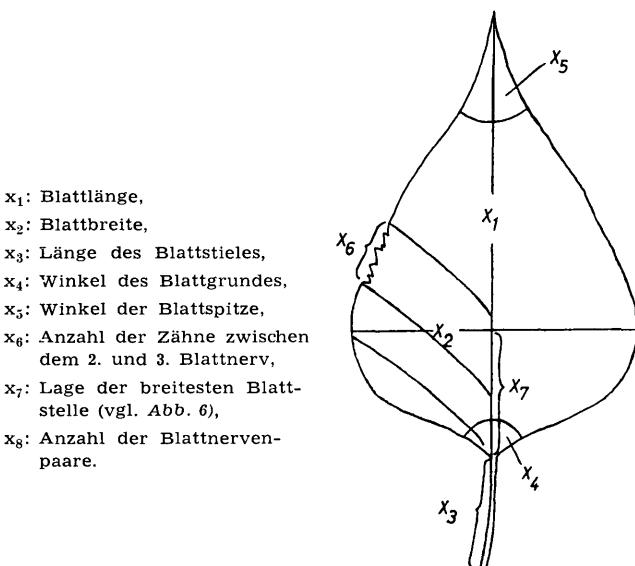


Abb. 6. — Lage der gemessenen Blattmerkmale (ohne  $x_n$ ).

Die Auswahl der Merkmale erfolgte in Anlehnung an die ausgedehnten biometrischen Untersuchungen von JENTYS-SZAFEROWA (1937, 1938, 1949). Die Abbildungen 7—14 stellen die Häufigkeitsverteilungen der Meßwerte aller drei Kollektive (*B. pubescens*, *B. pendula* und  $F_1$ ) dar. Da es bei diesen Kurven nur auf die Relativwerte ankommt, wurden auf den Koordinaten alle Bezeichnungen weggelassen. Wir sehen, daß nur die Verteilung des Maßes  $x_5$

(Abb. 11) eine relativ klare Trennung der Elternarten zu läßt, während sich die  $F_1$  in keinem Falle von einem der beiden Eltern trennen läßt.

Das Prinzip der DA ist es, dennoch eine signifikante Trennung (im mathematischen Sinne) zu erreichen, indem mittels einer Diskriminanzfunktion (DF) mehrere oder alle Einzelmaße zu einem Gesamtmaß ( $X$ ) verbunden werden. Über die Aufstellung einer solchen DF sei auf die

eingehende Arbeit von WEBER (1957) verwiesen.

Die Kurven der Häufigkeitsverteilungen (Abb. 7—14) lassen sich nach dem Augenschein in drei Gruppen aufteilen:

Gruppe A: die  $F_1$  fällt  $\pm$  mit *B. pubesc.* zusammen  
( $x_1, x_3, x_5$ )

Gruppe B: die  $F_1$  fällt  $\pm$  mit *B. pend.* zusammen ( $x_4, x_7, x_8$ )

Gruppe C: die  $F_1$  liegt außerhalb der sich überlagernden Eltern ( $x_2, x_6$ ).

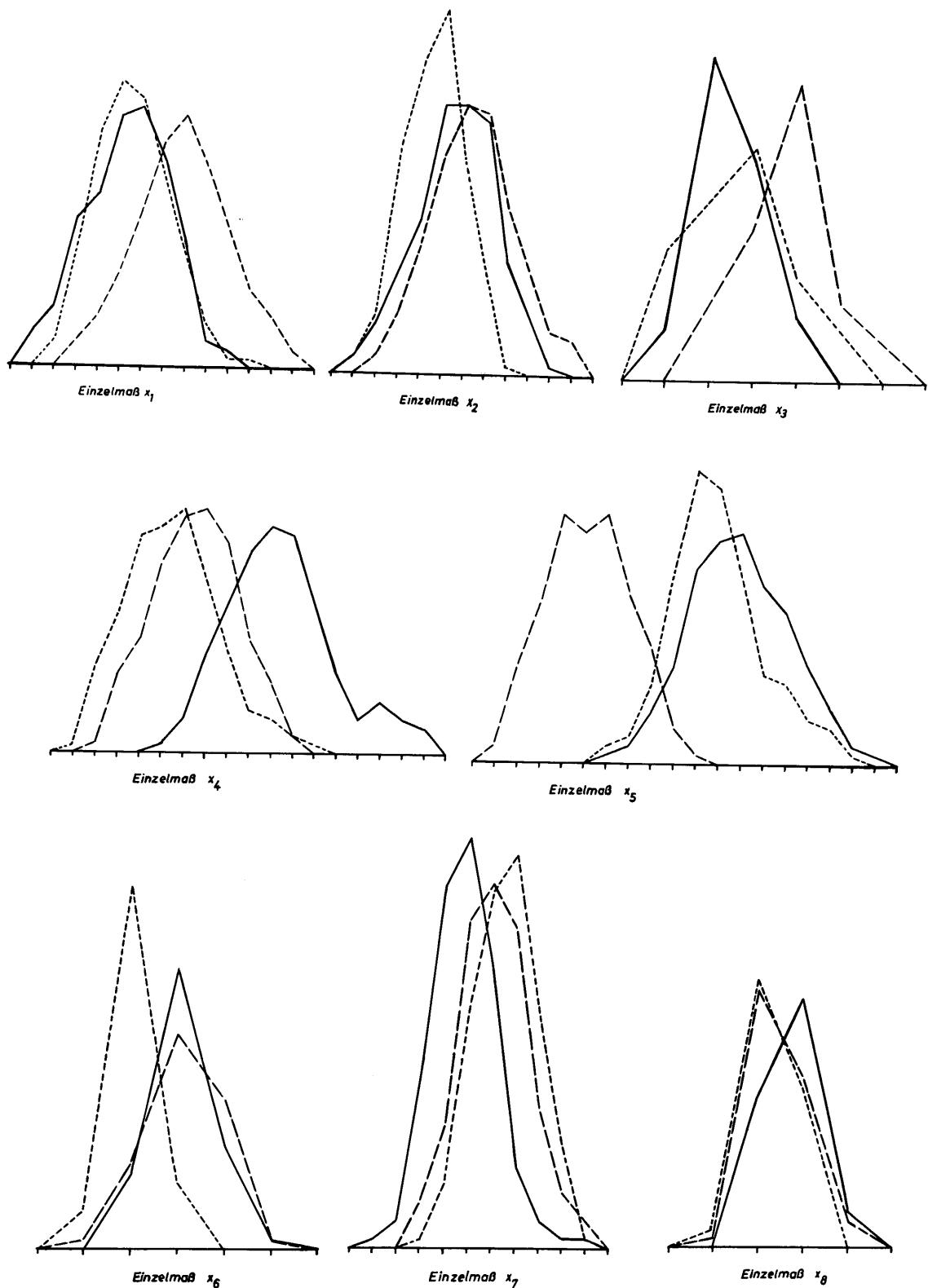


Abb. 7—14. — Häufigkeitsverteilungen der Einzelmaße (von links nach rechts). — pubescens —— pendula - - -  $F_1$ -Hybride.

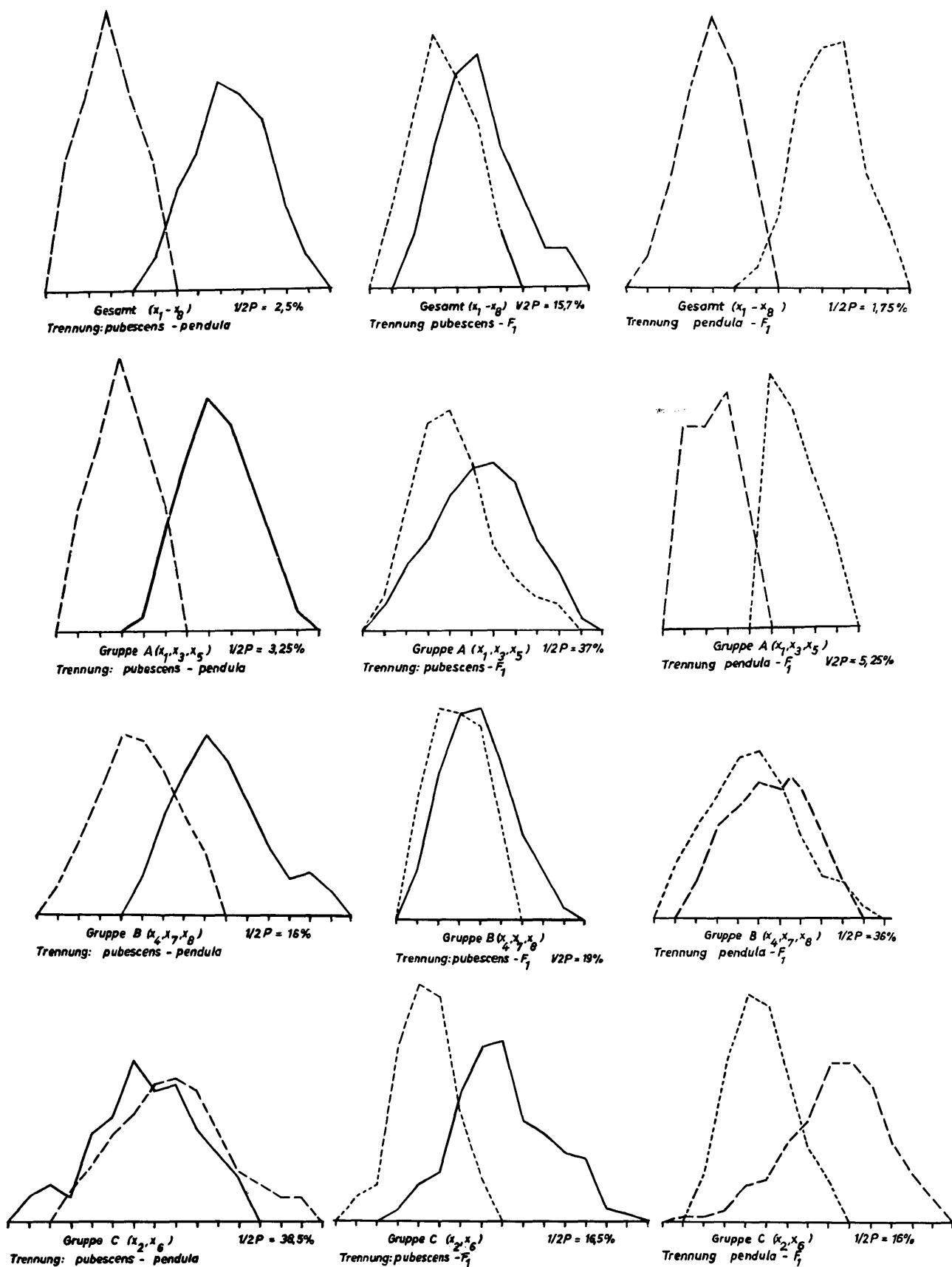


Abb. 15—26. — Häufigkeitsverteilungen der Gesamtmaße X (von links nach rechts).  
 —pubescens —— pendula --- $F_1$ -Hybride.

Für alle drei Gruppen wurde die Diskriminanzfunktion ermittelt, und zwar jeweils zur Trennung der beiden Elternarten sowie der  $F_1$  von jedem der beiden Eltern. Außerdem wurde die DF bei Verwendung aller Merkmale ( $x_i$  bis  $x_p$ ) für diese drei Trennungen ermittelt. Es wurde außerdem der Abstand  $d$  zwischen den jeweiligen Mittelwerten der Gesamtgrößen ( $X$ ) bestimmt, sowie die Wahrscheinlichkeit einer Fehlklassifizierung. Diese entspricht der Hälfte des P-Wertes, der zu

$$t = \frac{d_{AB}}{2\sqrt{d_{AB}/(2N_1 - p - 1)}} \text{ gehört;}$$

dabei bedeuten

$d_{AB}$  = Abstand zwischen den Mittelwerten der Gesamtgrößen  $X$ , wenn A und B die zu trennenden Kollektive sind

$N_1$  = Anzahl der Glieder (oder Individuen) eines Kollektivs

$p$  = Anzahl der Einzelmaße.

Je geringer der Wert der Fehlklassifizierung (ausgedrückt in %) ist, desto besser sind die Kollektive voneinander getrennt.

In den Abbildungen 15—26 ist der Wert für  $\frac{1}{2}P$  jeweils mit angegeben. Sie zeigen die Häufigkeitsverteilungen der Gesamtgrößen  $X$  für die drei Gruppen A, B und C sowie von  $X$  bei Verwendung aller 8 Merkmale. Aus diesen Kurvenbildern können wir entnehmen, daß in den Gruppen B und C in keinem Falle eine Trennung erreicht wird. Die Fehlklassifizierung liegt hier nirgendwo unter 16%. Etwa günstiger sind die Ergebnisse der Gruppe A, wo sich sowohl die beiden Elternarten gut voneinander trennen lassen ( $\frac{1}{2}P = 3,25\%$ , Abb. 18), als auch die  $F_1$  von  $B. pendula$  ( $\frac{1}{2}P = 5,25\%$ , Abb. 20). Nicht jedoch läßt sich in die-

ser Gruppe die  $F_1$  vom andern Elter ( $B. pubescens$ ) trennen ( $\frac{1}{2}P = 37\%$ , Abb. 19). Dasselbe Ergebnis finden wir auch bei Verwendung aller 8 Merkmale. Bei Erhöhung der Zahl der Merkmale verringert sich die Wahrscheinlichkeit einer Fehlklassifizierung (WEBER 1957, 1958), und wir finden daher die geringsten Werte für  $\frac{1}{2}P$  gerade bei der Verwendung aller 8 Merkmale. Trotzdem läßt sich auch hier die  $F_1$  nicht gut von  $B. pubescens$  trennen (Abb. 16,  $\frac{1}{2}P = 15,7\%$ ), dagegen sehr gut von  $B. pendula$  ( $\frac{1}{2}P = 1,75\%$ , Abb. 17).

Damit konnte mit dieser exakten biometrischen Methode die bereits von MORGENTHALER (1915) und von JOHNSSON (1944) ausgesprochene Vermutung bestätigt werden, daß die  $F_1$  in ihrer Merkmalsausprägung dem höherchromosomigen Elter  $Betula pubescens$  sehr nahe steht, d. h. sich nicht von ihm trennen läßt.

#### 6.22 Klassifizierung des Gesamtmaterials:

Um das gesamte Material diskriminanzanalytisch untersuchen zu können, mußte zunächst eine entsprechende Diskriminanzfunktion ermittelt werden. Da das im vorangehenden Abschnitt beschriebene Material ausschließlich von jungen Bäumen stammte und außerdem zu einem relativ frühen Zeitpunkt innerhalb der Vegetationsperiode gesammelt worden war, ließen sich die daran aufgestellten DF nicht ohne weiteres auf das übrige Untersuchungsmaterial anwenden, welches ausschließlich von ausgewachsenen Bäumen stammte und gegen Ende der Vegetationsperiode gesammelt worden war.

Aus dem Gesamtmaterial wählten wir daher je 65 Exemplare aus, die nach dem Augenschein die reinen Arten ( $B. pendula$  und  $B. pubescens$ ) repräsentierten. Für diese beiden Kollektive wurde — unter Verwendung aller 8 im vorigen Abschnitt erwähnten Blattmerkmale — die DF ermittelt und daraus die Gesamtgrößen  $X$  berechnet. Abbildung 27 zeigt die Häufigkeitsverteilung dieser Werte, und wir erkennen, daß es sich dabei um zwei deutlich voneinander getrennte Kollektive handelt (Fehlklassifizierung 0,81%). Mit Hilfe der so ermittelten DF wurden nun die Gesamtgrößen  $X$  für das übrige Untersuchungsmaterial (330 Bäume) berechnet und deren Häufigkeitsverteilung gezeichnet (Abb. 27). Aus dieser Gesamtkurve läßt sich zweierlei ablesen:

1. Es treten zwei geschlossene Blöcke auf, ohne weitere deutliche Nebengipfel, die auf klar abgegrenzte Formen, Unterarten oder wie wir es sonst nennen wollen, hinweisen.

2. Der Überschneidungsbereich der beiden Blöcke ist trotzdem beträchtlich groß. Das bedeutet, daß sich zweifelhafte Individuen aus diesem Bereich nicht mit Sicherheit der einen oder anderen Art zuordnen lassen, solange sie nur nach morphologischen Merkmalen beurteilt werden.

Im Hinblick auf das Hauptproblem der vorliegenden Untersuchung bedeutet dies folgendes: In unserem Untersuchungsgebiet, das nur einen kleinen Ausschnitt aus dem Gesamtareal beider Birkenarten darstellt, finden wir eine relativ klare Trennung dieser beiden Arten, ohne daß jedoch eine gewisse Überschneidung ausge-

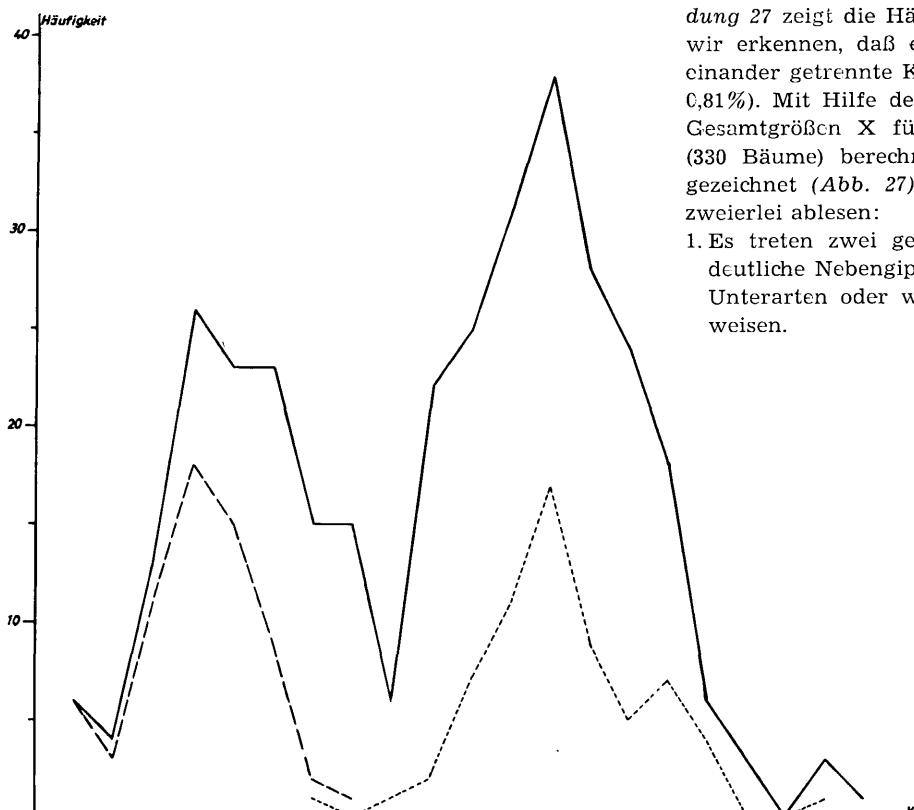


Abb. 27. — Häufigkeitsverteilungen der Gesamtmaße  $X$ .  
— Gesamtmaterial — — pendula - - - pubescens.

schlossen werden kann. Weiterhin lassen sich von diesen beiden Arten keine weiteren fest umrissenen Formen abtrennen, zumindest nicht mit den hier angewandten Methoden.

Anmerkung: Die experimentellen Untersuchungen wurden durch eine Beihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglicht. Die Berechnungen zur Diskriminanzanalyse konnten am Rechenzentrum der Universität Kiel durchgeführt werden. Besonderer Dank gebührt meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. RAABE sowie den Herren Prof. Dr. LANGNER und Dr. STERN vom Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung in Schmalenbeck.

### Zusammenfassung

Auf Grund der nacheiszeitlichen Vegetationsgeschichte Mitteleuropas müssen beide Birkenarten, *Betula pendula* ROTH und *B. pubescens* EHRH., heute im ganzen Untersuchungsgebiet als urwüchsig angesehen werden. In großen Teilen des Gebietes sind durch Menschenhand die natürlichen Birkenvorkommen stark reduziert worden. Die ökologische Amplitude beider Arten ist groß. Speziell an einen Standort gebundene Formen konnten nicht nachgewiesen werden. Außer den bereits bekannten konnten im Untersuchungsgebiet keine weiteren triploiden Bäume gefunden werden. An künstlichem Kreuzungsmaterial durchgeführte cytologische Untersuchungen ergaben, daß sowohl die männliche als auch die weibliche Fertilität der triploidischen Pflanzen gering ist. Unter den von diesen Pflanzen gebildeten Pollenkörnern sind nur solche mit euploidem Chromosomensatz funktionsfähig, während bei den entsprechenden Embryosäcken auch solche mit aneuploidem Chromosomensatz zur Befruchtung gelangen. Die Pollenkonkurrenz spielt dabei eine große Rolle, wie die unterschiedlichen Ergebnisse bei künstlicher und natürlicher Bestäubung zeigen. Unreduzierte Gameten kommen hin und wieder vor, so daß sich unter den Nachkommen triploider Pflanzen auch Pentaploide finden lassen. Mit Hilfe der Hybridindexmethode wird nachgewiesen, daß — entgegen mehrfach geäußerten anderen Meinungen — die Hybridformen in der Natur, wenn überhaupt, so nur eine ganz geringe Rolle spielen. Das gleiche Ergebnis liefert auch die Diskriminanzanalyse, mit deren Hilfe außerdem die Vermutung bestätigt werden konnte, daß die  $F_1$ -Generation (*B. pubescens*  $\times$  *pendula*) in ihrer morphologischen Ausbildung der *Betula pubescens* sehr nahe steht.

### Summary

Title of the paper: Investigations to ecological and genetical problems of birches.

The postglacial development of vegetation in central Europe shows that both the species of birch, *Betula pendula* ROTH and *B. pubescens* EHRH., must be considered as original today in the investigated area. In great parts of this area birch is much reduced by men. The ecological amplitude of both species is wide. Special types which are connected with a definite site are not be stated. No further triploid trees had been investigated beside the already known ones. Cytological investigations on artificial cross-breeding material stated the mean fertility — both male and female — of triploid plants. The pollen produced by these plants is only fertile with an euploid chromosome-set. The embryosacs are also fertilized with aneuploid chromosome-set. The different results of artificial and natural pollinations stated that pollen competition is of great importance. Not reduced gametes occur sometimes, and that is the cause of pentaploids also found among offspring of triploid plants. The hybrid-index method proved,

hybrids, if of any importance at all, are of minor importance in nature. The same result stated the discriminant analyse. By the method could be proved the presumption, that  $F_1$  generation (*Betula pendula*  $\times$  *B. pubescens*) is morphologically closely related to *B. pubescens*.

### Résumé

Titre de l'article: Recherche sur les problèmes écologiques et génétiques concernant les bouleaux.

L'étude de la végétation postglaciaire en Europe Centrale montre que les deux espèces de bouleaux, *Betula pendula* ROTH et *B. pubescens* EHRH., doivent être considérés, aujourd'hui, comme autochtones. Dans la région étudiée le bouleau a été considérablement réduit par l'homme dans des zones importantes. L'amplitude écologique des deux espèces est large. On ne peut affirmer qu'il existe des types spéciaux liés à une station particulière. On n'a pas recherché et étudié de nouveaux arbres triploïdes en plus de ceux déjà connus. Les recherches cytologiques sur le matériel issu de croisements artificiels permettent de connaître la fertilité moyenne, mâle et femelle, des plants triploïdes. Le pollen produit par ces plants n'est fertile qu'avec un stock chromosomique euploïde. Les sacs embryonnaires sont fertilisés avec un stock chromosomique aneuploïde. Les divers résultats de pollinisations naturelles et artificielles montrent que la concurrence entre les grains de pollen est très importante. Il arrive qu'il se produise parfois des gamètes non réduits, ce qui est la cause de pentaploïdes que l'on trouve également dans la descendance des plants triploïdes. La méthode de l'index d'hybridité montre que les hybrides ont peu ou pas du tout d'importance dans la nature. L'analyse discriminatoire donne les mêmes résultats. Cette étude a permis de confirmer l'hypothèse que la  $F_1$  du croisement *Betula pendula*  $\times$  *B. pubescens* est morphologiquement plus proche de *B. pubescens*.

### Literatur

- ANDERSON, E.: Introgressive Hybridization. London, New York (1949). — ANDERSON, E., and HUBRICHT, L.: Hybridization in *Tradescantia* III. Evidence of introgressive hybridization. Amer. J. Bot. 25, 396—402 (1938). — ASCHERSON, P. and GRAEBNER, P.: Flora des nordostdeutschen Flachlandes. Berlin (1898/99). — BEHRNDT, G.: Zur Birkenzüchtung. Z. Forstgenetik 1, 33—35 (1951). — BUCHWALD, K.: Wald- und Forstgesellschaften der Revierförsterei Diensthoop, FA Syke b. Bremen. Angew. Pflanz. soziol. Nr. 1, Stolzenau (1951 a). — BUCHWALD, K.: Bruchwaldgesellschaften im Großen und Kleinen Moor, FA Danndorf (Drömling). Angew. Pflanz. soziol. Nr. 2, Stolzenau (1951 b). — CLAPHAM, TUTIN and WARBURG: Flora of the British Isles. Cambridge (1952). — DARLINGTON, C. D., and WYLIE, A. P.: Chromosome Atlas of Flowering Plants. 2nd ed., London (1955). — EHRENDÖRFER, F.: Hybridogene Merkmals-Introgression zwischen *Galium rubrum* L. s. str. und *G. pumilum* MURR. s. str. Österr. bot. Ztschr. 102, 195—234 (1955). — EHRENDÖRFER, F.: Beiträge zur Naturkunde und den damit verbundenen Wissenschaften. Bd. 5 u. 6. Hannover u. Osnabrück (1789, 1791). — EIFLER, I.: Artkreuzungen bei Birken. Züchter 26, 342—347 (1956). — EIFLER, I.: Kreuzungen zwischen *Betula verrucosa* und *B. pubescens*. Züchter 28, 331—336 (1958). — EIFLER, I.: Beschreibung einer Fixiermethode, die das Auszählen von Birkenchromosomen erleichtert. Züchter 29, 57—59 (1959). — EMEIS, W.: Einführung in das Pflanzen- und Tierleben Schleswig-Holsteins. Rendsburg (1950). — FIRBAS, F.: Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördl. der Alpen. Bd. I. Jena (1949). — FIRBAS, F. u. I.: Zur Frage der größten statistischen Pollendiagnosen. Beih. Bot. Cbl. LIV, Abt. B, 329—335 (1935). — GOODWIN, R. H.: The cytogenetics of two species of *Solidago* and its bearing on their polymorphism in nature. Amer. J. Bot. 24, 425—432 (1937). — GUNNARSSON, I. G.: Monografi över Skandinaviens Betulæ. Arlöv (1925). — HEISKANEN, V.: Raudus- ja hieskoivun laatu eri kasvupaikoilla. (Quality of the common birch and the white birch on different sites.) Mitt. Forstl. Versuchsans. Finnländs 48 (1958). — HELMS, A., och JÖRGENSEN, C. A.: Birkene paa Maglemose.

- Bot. Tidsskr. 39, 57—133 (1925). — HERMANN, F.: Flora von Nord- und Mitteleuropa. Stuttgart (1956). — IVESEN, J.: Landnam i Danmarks Stenalder. Danm. Geol. Unders. II, 6. 7—38 (1941). — JENTYS-SZAFEROWA, J.: Biometrical studies on the collective species *Betula alba* L. I. Inst. Rech. Forêts Doman. Pologne. Warszawa (1937). — JENTYS-SZAFEROWA, J.: Biometrical studies on the collective species *Betula alba* L. II. item (1938). — JENTYS-SZAFEROWA, J.: Analysis of the collective species *Betula alba* L. Part I. Aim and method of the work on the example of *Betula verrucosa* EHRL. Bull. Int. Acad. Pol. sc. et lett., Cl. sc. math. et nat., Ser. B (I). Krakau (1949). — JOHNSSON, H.: Växtförädling av björk — mäl och medel. Svensk Papperstidn. 44 (1941). — JOHNSSON, H.: Triploidy in *Betula alba* L. Bot. Notiser 1944, 85—96. — JOHNSSON, H.: Interspecific hybridization within the genus *Betula*. Hereditas 31, 163—176 (1945). — JOHNSSON, H.: Progeny of triploid *Betula verrucosa* EHRL. Bot. Notiser 1946, 285—290. — JOHNSSON, H.: Studies on birch species hybrids I. Hereditas 35, 115—135 (1949). — KIRCHNER, O. v., LOEW, E., und SCHRÖTER, C.: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. II, 1. Stuttgart (1911). — KLAHN, F. U.: Untersuchungen über das Artenproblem des Formenkreises *Betula alba* L. unter morphologisch-zytogenetischer Betrachtungsweise. Diss. Göttingen (1950). — KLAHN, F. U., und RUNDQUIST, E.: Die Birke. Eine Zusammenfassung der neuesten Untersuchungsergebnisse in forstbotanischer und forstbenützlicher Hinsicht und zur waldbaulichen Behandlungswise dieser Holzart. Allg. Forst- und Jagdzeitg. 123, (1952). — LINNAEUS, C.: Species plantarum. Holmiae (1753). — LÖWE, A.: A new triploid *Betula verrucosa*. Svensk bot. Tidsskr. 38, 381—393 (1944). — MANG, F.: Dendrologischer Teilbericht über die Exkursion des Botanischen Vereins zu Hamburg vom 27. 5. 1962 in den Kisdorfer Wohld. Als Msgr. vervielf. Hamburg 1962. — MANSFELD, R.: Verzeichnis der Farn- und Blütenpflanzen des Deutschen Reiches. Ber. dtsch. bot. Ges. 58a, (1940). — MORGENTHALER, H.: Beiträge zur Kenntnis des Formenkreises der Sammelart *Betula alba* L. Diss. Zürich (1915). — NATHO, G.: Variationsbreite und Bastardbildung bei mitteleuropäischen Birkensippen. Feddes Repert. 61, 211—273 (1959). — OEHLER, E.: Art- und Gattungskreuzungen. In: Roemer-Rudorf, Handb. Pflanz.züchtung Bd. 1, 2. Aufl., 563—511. Berlin (1958). — OVERBECK, F., und SCHMITZ, H.: Zur Geschichte der Moore, Marschen und Wälder Nordwestdeutschlands. I. Mitt. Provinz.st. Naturdenkmalpfl., Heft 3, 1—179. Hannover (1931). — PRIEHÄUSER, G.: Der Formenkreis von *Betula verrucosa* und *B. pubescens* im Bayrischen Wald. Mitt. Staatsforstverw. Bayerns, 27. Heft (1952). — REESE, G.: Euploidie, Aneuploidie und B-Chromosomen bei *Caltha palustris* L. Planta 44, 203—268 (1954). — REGEL, E.: Bemerkungen über die Gattungen *Betula* und *Alnus*. Bull. Soc. Imp. Nat., Moscou, 38 (1865). — ROTH, A. W.: Tentamen florae germanicae. I. Leipzig (1788). — RUBNER, K.: Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaus. Radebeul u. Berlin (1953). — SCHMUCKER, Th.: Die Baumarten der nördlich-gemäßigten Zone und ihre Verbreitung. Silvae Orbis, Bd. 4 (1942). — SCHÜTRUMPF, R.: Pollenanalytische Untersuchungen der Magdalenen- und Lyngby-Kulturschichten der Grabung Stellmoor. Nachr. blatt Dtsch. Vorzeit 11, 231—238 (1935). — SCHÜTRUMPF, R.: Paläobotanisch-pollenanalytische Untersuchung der paläolithischen Rentierjägerfundstätte von Meendorf bei Hamburg. Ver. Arch. Reichsinst. 1, 1—54 (1936). — SCHÜTRUMPF, R.: Die pollenanalytische Untersuchung der Rentierjägerfundstätte Stellmoor in Holstein. In: A. Rusr, Die alt- und mittelsteinzeitlichen Funde von Stellmoor. Neumünster (1943). — STERN, K.: Populationsgenetische Probleme in der Baumrasenforschung und Forstpflanzenzüchtung. Schweiz. Z. Forstwesen 109, 458—477 (1958). — STERN, K.: Bericht über die 6. Tagung der Arbeitsgemeinschaft für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung 1958. Silva Genetica 8, 123—125 (1959). — STERN, K.: Über einen grundsätzlichen Unterschied der forstlichen Saat- und Pflanzgesetzgebung in der Schweiz und der Bundesrepublik Deutschland. Schweiz. Z. Forstwesen 111, 145—163 (1960). — TISCHLER, G.: Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 's-Gravenhage (1950). — TÜKEN, R.: Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. Mitt. flor.-soziol. Arb.gemeinsch. Niedersachs., Heft 3. Hannover (1937). — WEBER, E.: Betrachtungen zur Diskriminanzanalyse. Z. Pflanzenzüchtung 38, 1—36 (1957). — WEBER, E.: Genetische Analysen von Merkmalen mit fluktuierender Variabilität auf mendelistischer Basis. Diss. Stuttgart-Hohenheim (1958). — WETTERSTEIN, W. v., und PROPACH, H.: Sichtungsarbeit zur Birkenzüchtung. Züchter 11, 279—280 (1939). — WOODWORTH, R. H.: Cytological studies in the *Betulaceae*. I. *Betula*. Bot. Gaz. 87, (1929).

## On the Chromosomes of *Pseudotsuga macrocarpa* and *Pseudotsuga menziesii*

By H. CHRISTIANSEN

The Genetic Laboratory of the Royal Veterinary and Agricultural College, Copenhagen, and The Danish state Forestry's Tree Improvement Station, Humlebaek, Denmark.

(Received for publication April 18, 1963)

According to GÖHRE (5) the following species of *Pseudotsuga* are known at present: *P. menziesii* (MIRBEL) FRANCO = *P. taxifolia* BRITTON and *P. macrocarpa* MAYR, both from the western part of USA; *P. japonica* BEISSNER and *P. Wilsoniana* HAYATA, both from Japan; *P. sinensis* DODE and *P. Forestii* CRAIB from China (Yuannan).

As pointed out by BARNER and CHRISTIANSEN (1) only the chromosome number of *P. menziesii* has up to now been published.

A couple of months ago the present author received by courtesy of Amanuensis B. SØGAARD, the Arboretum of the Royal Veterinary and Agricultural College, Hoersholm and The Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station, USA Forest Service, Berkeley, California, a small quantity of seeds of *Pseudotsuga macrocarpa* MAYR. Using this material it was possible to determine the chromosome number of this species; it is  $2n = 24$ .

The chromosome number was counted on root tip metaphases after treatment in 0.25% colchicine for 4 hours, fixation in Carnoy, hydrolyzation in 1n HCL at 60° C. 12 min., staining in Feulgen 30—60 min., treatment with Pectozyme 30—60 min. and squash in 45% acetic acid.

As shown in Figs. 1 and 2 the 24 chromosomes of *P. macrocarpa* fall in two groups: 12 chromosomes with median or submedian constrictions and 12 shorter heterobrachial chromosomes. No mitotic irregularities were observed.

If we compare the idiogram of the chromosomes of *P. macrocarpa* (Fig. 2) with the idiograms of the chromosomes of *P. menziesii* var. *viridis* and *Larix* shown in Figs. 7, 8 and 9 of (1), it will be seen that the idiogram of *P. macrocarpa* has the same characteristic appearance as that of *Larix*. It also corresponds closely to the constructed idiogram of the chromosomes of *P. menziesii* in which the two pairs of telocentrics were replaced by 2 chromosomes with median constrictions thereby making the chromosome number  $2n = 24$  (cf. [1]).

Thus there is a close relationship not only between the ovules and pollination mechanisms of *Larix* and *Pseudotsuga* (cf. DOYLE [3] and [1]), but also as regards the morphology of the chromosome complements.

We have now the chromosome numbers of two species of *Pseudotsuga* viz.: *Pseudotsuga menziesii*  $2n = 26$  and *P. macrocarpa*  $2n = 24$ . As some doubt has been expressed as