

damage. Damage was appreciable only on *P. strobiformis* and in that species was worst on the origins from southern Arizona. Even on these, injury was limited to the needles; buds and cambium did not suffer.

### Summary

Trees grown from seed collected in 51 natural stands of *Pinus flexilis* and *P. strobiformis* were grown in two Michigan and one Nebraska plantations. The species were distinctly different in growth rate. *P. strobiformis* from Ari-

zona and New Mexico was uniformly rapidly growing, attaining average heights of 1.3 to 1.6 m at age 9 from seed; a single Texas origin grew faster. That species had dark blue-green foliage and suffered moderate winter injury at one site. For convenience, *P. flexilis* was divided into northern (n. Utah and N. Colorado northward), southwestern (sw. Colorado, s. Utah) and southeastern (Wyoming-Nebraska border, se. Colorado, n. New Mexico) races. The northern, southeastern and southwestern races grew about 20, 30 and 45 percent as tall respectively as *P. strobiformis*. Most *P. flexilis* origins were yellow-green and suffered no winter injury.

## Wechselwirkung zwischen nicht allelen Genen bei Pappelhybriden

VON GUSTAV VINCENT und † MIROSLAV POLNAR<sup>1)</sup>

Der Züchtungserfolg mittels Hybridisation setzt nicht nur eine sorgfältige Auswahl der Elternpaare, sondern auch eine gerichtete (direktionelle) Selektion der aus einzelnen Kreuzungen entstandenen Hybrid-Sämlingen voraus. In unserer früheren Studie (VINCENT und POLNAR 1970) haben wir der Auswahl von Elternpaaren Aufmerksamkeit gewidmet. Diese Studie soll einen Beitrag zur Bewertung der gerichteten Selektion von Hybrid-Sämlingen liefern.

Wir sind von der Heterogenität der Nachkommenschaften folgender Kreuzungen ausgegangen:

*Populus generosa* Kunovice X *P. 'serotina'* Praha 1,  
*Populus generosa* Kunovice X *P. 'serotina'* Praha 2,  
*P. generosa* Kunovice X *P. 'serotina'* Praha 3,  
*P. generosa* Kunovice X *P. 'serotina'* Hradec Králové,  
*P. generosa* Kunovice X *P. nigra* Stará Boleslav,

*P. 'grandis'* Kunovice X *P. 'serotina'* Praha 1,  
*P. 'grandis'* Kunovice X *P. 'serotina'* Praha 2 und  
*P. 'grandis'* Kunovice X *P. tacamahaca* Nemilkov.<sup>2)</sup>

Da die Mutterbäume und die meisten Vaterbäume der aus diesen Kreuzungen entstandenen Hybrid-Sämlinge heterozygot waren, ging es bei ihrer ersten Nachkommenschaft um eine Generation, in welcher die Verteilung der ungleichen Phänotypen der üblichen Frequenz der einzelnen Phänotypen in der Generation F, der homozygoten Eltern entsprach. Die Aufspaltungen von Phänotypen ergeben — nach dem MENDEL'schen Kombinationsgesetz — in den F<sub>2</sub>-Populationen der homozygoten Eltern oder in den F<sub>1</sub>-Populationen der heterozygoten Eltern bei dominanten Allelen und bei difaktorieller Veranlagung folgende Zahlenverhältnisse:

$$AaBb \times AaBb \rightarrow \begin{cases} 9 A-B- & /= 1AABB + 2AaBB + 2AABb + 4AaBb/ \\ 3 aaB- & /= 1aaBB + 2aaBb/ \\ 3 A-bb & /= 1AAbb + 2Aabb/ \\ 1 aabb & \end{cases}$$

$$\begin{aligned} 9 : 7 &= 9 : 3 + 3 + 1/ \\ 13 : 3 &= /9 + 3 + 1/ : 3 \\ 12 : 3 : 1 &= /9 + 3/ : 3 : 1 \\ 15 : 1 &= /9 + 3 + 3/ : 1 \end{aligned}$$

Bald nach der Wiederentdeckung der MENDEL'schen Gesetze hat man Ausnahmen von diesen monogenischen Zahlenverhältnissen festgestellt. Eine freie Kombination der Elternmerkmale in der Nachkommenschaft kann dann erwartet werden, wenn Loci mit Genen, welche einzelne Merkmale bestimmen, in unterschiedlichen Chromosomenpaaren sich befinden. Die Koppelung der Gene (genes linkage) in einem Chromosomenpaar führt zu Abänderungen der erwähnten Zahlenverhältnisse. Man muß auch die Wechselwirkung zwischen Genen (genes interaction) von zwei oder mehreren Chromosomenpaaren in Betracht ziehen. Durch diese sog. nichtallele Wechselwirkung zwischen zwei Loci wird das Spaltungsverhältnis 9 : 3 : 3 : 1 dadurch geändert, daß zwei oder drei von vier spaltenden Typen einen gleichen Phänotypus besitzen. Wir können dann in der Nachkommenschaft nur zwei oder drei Typen unterscheiden, und wir addieren die Zahl der Individuen mit gleichem Phänotypus. Die nichtallele Wechselwirkung führt üblich zu folgenden Zahlenverhältnissen:

Bei der Kreuzung der ausgewählten und in der früheren Studie (VINCENT und POLNAR 1970) beschriebenen Pappelhybriden haben wir von allem die Wechselwirkung zwischen den nicht allelen Genen verfolgt. In jeder, durch die Kreuzung der gleichen Eltern erhaltenen Nachkommenschaft haben wir bei einzelnen Sämlingen folgende Merkmale charakterisiert:

die Farbe der Blätter bei ihrer Entfaltung,  
die Farbe der Blätter nach abgeschlossener Entwicklung,  
die Form der Blattspreite,  
die Geradschaftigkeit des Stammes,  
die Wuchsform.

In jeder Gruppe — Population von Sämlingen, welche dieselben Eltern besaßen, hat man die Verteilung der Phänotypen mit gleicher Blattfarbe, Blattform, Blattrand, Rindenfarbe, Stamm- oder Wuchsform festgestellt und dadurch die empirischen, nach diesen Merkmalen bestimmten Spaltungsverhältnisse ausgedrückt.

<sup>1)</sup> Die von Ing. MIROSLAV POLNAR geleistete wissenschaftliche Arbeit in der Forschungsanstalt für Forstwirtschaft und Jagdwesen, Station Uherské Hradiště — Kostelany n/M. wurde am 14. August 1971 durch sein frühzeitiges Ableben unterbrochen.

Die Anschrift von Doc. Dr. GUSTAV VINCENT DrSc.: Institut für experimentelle Botanik der Akademie der Wissenschaften, Brno, Poříčí 3b, Tschechoslowakei.

<sup>2)</sup> Nähere Angaben über die erwähnten Mutter- und Vaterbäume siehe G. VINCENT und M. POLNAR 1970.

Tabelle 1.

Hybride	Farbe der Blätter bei ihrer Entfaltung	Zahl der Sämlinge	Empirisches Spaltungsverhältnis		Theoretisches Spaltungsverhältnis		Farbe der Blätter im Sommer	Zahl der Sämlinge	Empirisches Spaltungsverhältnis		Theoretisches Spaltungsverhältnis	
			$\chi^2$	P	$\chi^2$	P			$\chi^2$	P		
P. generosa Kunovice x P. 'serotina' Praha 1	rotbraun	15	2,5 : 13,6	3 : 13	0,76	0,40	hellgrün	67	10,0 : 5,9	9 : 7	1,86	0,20
	grün	83					dunkelgrün					
P. generosa Kunovice x P. 'serotina' Praha 2	rotbraun	37	3,2 : 12,8	3 : 13	0,12	0,77	hellgrün	122	9,4 : 6,5	9 : 7	0,74	0,40
	grün	150					dunkelgrün					
P. generosa Kunovice x P. 'serotina' Praha 3	rotbraun	16	1,6 : 14,4	3 : 13	7,8	0,01	hellgrün	96	9,0 : 7,0	9 : 7	-	1,00
	grün	141					dunkelgrün					
P. generosa Kunovice x P. 'serotina' Hradec Král.	rotbraun	26	2,4 : 13,5	3 : 13	1,6	0,24	hellgrün	108	9,3 : 6,7	9 : 7	0,27	0,60
	grün	148					dunkelgrün					
P. generosa Kunovice x P. nigra Stará Boleslav	rotbraun	8	0,9 : 15,1	1 : 15	0,20	0,67	hellgrün	53	5,3 : 10,7	7 : 9	7,39	0,01
	grün	141					dunkelgrün					
P. 'grandis' Kunovice x P. 'serotina' Praha 1	rotbraun	5	0,9 : 15,0	1 : 15	0,061	0,60	hellgrün	55	9,3 : 6,7	9 : 7	0,13	0,72
	grün	84					dunkelgrün					
P. 'grandis' Kunovice x P. 'serotina' Praha 2	rotbraun	8	0,7 : 15,3	1 : 15	0,78	0,40	hellgrün	115	9,8 : 6,2	9 : 7	2,20	0,16
	grün	165					dunkelgrün					
P. 'grandis' Kunovice x P. tacamahaca Nemilkov	rotbraun	-	- : 16,0	-	-	-	hellgrün	51	12,1 : 3,8	13 : 3	1,11	0,30
	grün	62					dunkelgrün					

Die empirisch festgestellte Phänotypenverteilung wich in den meisten Populationen der aus gleichen Eltern entstammenden Hybrid-Sämlingen vom theoretischen, nach MENDEL'SCHEN Gesetzen berechneten Spaltungsverhältnis ab. Es war deshalb notwendig mit Hilfe des  $\chi^2$ -Testes zu prüfen, ob die empirisch bestimmten Angaben den theoretischen Voraussetzungen entsprechen.

Unsere Beobachtungen gliedern wir nach den Ergebnissen, welche wir bei der Vertretung der Phänotypen mit bestimmten Merkmalen in einzelnen Hybrid-Populationen der gleichen Eltern festgestellt haben.

#### a) Vertretung der Phänotypen mit ungleicher Blattfarbe:

Die Unterschiede zwischen der Blattfarbe einzelner Sämlinge gleicher Eltern waren oft sowohl bei der Blattentfaltung, als auch bei den Blättern mit abgeschlossener Entwicklung merkbar. Im Frühling und auch im Sommer war es möglich die meisten Individuen der gleichen Population in zwei gleichgetönte Gruppen einzuteilen (siehe Tabelle 1).

Im Frühling wurden Sämlinge mit rotbraun gefärbten Blättern von Sämlingen mit grünen Blättern deutlich und klar unterscheidbar. Im Sommer waren die Unterschiede in den Farbtönen zwischen den Sämlingen der gleichen Eltern weniger deutlich. Man konnte nur Sämlinge mit dunkelgrünen, vereinzelt bräunlich schattierten Blättern von den Sämlingen mit hellgrünen oder teilweise gelbgrünen Blättern unterscheiden.

Bei den Hybrid-Sämlingen *P. generosa* × *P. nigra* war das empirisch festgestellte Spaltungsverhältnis der Phänotypen mit rotbraunen und grünen Blättern bei ihrer Entfaltung nahe dem Verhältnis 1 : 15 ( $P = 0,67$ ). Demgegenüber wurde im Sommer die Signifikanz des Zahlenverhältnisses der Phänotypen mit hell- und dunkelschattierten Blättern nicht festgestellt.

Das Spaltungsverhältnis der Hybriden *P. generosa* × *P. 'serotina'* wurde bei zwei Populationen mit 3 : 13 im Frühling bestimmt ( $P = 0,40, 0,77$ ). Im Sommer näherte sich das Zahlenverhältnis der Phänotypen mit hell und dunkel schattierten Blättern in vier Populationen dem Verhältnis 9 : 7 ( $P = 0,20, 0,40, 1,00, 0,60$ ).

Das Spaltungsverhältnis 1 : 15, das die Frequenz der Sämlinge mit rotbraunen und der Sämlinge mit grünen

Blättern im Frühling ausgedrückt hat, kann bei zwei Populationen der Hybride *P. 'grandis'* × *P. 'serotina'* als signifikant bezeichnet werden ( $P = 0,80, 0,40$ ). Das Zahlenverhältnis 9 : 7 der Phänotypen der gleichen Populationen schien im Sommer wahrscheinlich nur bei einer Population ( $P = 0,72$ ).

Bei den Hybriden *P. 'grandis'* × *P. tacamahaca* waren Sämlinge mit rotbraun sich entfaltenden Blättern nicht vertreten. Im Sommer konnte man aber Phänotypen mit hell- und dunkelgrünen Blättern unterscheiden und das Zahlenverhältnis dieser Phänotypen auf 13 : 1 schätzen ( $P = 0,30$ ) (siehe Tabelle 1).

#### b) Vertretung der Phänotypen mit ungleicher Blattspreite und Blattrand:

Bei den Hybrid-Sämlingen haben wir Phänotypen mit deltoiden Blättern, die eine geradlinige oder gebrochene Basis besaßen, von den Phänotypen mit ovalen Blättern und einer abgerundeten Basis unterschieden. Die erste Blattform ist charakteristisch für Schwarzpappeln (Sektion *Aigeiros*), die zweite für Balsampappeln (Sektion *Tacamahaca*). Dem Blattrand nach haben wir die Sämlinge der gleichen Eltern entweder zu den Phänotypen mit gesägtem oder zu den Phänotypen mit gekerbtem Blattrand gerechnet (siehe Tabelle 2).

Bei den Hybriden *P. generosa* × *P. 'serotina'*, *P. generosa* × *P. nigra* und *P. 'grandis'* × *P. tacamahaca* überwogen die Phänotypen mit ovalen Blättern. Das Aufspaltungsverhältnis beider Phänotypen bei den ersten zwei Hybriden war 7 : 9 ( $P = 0,87, 0,68, 0,18, 0,75, 1,00$ ). Das Spaltungsverhältnis der Hybride *P. grandis* × *P. tacamahaca* wurde auf 3 : 13 festgestellt ( $P = 0,93$ ).

Demgegenüber bei den Schwarzpappelhybriden: Bei *P. 'grandis'* × *P. 'serotina'* war die Vertretung der Phänotypen mit deltoiden Blättern größer, als der Phänotypen mit ovalen Blättern. Das Zahlenverhältnis beider Phänotypen wurde in einer Population mit 9 : 7 ( $P = 0,89$ ) bestimmt. Da aber auch in diesen Populationen der Schwarzpappelhybriden Sämlinge mit abgerundeter Blattbasis vertreten waren, kann man nicht die Form der Blattbasis als typisches Unterscheidungsmerkmal der Schwarz- und Balsampappeln heranziehen.

Tabelle 2.

Hybride	Form der Blattspreite	Zahl der Sämlinge	Empirisches Spaltungsverhältnis		Theoretisches Spaltungsverhältnis		Blattrand	Zahl der Sämlinge	Empirisches Spaltungsverhältnis		Theoretisches Spaltungsverhältnis	
			$\chi^2$	P	$\chi^2$	P			$\chi^2$	P		
P. generosa Kunovice	deltoid	46	6,9 : 9,0		7 : 9		gesägt	92	13,7 : 2,2		13 : 3	
P. 'serotina' Praha 1	oval	61					0,029					
P. generosa Kunovice	deltoid	87	6,7 : 9,2		7 : 9		gesägt	183	14,2 : 1,8		13 : 3	
P. 'serotina' Praha 2	oval	119					0,185					
P. generosa Kunovice	deltoid	65	6,1 : 9,9		7 : 9		gesägt	142	13,3 : 2,7		13 : 3	
P. 'serotina' Praha 3	oval	106					2,20					
P. generosa Kunovice	deltoid	79	6,8 : 9,2		7 : 9		gesägt	152	13,1 : 2,9		13 : 3	
P. 'serotina' Hradec Král.	oval	107					0,105					
P. generosa Kunovice	deltoid	70	7,0 : 9,0		7 : 9		gesägt	131	13,1 : 3,0		13 : 3	
P. nigra Stará Boleslav	oval	90					-					
P. 'grandis' Kunovice	deltoid	51	8,6 : 7,4		9 : 7		gesägt	83	14,0 : 2,0		13 : 3	
P. 'serotina' Praha 1	oval	44					0,019					
P. 'grandis' Kunovice	deltoid	120	10,2 : 5,7		9 : 7		gesägt	141	11,9 : 4,0		13 : 3	
P. 'serotina' Praha 2	oval	68					7,65					
P. 'grandis' Kunovice	deltoid	13	3,1 : 12,9		3 : 13		gesägt	66	15,7 : 0,2		15 : 1	
P. tacamahaca Nemilkov	oval	54					0,013					

Phänotypen mit gesägtem Blattrand waren in allen beobachteten Populationen mehr vertreten als Phänotypen mit gekerbtem Blattrand. In der Population der Hybride *P. generosa* × *P. nigra*, sowie in zwei Populationen der Hybride *P. generosa* × *P. 'serotina'* hat man das Zahlenverhältnis der Sämlinge mit gesägtem und mit gekerbtem Blattrand auf 13 : 3 bestimmt, wobei P bei der ersten Population größer als 0,95 war und bei den zwei anderen Populationen 0,47 und 0,87 betrug (siehe Tabelle 2).

#### c) Vertretung der Phänotypen mit ungleicher Rindenfarbe:

Die meisten Hybrid-Sämlinge derselben Eltern konnte man nach der Rindenfarbe in zwei Gruppen einteilen und zwar Phänotypen, die eine rötlichbraune Rinde besaßen und Phänotypen mit grüner Rinde.

Das Zahlenverhältnis dieser Phänotypen in den Populationen der Hybride *P. generosa* × *P. 'serotina'*, sowie *P. 'grandis'* × *P. 'serotina'* näherte sich dem Verhältnis 13 : 3 bei P = 0,82, 0,36, 0,37, 0,64. In den Populationen der Hybride *P. generosa* × *P. nigra*, sowie *P. 'grandis'* × *P. tacamahaca* konnte man demgegenüber das Zahlenverhältnis gleicher Phänotypen 9 : 7 als wahrscheinlich betrachten (P = 0,34, 0,41) (siehe Tabelle 3).

#### d) Vertretung der Phänotypen mit ungleicher Geradschäftigkeit ihres Stammes und mit ungleicher Verästelung:

In den Populationen der Hybride *P. generosa* × *P. 'serotina'*, sowie *P. 'grandis'* × *P. 'serotina'* konnte man Phänotypen mit geradem, leicht gebogenem und krummem Stamm unterscheiden. Die Sämlinge *P. generosa* × *P. nigra* und *P. 'grandis'* × *P. tacamahaca* enthielten nur Individuen mit geradem und leicht gebogenem Stamm.

Die experimentell festgestellte Vertretung der drei erwähnten Phänotypen der ersten zwei Hybriden entsprach nur bei einer Population der Hybride *P. 'grandis'* × *P. 'serotina'* dem Spaltungsverhältnis 12 : 3 : 1 (P = 0,82). Bei vier Populationen der Hybride *P. generosa* × *P. 'serotina'* und bei einer Population der Sämlinge *P. 'grandis'* × *P. 'serotina'* wurde die Signifikanz des letzten Zahlenverhältnisses nicht bestätigt.

Bei den Hybriden *P. generosa* × *P. nigra* hat man das Spaltungsverhältnis der Phänotypen mit geradem und

leicht gebogenem Stamm auf 7 : 9 (P = 0,89) und bei den Sämlingen *P. 'grandis'* × *P. tacamahaca* mit 13 : 3 (P = 0,64) festgestellt (siehe Tabelle 4).

Alle beobachteten Sämlinge verrieten schon im ersten Jahre ihre Veranlagung zum axialen oder ästigen Wuchs. Die Phänotypen mit axialem Wuchs überwogen in allen studierten Populationen. Die Signifikanz des Zahlenverhältnisses der axialen und ästigen Phänotypen 13 : 3 wurde bei der Population *P. generosa* × *P. nigra* (P = 0,76) und *P. 'grandis'* × *P. tacamahaca* (P = 0,65), sowie bei zwei Populationen *P. 'grandis'* × *P. 'serotina'* (P = 0,68, 0,60), aber nur bei einer Population *P. generosa* × *P. 'serotina'* bestätigt. In drei Populationen der letzten Hybride haben die empirisch bestimmten Spaltungsverhältnisse der Phänotypen mit axialem und ästigem Wuchs nicht dem Zahlenverhältnis 13 : 3 nahe gestanden (siehe Tabelle 4).

### Schlußfolgerung

1) Durch Kreuzung der Pappelhybriden, sowie durch Kreuzung der Pappelhybriden mit nicht gekreuzten Pappelarten

Tabelle 3.

Hybride	Farbe der Stammrinde	Zahl der Sämlinge	Empirisches Spaltungsverhältnis		Theoretisches Spaltungsverhältnis	
			$\chi^2$	P	$\chi^2$	P
P. generosa Kunovice	rotbraun	86	12,8 : 3,1		13 : 3	
P. 'serotina' Praha 1	grün	21				
P. generosa Kunovice	rotbraun	172	13,3 : 2,6		13 : 3	
P. 'serotina' Praha 2	grün	34				
P. generosa Kunovice	rotbraun	129	12,1 : 3,9		13 : 3	
P. 'serotina' Praha 3	grün	42				
P. generosa Kunovice	rotbraun	146	12,6 : 3,4		13 : 3	
P. 'serotina' Hradec Král.	grün	40				
P. generosa Kunovice	rotbraun	96	9,6 : 6,8		9 : 7	
P. nigra Stará Boleslav	grün	64				
P. 'grandis' Kunovice	rotbraun	79	13,3 : 2,7		13 : 3	
P. 'serotina' Praha 1	grün	16				
P. 'grandis' Kunovice	rotbraun	145	12,3 : 3,6		13 : 3	
P. 'serotina' Praha 2	grün	43				
P. 'grandis' Kunovice	rotbraun	39	9,3 : 6,7		9 : 7	
P. tacamahaca Nemilkov	grün	28				

Tabelle 4.

Hybride	Stamm der Sämlinge	Zahl der Sämlinge	Empirisches Spaltungsverhältnis		Theoretisches Spaltungsverhältnis		Wuchs	Zahl der Sämlinge	Empirisches Spaltungsverhältnis		Theoretisches Spaltungsverhältnis	
			$\chi^2$	P	$\chi^2$	P			$\chi^2$	P		
P. generosa Kunovice x P. 'serotina' Praha 1	gerade leicht gebogen krumm	91	13,6:1,5:0,9	12:3:1	6,7	0,04	axial ästig	74 10	14,0 : 1,9	13 : 3	2,64	0,11
		10 6										
P. generosa Kunovice x P. 'serotina' Praha 2	gerade leicht gebogen krumm	130	10,1:4,7:1,2	12:3:1	14,6	<0,001	axial ästig	142 23	13,8 : 2,2	13 : 3	2,47	0,13
		61 15										
P. generosa Kunovice x P. 'serotina' Praha 3	gerade leicht gebogen krumm	102	9,5:4,8:1,5	12:3:1	19,8	<0,001	axial ästig	112 29	12,7 : 3,3	13 : 3	0,32	0,59
		51 16										
P. generosa Kunovice x P. 'serotina' Hradec Král.	gerade leicht gebogen krumm	121	10,4:4,7:0,9	12:3:1	12,7	0,003	axial ästig	141 23	13,7 : 2,2	13 : 3	2,37	0,14
		54 11										
P. generosa Kunovice x P. nigra Stará Boleslav	gerade leicht gebogen	71	7,1 : 8,9	7 : 9	0,02	0,89	axial ästig	99 19	13,4 : 2,6	13 : 3	0,1	0,76
		89										
P. grandis Kunovice x P. 'serotina' Praha 1	gerade leicht gebogen krumm	72	12,2:2,7:1,1	12:3:1	0,4	0,82	axial ästig	51 13	12,7 : 3,2	13 : 3	0,18	0,68
		16 7										
P. 'grandis' Kunovice x P. 'serotina' Praha 2	gerade leicht gebogen krumm	125	10,6:2,6:2,7	12:3:1	35,5	<0,001	axial ästig	104 27	12,7 : 3,3	13 : 3	0,30	0,60
		31 32										
P. 'grandis' Kunovice x P. tacamahaca Nemilkov	gerade leicht gebogen	56	13,3 : 2,6	13 : 3	0,23	0,64	axial ästig	29 8	12,5 : 3,5	13 : 3	0,23	0,65
		11										

hat man heterogene Nachkommenschaften bekommen. Zu den unterschiedlichen Merkmalen der Individuen dieser Doppelhybriden wurden zusätzlich ungleiche Blattfarbe und Rindenfarbe, unterschiedliche Blattform und Gliederung des Blattrandes, sowie Unterschiede in Geradschaffigkeit der Stämme und im Wuchs der Sämlinge aufgenommen. Die Verteilung der Individuen mit ungleichen phänotypischen Merkmalen in einzelnen Nachkommenschaften gleicher Eltern haben wir durch Aufspaltungsverhältnisse ausgedrückt.

2) In den Sämlings-Gruppen der Hybride *P. generosa* × *P. 'serotina'* und *P. generosa* × *P. nigra* hat man das Spaltungsverhältnis der Phänotypen mit deltoiden, den Schwarzpappeln nahe stehenden Blättern, zu den Phänotypen mit ovalen Blättern, welche für Balsampappeln charakteristisch sind, auf 7 : 9 und bei den Hybriden *P. 'grandis'* × *P. tacamahaca* auf 3 : 13 bestimmt. Dagegen in den Populationen der Schwarzpappelhybriden (der Sektion *Aigeiros*), zu denen die Sämlinge *P. 'grandis'* × *P. 'serotina'* gehören, war der Anteil mit deltoiden Blättern bedeutend größer als der mit Blättern, die eine abgerundete Basis besaßen. Das Spaltungsverhältnis der Phänotypen mit ungleicher Blattform bei diesen Hybriden wurde auf 9 : 7 festgestellt.

3) Die Aufspaltungsverhältnisse, welche in den geprüften  $F_1$ -Populationen der heterozygoten Pappeln nach ihrer Blatt- oder Rindenfarbe, ihrer Blattform, oder ihrem Blattrand bestimmt wurden, bekräftigen die Wechselwirkung zwischen nicht allelen Genen und weisen auf difaktorielle Veranlagung dieser Merkmale hin.

4) Nach den Aufspaltungsverhältnissen, welche die Verteilung der Individuen mit ungleichem, negativem Geotropismus der Sproßachse in einzelnen geprüften Sämlingsgruppen verraten hat, konnte man vorläufig demgegenüber nicht feststellen, ob die Geradschaffigkeit des Stammes durch die Koppelung der Gene in einem Chromosomenpaar oder durch die nicht allele Wechselwirkung von zwei oder mehreren Allenpaaren bedingt ist.

5) Man kann auch die Wechselwirkung zwischen jenen Genen voraussetzen, welche den axialen oder ästigen Wuchs der geprüften Sämlingsgruppen bestimmt haben. Die Unterschiede im axialen oder ästigen Wuchs der Hybriden von

gleichen Eltern wiesen bei den Hybriden *P. generosa* × *P. 'serotina'* auf polyfaktorielle Veranlagung hin, bei den übrigen fünf Gruppen von Doppelhybriden auf eine difaktorielle Veranlagung.

Die Ergebnisse der erwähnten Beobachtungen deuten darauf hin, daß es in den Populationen von Doppelhybriden möglich ist, auf Grund der Aufspaltung von Hybriden nicht nur die Wechselwirkung zwischen nicht allelen Genen, welche einige morphologischen Merkmale bestimmen, zu verfolgen, sondern auch manche Eigenschaften, die für diese Merkmale charakteristisch sind, abzuschätzen. In Populationen der Doppelhybriden kann man dadurch sowohl die Frühteste der geprüften Sämlinge, als auch die gerichteten, wirtschaftlich effektiven Selektions-Eingriffe in die jungen Forstbestände erleichtern.

### Summary

Our study contributes to an evaluation of the directional selection of progeny obtained by hybridization of heterozygous parents mentioned in the previous study (VINCENT — POLNAR 1970). The results of our study can preliminarily be summarized as follows:

1. Through crossing of poplar hybrids and through crossing of these hybrids with the noncrossed species of poplars we have acquired progenies, from which every one was of different genetical composition. The heterogenous composition of the population from identical parents has been revealed through different criterions of individuals.

2. According to the segregation ratios, expressing the participation of individuals of different shape of leaves, it is possible to estimate the part of hybrids, which approximate the poplars of the section *Aigeiros* or the poplars of the section *Tacamahaca*. In the populations of hybrids *P. generosa* × *P. 'serotina'* and *P. generosa* × *P. nigra* the phenotypes with deltoide leaves, it means the shape, which corresponds to the poplars *Aigeiros*, and phenotypes with oval leaves, characteristic for the poplars *Tacamahaca*, were represented in the ratio 7 : 9, and in the population of hybrids *P. 'grandis'* × *P. tacamahaca* in the ratio 3 : 13. On the contrary segregation ratio of phenotypes of different shape of the leaves was 9 : 7 in the population of hybrids *P. 'grandis'* × *P. 'serotina'*, it means these phenotypes prevail, which approximate by shape of the leaves to the poplars of section *Aigeiros*.

3. Segregation ratios of phenotypes — distinguished after the different colour of their leaves and their border or after the different colour of their bark — reveals the nonallelic genes interaction and a difactoriel basis of these criterions. 4. On the contrary after the segregation ratios, found in the four seedlings-groups of hybrids *P. generosa* × *P. 'serotina'*, cannot be established if the negative geotropicity of the stem is determined by the genes linkage or by a nonallelic genes interaction of two or more allelic pairs. 5. The segregation ratios of the phenotypes with different branching of the axial or shrubby growth indicate also nonallelic genes interactions. The differences in the axial or shrubby growth by the hybrids *P. generosa* × *P. 'serotina'* reveal a polyfactoriel basis, and the same differences by the five seedlings-groups of their hybrids the difactoriel basis.

The results of these observations prove that in populations of double crossing it is possible to estimate on the basis of segregation ratios not only the nonallelic interaction of genes, determining the morphologic criterions of individuals in these populations, but also certain qualities

of their individuals, characteristic for the mentioned criterions.

In this way the directionally selection of individuals in the populations of hybrid seedlings will be more easy and will facilitate as the early test as the effective selective treatments of young forest stands.

#### Literatur

BREWBAKER, J. L.: Angewandte Genetik, Grundlagen der modernen Genetik. Bd. I. G. Fischer, Stuttgart, 1967. — FALCONER, D. S.: Introduction to Quantitative Genetics. Oliver and Boyd, London, 1960. — HRUBÝ, K.: Genetika. Nakl. CSAV, Praha, 1961. — KAPPERT, H., und RUDOLF, W.: Grundlagen der Pflanzenzüchtung. Handbuch der Pflanzenzüchtung, Bd. 1. Parey, Berlin-Hamburg, 1958. — LANGNER, W.: Ergebnisse züchterischer Arbeiten mit Schwarzpappeln. Holz-Zentralblatt 88, 2509—2511 (1962). — LOBAŠEV, M. E.: Genetika. Nakl. CSAV, Praha, 1966. — MATHER, K.: The Genetical Structure of Population. Symp. Soc. Exp. Biol. 1953, 7, 66—95. — STERN, K.: Über die Erbllichkeit des Wachstums. Züchter 26, 121—127 (1956). — VINCENT, G., und M. POLNAR: Heterosisseffekt bei Pappelhybriden. Silvae Genetica 19, 69—73, (1970).

## Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen

### V. Phänotypische Selektion und Konkurrenz

Von M. HÜHN\*)

Aus vielen experimentellen Untersuchungen ist seit langem bekannt, daß Konkurrenz zwischen im Bestand benachbart aufwachsenden Pflanzen eine der wichtigsten Ursachen für die Variation und Kovariation konkurrenzempfindlicher Merkmale in Pflanzenbeständen darstellt. Hierbei spielt die gegenseitige Beeinflussung genetisch verschiedener Individuen, die als Nachbarn im Bestand aufwachsen, eine entscheidende Rolle.

In Versuchen der Pflanzenzüchtung — dabei aber ganz besonders beim Arbeiten mit Fremdbefruchtern — ist Konkurrenzvarianz gleich Fehlervarianz zu setzen, denn Konkurrenz verschleiert die genetisch bedingten Leistungsunterschiede und erschwert so die Einschätzung der auszuwählenden besten Pflanzen. Konkurrenz ist daher der entscheidendste Störfaktor bei der für die züchterische Praxis wichtigen und unerläßlichen phänotypischen Selektion. Weiter führt Nichtberücksichtigung von Konkurrenz zur überhöhten Schätzung der genetischen Varianz und damit auch zu einer überhöhten Schätzung der Heritabilität, die für Züchtungsprogramme und deren Erfolg die entscheidende numerische Größe darstellt; es ist sicher, daß die oft nur so geringen Selektionsgewinne in Züchtungsprogrammen zum großen Teil auf die Nichtberücksichtigung von Konkurrenzeffekten zurückzuführen sind.

Wir nehmen an, daß zur Beschreibung und quantitativen Einschätzung der Konkurrenzeigenschaften einer Population jeder Genotyp X zwei Merkmale besitzt: Konkurrenzfähigkeit ( $F_X$ ) und Konkurrenzwirkung ( $W_X$ ), die beide wie normale quantitative Merkmale vererbt werden. In allen Fällen betrachten wir nur den einfachsten Fall, nämlich eine zufallspaarende Population mit nur einem einzigen spaltenden Locus, dessen beide Allele pleiotropisch die beiden Merkmale F und W ihrer Träger beeinflussen. Die

Werte der drei Genotypen AA, Aa und aa (mit den Häufigkeiten  $p^2$ ,  $2pq$  und  $q^2$ ) in den Merkmalen F und W seien ( $\gamma$ ,  $\lambda$ ,  $-\gamma$ ) bzw. ( $\delta$ ,  $\mu$ ,  $-\delta$ ) und für den phänotypischen Wert  $P_X$  der Pflanze X gelte:

$$P_X = F_X - \sum_{i(X)} W_{i(X)} \quad (1)$$

Dabei läuft die Summation  $i(X)$  über die Nachbarn der Pflanze X. Um die Effekte der Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen untersuchen zu können, wurde in (1) angenommen, daß die Umweltkomponente nur die aus Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen entstehenden Anteile enthält, daß man also alle anderen Anteile zunächst einmal vernachlässigen kann. Die folgenden Überlegungen und Ergebnisse gelten jedoch — unter gewissen einschränkenden Voraussetzungen — auch bei Vorliegen sonstiger beliebiger Umwelteinflüsse (HÜHN 1972). Für eine nähere Beschreibung des Untersuchungsmodells (1) und seiner Eigenschaften und der weiteren Voraussetzungen der folgenden Konkurrenzüberlegungen sei auf HÜHN (1969, 1970 a—c) verwiesen. In dieser Arbeit wird nur der Spezialfall rein additiver Genwirkung in den beiden Merkmalen F und W untersucht. Der allgemeine Fall mit Dominanz in den Genwirkungen und beliebigen Umwelteinflüssen soll in einer größeren theoretischen populationsgenetischen Arbeit (TAG 1972, in Vorbereitung) behandelt werden.

Im Falle rein additiver Genwirkung gilt für die Differenz  $\Delta M$  der Populationsmittel der ursprünglichen (unselektierten) Population und der nach einmaliger phänotypischer Selektion folgenden Population (nach Zufallspaarung des selektierten Teils S):

$$\Delta M = 2\Delta p (\gamma - 4\delta) \quad (2)$$

Im Spezialfall fehlender Dominanz ist der durch Selektion erzielte Gewinn also direkt proportional zu der Genfrequenzänderung; daher kann sich die weitere Betrachtung

\*) Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung in Schmalenbeck der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft.