

ten Verbreitungsgebietes einbezogen werden. Bisher fehlen Stichproben noch aus dem nördlichen Randgebiet ihrer Verbreitung, in denen sie mit *A. alba* sympatrisch ist. Ebenso standen Balkanherkünfte von *A. alba* noch nicht zur Verfügung. Darüber hinaus sind sowohl *A. borisii* regis wie *A. cephalonica* aus ihrem sympatrischen Vorkommen zu ergänzen.

### Summary

Comparative cytological investigations of the chromosome structure in *Abies borisii* regis MATT., *A. cephalonica* LOUD. and *A. alba* MILL.

From seed sampled in different sites of the distribution areas of the three species comparative cytological studies were carried out in the somatic tissue of the root tip of seedlings.

Preliminary investigations tested different staining methods suitable for a detailed identification of the morphological structure of the chromosomes.

Though the investigation was as yet limited, the 3 species revealed 3 pairs of chromosomes that seemed to be quite

similar. Further specific features in another chromosome were noticed in *A. cephalonica*, that were not observed in the other 2 species and vice versa.

In the light of the present findings the possibilities of a further extensive study regarding the relationship between *A. borisii* regis and the other two species were discussed.

Key words: *Abies borisii* regis, *A. cephalonica*, *A. alba*, chromosome identification.

### Literaturverzeichnis

BASSIOTIS, K.: Die Tannenwälder Griechenlands. Jhrsber. der Land- und Forstwirtschaft. Fakultät der Universität Thessaloniki, 1956, p. 1–98. — DARLINGTON, C. D. and LA COUR, L. F.: The handling of chromosomes. London, Allen and Unwin 1960. — ILLIES, Z. M.: The development of aneuploidy in somatic cells of experimentally produced triploid larches. Heredity 21, 379–385 (1966). — KLAHN, F. U. and WINIENSKI, J. A.: Interspecific hybridization in the Genus *Abies*. Silv. Genet. 11, 130–142 (1962). — MATTFELD, J.: Die europäischen und mediterranen Pflanzenareale. Jena 1, 22–29 (1926). — MERGEN, F. and BURLEY, J.: *Abies* Karyotyp Analysis. Silv. Genet. 13, 63–68 (1964). — REHDER, A.: Manual of cultivated trees and shrubs. New York 1958, p. 10–38.

## Bemerkungen über die Bedeutung der Populationsgenetik und der ökologischen Genetik als Basis für forstgenetische und forstpflanzenzüchterische Arbeiten

Von M. HÜHN\*)

Aus dem Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung der Christian-Albrechts-Universität in Kiel

(Eingegangen September 1975)

**Vorbemerkung:** Die nachfolgenden Ausführungen stellen die Wiedergabe eines Vortrages dar, der im Rahmen eines Kolloquiums über Probleme der Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung im August 1975 am Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung in Schmalenbeck der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft Reinbek/Hamburg gehalten wurde.

Inhaltlich handelt es sich dabei nicht um die Darstellung und Diskussion eigener wissenschaftlicher Arbeiten und Ergebnisse, sondern die folgenden Ausführungen sollen mehr in Form eines Übersichtsreferates theoretische Grundlagen verschiedener Probleme und Arbeitsgebiete aus Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung unter dem Blickwinkel einiger neuerer Entwicklungen in der Populationsgenetik und der ökologischen Genetik beleuchten, denn wir sind der Meinung, daß ein solches tieferes Verständnis der wissenschaftlichen Grundlagen züchterischer Maßnahmen bei der Planung und Durchführung von Züchtungsprogrammen unerlässlich ist.

Bei einem Teil der nachfolgenden Darlegungen aus dem Gebiet der ökologischen Genetik stütze ich mich in einigen Abschnitten stark auf ein Vorlesungsmanuskript von Prof. Dr. K. STERN — und ich habe ganz bewußt einige längere Passagen daraus in der Form von Zitaten gebracht, um die präzisen und blendend geschriebenen Formulierungen die-

ses hervorragenden Vertreters dieser neuen Blickrichtungen und Arbeitsgebiete in Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung noch einmal in Erinnerung zu bringen.

Dem Wunsch der Silvae Genetica-Schriftleitung, daß doch sicherlich ein größeres Interesse an einem solchen allgemeinen methodischen Übersichtsreferat bestehe, habe ich dann schließlich durch die Bereiterklärung zur Veröffentlichung dieses Vortrages entsprochen.

### Vortrag

„In den letzten Jahrzehnten hat die Züchtungsforschung eine Reihe von Verfahren erarbeitet, die das Ziel haben, gewisse Voraussagen über den Erfolg bestimmter Züchtungsverfahren oder einzelner Maßnahmen zu machen, welche im Zusammenhang mit einem Züchtungsprogramm notwendig werden. Je sicherer und weitreichender solche Voraussagen sind, um so mehr Nutzen kann der praktische Züchter daraus ziehen, und je schwieriger die Objekte sind, mit denen er arbeitet, um so mehr lohnt es sich, solche Verfahren einzusetzen. Die meisten Forstpflanzen sind solche schwierigen Objekte. Hohe Kosten für die Anzucht jedes Individuums verteuern und lange Zeiträume zwischen den Generationen behindern hier die Züchtungsarbeit in so hohem Maße, daß man auch heute noch vielfach einer gewissen und durchaus nicht unberechtigten Skepsis gegenüber der Forstpflanzenzüchtung begegnet, obgleich andere Voraussetzungen, z. B. die genetische Variation der Baumarten, nachgewiesenermaßen günstig sind“ (STERN 1964). Diesen vor über einem Jahrzehnt von STERN

\*) Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. MANFRED HÜHN, Christian-Albrechts-Universität Kiel/Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung, 2300 Kiel, Olshausenstr. 40–60, Neue Universität/Haus S 20 a, Bundesrepublik Deutschland.

einer umfangreichen Arbeit über Herkunftsversuche in der Forstpflanzenzüchtung vorangestellten einleitenden Bemerkungen kann man heute auch noch unbedenklich zustimmen, wobei sich aber sicher mit gutem Grund behaupten läßt, daß diese Skepsis gegenüber der Forstpflanzenzüchtung gerade durch die neueren Entwicklungen in der ökologischen Genetik und den Einsatz von deren Denkweise und Ergebnissen in Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung unbegründeter ist denn je und heute wohl auch zum größten Teil abgebaut sein dürfte.

Wenn sich auch Waldbau und Forstpflanzenzüchtung in zunehmendem Maße immer weniger mit natürlichen Populationen — dem Hauptuntersuchungsobjekt der ökologischen Genetik — sondern meist mit künstlich hergestellten Sorten oder Beständen als Ausgangsmaterial solcher Züchtungsprogramme zu beschäftigen haben — zumindest dürfte dieses für unsere Bereiche fast durchweg der Fall sein —, so werden trotzdem die Eigenschaften und das Verhalten solcher artifizieller Populationen unter den Bedingungen des modernen Waldbaus besser verständlich, wenn man die Gesetzmäßigkeiten kennt, denen natürliche Populationen unterliegen.

„Die Bezeichnung Ökosystem wurde ursprünglich eingeführt, um bestimmte lokale Vergesellschaftungen von Organismenarten nicht nur durch 'Artenlisten' o. dgl. rein deskriptiv darzustellen, sondern um die Vielfalt der Beziehungen der Arten untereinander hervorzuheben. Sie können z. B. Glieder einer Nahrungskette sein und so voneinander abhängig, sie können an irgendeiner Stelle um den gleichen Umweltfaktor konkurrieren, sie können Parasiten einer oder mehrerer 'Wirte' sein, die in der Gesellschaft vertreten sind u. a. In allen Fällen ist die Evolution einer bestimmten Population jetzt nicht mehr allein abhängig von der abiotischen Umwelt, sondern auch vom Vorhandensein von Populationen anderer Organismenarten und nun natürlich von der Evolution dieser fremden Populationen.

Tatsächlich werden bestimmte Zusammenhänge in der Ökologie nur klar, wenn man mit genetisch verschiedenem Material arbeitet, das an bestimmte Umweltbedingungen verschieden angepaßt ist“ (STERN 1971).

„Wichtig war vor allem die Feststellung, daß es Korrelationen zwischen Umweltvariablen und Merkmalsausprägungen der Rassen oder Herkünfte gibt. Sie müssen demnach besondere Anpassungstypen repräsentieren, und man nahm schon frühzeitig an, daß sie durch natürliche Auslese entstanden seien. Korrelationen zur Umwelt bedeuten, daß Muster und Verteilung der Umweltvariablen in den Rassen einer Art widergespiegelt werden. So wird gewissermaßen die geographische Verteilung der Umweltvariablen in die genetischen Möglichkeiten der Art projiziert; es entsteht ein „Rassenmuster“, das wir heute als genetisches Variationsmuster einer Art bezeichnen. Die geographische Variation vieler Umweltvariablen, vor allem der des Klimas, ist gekennzeichnet durch geographische Gradienten. Man findet sie etwa bei der mittleren Jahrestemperatur, der Tageslänge, der Länge der Vegetationsperiode, beim Kontinentalitätsindex und vielen anderen. Die Folge davon müssen Trends auch in der Ausprägung der adaptiven Merkmale sein, oder der mit adaptiven Merkmalen genetisch korrelierten Merkmale. Auch diese müssen nun entlang der geographischen Gradienten kontinuierlich variieren. Man nennt diese Trends der kontinuierlichen geographischen Variation Kline“ (STERN 1967).

Neben dieser kontinuierlichen (klinalen) Variation existieren selbstverständlich auch diskontinuierlich verteilte Umweltvariable, wie z. B. Bodeneigenschaften, deren mo-

saikartige Verteilungen zum Beispiel durch Abhängigkeit vom Grundgestein entstehen können oder Klimainseln, wie z. B. Frostlöcher in Senken, Trockeninseln usw. — deren Konsequenz für das genetische Variationsmuster eine diskontinuierliche Komponente ist. „Der Prozeß der Anpassung durch natürliche Auslese führt dann zu weniger einheitlichen geographisch-genetischen Variationsmustern oder gar zu unübersichtlichen, diskontinuierlichen Mustern. Es entstehen Lokalrassen, Standortrassen oder, wenn auf größere geographische Gebiete bezogen, Ökotypen“ (STERN/TIGERSTEDT 1974).

Ich möchte im folgenden das Schwergewicht meiner Ausführungen auf die genetische Komponente der Ökosystembiologie legen und versuchen, daraus Folgerungen für die Forstpflanzenzüchtung abzuleiten.

„Das Problem Übertragung der genetischen Information von einer Generation zur anderen ist im Organismenreich auf verschiedene Weise gelöst worden. Immer handelt es sich aber darum (1) den „Erfahrungsschatz“ der Population, gewonnen mit Hilfe der Versuch-Irrtum-Methode und gespeichert durch Reaktion auf Auslese, in die folgenden Generationen übernehmen zu können und (2) der Population die Möglichkeiten für evolutionären Fortschritt und für Reaktionen auf nicht vorhersehbare Ereignisse offenzuhalten. Die erstgenannte Aufgabe erfordert im Extrem Spezialisierung auf einige wenige Genotypen, die zweite Bereithalten und Anbieten einer Vielzahl von Genotypen in jeder Generation. Diese beiden Prinzipien widersprechen einander und es ist Voraussetzung für das Verständnis der Variation usw. einer Population zu wissen, welche Aufgaben ihr die Umwelt in Vergangenheit und Gegenwart gestellt hat und auf welche Weise sie mit dieser Aufgabe fertig geworden ist.

DARLINGTON hat schon in den dreißiger Jahren darauf hingewiesen, daß man alle mit der Übertragung der genetischen Information über die Generationen beteiligten Faktoren als ein komplexes System auffassen sollte, und er bezeichnete dies als das 'genetische System' der betreffenden Population“ (STERN 1971).

Komponenten des genetischen Systems sind: Reproduktionsweise, d. h. das Verhältnis von Selbst- und Fremdbefruchtung sowie der Anteil vegetativer Vermehrung oder Apomixis; Merkmale der Populationsdynamik wie: Populationsgröße, Mutationsrate, Migrationsrate, geographische Verteilungsmuster, Generationenfolge, Geschlechterverhältnis, Paarungstyp; „Chromosomaler Zyklus (Typ der Meiosis in beiden Geschlechtern); Rekombinationsindex; die genetischen und zytologischen Polymorphismen und alle anderen Merkmale, welche das Erbverhalten einer Population über einen Zeitraum bestimmen, der hinreichend lang ist, um Gelegenheit für evolutionäre Änderungen zu geben.

Natürlich ist es möglich, daß zwei verschiedene Populationen eine ihnen gestellte bestimmte Aufgabe auf verschiedene Weise lösen. Aber die jeweils vorhandenen Möglichkeiten sind begrenzt, und es sollte deshalb auch möglich sein, nun umgekehrt von Merkmalen oder Merkmalskombinationen des genetischen Systems einer Population auf die Art der Probleme zu schließen, die sie in der Vergangenheit zu meistern hatte und mit denen sie sich in der Gegenwart in der Hauptsache auseinandersetzt.

Wir müssen jetzt versuchen, in diese komplexen Zusammenhänge Ordnung zu bringen, also ein generelles Modell zu finden, mit dessen Hilfe wir die Reaktionen des genetischen Systems und zwar nicht in jeder Einzelheit, aber doch

in großen Zügen und unter Betonung der generellen Trends beschreiben und erklären können.

Hierfür ist es notwendig, die wesentlichen Eigenschaften der Umwelt festzulegen, da jede Reaktion einer Population jetzt aufgefaßt werden muß als entstanden aus dem Wechselspiel von Umwelt und genetischem System“ (STERN 1971).

Bei diesem Wechselspiel von Umwelt und genetischem System — wodurch das genetische Variationsmuster dann zustandekommt — können auch Merkmale des genetischen Systems selbst adaptiv verändert werden, z. B. der Paarungstyp, die Chromosomenzahl, die Chromosomenstruktur u. a.

Anpassung bedeutet in der Natur immer Anpassung an heterogene Umweltverhältnisse. Dabei kann es sich um Umweltverhältnisse handeln, die heterogen in der Zeit, heterogen im Raum oder heterogen in Raum und Zeit sind — und diese Umwelt kann und wird sowohl abiotische wie auch biotische Komponenten umfassen. Gerade im forstlichen Bereich haben wir es durchweg mit solchen in Raum und Zeit heterogenen Umwelten zu tun; denn einerseits sind hier die zur Verfügung stehenden Standorte wesentlich heterogener als es beispielsweise im landwirtschaftlichen Bereich der Fall ist und darüber hinaus liegen infolge der langen Produktionsdauer forstlicher Bestände stark heterogene Umwelten in der Zeit vor.

Die Festlegung der wesentlichen Eigenschaften der Umwelt über die „ökologische Nische“ als Hyperraum oder Punktmenge in einem  $n$ -dimensionalen Raum beschreibt zwar die Umweltbedingungen, unter denen eine Population dauernd zu überleben vermag und mit denen sie und ihr genetisches System in ständiger Wechselbeziehung stehen, sie unterscheidet aber nicht zwischen optimalen und suboptimalen Bereichen in der ökologischen Nische.

Wesentliche Kennzeichen der Nische sind die „Korngröße“ der Umweltvariablen, die Breite der Nische einer Population, die Zahl ihrer Dimensionen und der Grad der Überlappung mit Nischen von Populationen anderer ähnlicher Arten im gleichen Ökosystem. Hierbei entsprechen den  $n$  Dimensionen des Nischenraumes die  $n$  zur Konstruktion der Nische verwendeten Umweltvariablen und der Begriff „Körnigkeit der Umwelt“ bzw. „Korngröße der Umweltvariablen“ läßt sich — nach STERN/TIGERSTEDT — folgendermaßen definieren: „Eine Umwelt ist feinkörnig für ein Individuum, wenn es die verfügbaren Ressourcen zu den Anteilen nutzt, in denen sie im Lebensraum des Individuums vorkommen. Sie ist grobkörnig, wenn es gezwungen ist, sich auf die Nutzung einer der verfügbaren Ressourcen zu beschränken. Statt Ressourcen können wir unbedenklich 'Nischen' sagen, wenn wir jeweils eine bestimmte Nischendimension und ihre spezifische Ausbildung im Auge haben oder bestimmte Ausprägungen von Komplexen eng korrelierter Nischendimensionen und wenn wir uns auf die für das Individuum realisierte Nische beziehen“ (STERN/TIGERSTEDT 1974).

„Man hat Eigenschaften von Populationen, die über ihren Anpassungswert entscheiden auch als ihre Strategien bezeichnet. Dabei kann man von Strategien der Art als Ganzes oder von der Strategie einzelner Unterpopulationen sprechen. Dabei ist es wichtig zu wissen, daß Populationen der gleichen Art in verschiedenen Ökosystemen verschiedene Strategien spielen können. Die Population erwirbt ihre Strategien natürlich wieder auf dem Umweg über die natürliche Auslese. Wir müssen deshalb fragen, wie die optimalen Strategien einer Population aussehen und wie sie durch Auslese erworben werden können“ (STERN 1967).

Dieser Begriff der 'Strategie' ist aus der mathematischen Theorie der Spiele übernommen und wird erst in diesem Rahmen klar definiert und voll verständlich.

Jede Definition des Anpassungswertes von Populationen birgt Schwierigkeiten und Unsicherheiten — und gerade über diesen entscheidenden Begriff sind in der neueren Populationsgenetik und ökologischen Genetik heftige Kontroversen im Gang. Die Hauptschwierigkeiten scheinen (nach STERN) darin zu liegen, daß Anpassung an verschiedene Umweltsituationen verschiedene Anforderungen an die Population stellt und daß ihr darüber hinaus auch noch jeweils mehrere Lösungsmöglichkeiten zur Verfügung stehen können. Am häufigsten verwendet, obwohl für manche Situationen sicherlich nicht brauchbar, wird nach wie vor die mittlere Eignung, d. h. der Mittelwert über die individuellen Eignungswerte aller Mitglieder der Population. Hierbei wird der Eignungswert eines Genotyps oder Individuums gemessen durch seine Reproduktionsrate. „Andere Versuche den mittleren Eignungswert oder Anpassungswert einer Population zu definieren, bestanden darin, die Konkurrenzeigenschaften der Population gegenüber anderen Populationen zu prüfen oder ihre Produktion an Biomasse zugrunde zu legen.

Im Grunde ist keiner dieser Versuche voll befriedigend. Es sind Fälle bekannt, in denen eine hohe Populationsgröße nicht entscheidend für den Anpassungswert ist, in denen aber auch Konkurrenzeignung allein nicht entscheidet. Eigentlich sollte in einer Definition des Anpassungswertes die Fähigkeit für dauerndes Überleben in einer bestimmten ökologischen Nische mit in bestimmtem Rahmen wechselnder Ausprägung der Milieuvvariablen enthalten sein oder sogar im Vordergrund stehen.

Manche Baumarten im Klimaxwald sind z. B. immer nur mit relativ kleinen Anteilen vertreten. Trotzdem sind sie sicherlich gut angepaßt. Das Ziel der Auslese liegt hier offenbar nicht in der Herstellung möglichst großer Populationen über alle Nischen, sondern in einer immer besseren Einpassung in spezielle Nischen oder sogar in eine einzige Nische des Ökosystems. Hier besteht ein Widerstreit zwischen dem Bestreben, neue Nischen zu erobern, und dem, alte Nischen zu erhalten, zwischen Ausdehnung (Erweiterung des Areal) und Erhaltung (Spezialisierung). Beides sind Grenzfälle.

Konkrete Beispiele in der Natur für auf Eroberung neuer Nischen eingerichtete Populationen bieten die sogenannten kolonisierenden Arten, während das andere Extrem etwa bei parasitären Arten vertreten ist.

Besondere Probleme bestehen bei in der Zeit fluktuierender Umwelt. Das Vermögen der Population vermittelt natürlicher Auslese „Erfahrungen“ (= Informationen über Ereignisse der Vergangenheit) im Gene-Pool zu speichern, kann hier in eine Sackgasse führen. Wenn Umwelten auftreten, über die in der Vergangenheit keine Erfahrungen vorlagen, kann die so aufgespeicherte genetische Information wertlos oder sogar schädlich sein. Deshalb ist gerade bei zeitlicher Heterogenität Entwicklungshomöostase in jedem Fall von Vorteil. Sie ermöglicht es der Population sich ohne Substanzverlust auch in unerwartetem Milieu durchzusetzen. Ebenso wertvoll ist im gleichen Zusammenhang ein System genetischer Homöostase, das es der Population erlaubt, auch unter diesen Umständen ihren Genbestand zu erhalten.

Andererseits sind natürlich der Entwicklungshomöostase, der genetischen Homöostase und der genetischen Flexibilität praktische Grenzen gezogen. Das Resultat wird des-

halb immer ein Kompromiß zwischen den Forderungen nach Breite und Spezialisierung sein“ (STERN 1967).

Die begrenzte und in vielen Fällen sehr eingeschränkte Verwendbarkeit der mittleren Eignung der Population als Anpassungsmaß zur Kennzeichnung der optimalen Strategie einer Population zeigt sich auch schon sehr deutlich durch folgende Überlegung: In einer großen zufallsparenden Population fallen bei Betrachtung nur eines Genlocus und fortgesetzter Selektion mit konstanten Selektionskoeffizienten die stabilen populationsgenetischen Gleichgewichte mit den Stellen maximaler mittlerer Eignung der Population zusammen. Aber schon bei einer Änderung des Paarungssystems — unter Beibehaltung aller anderen Voraussetzungen — d. h. bei einem konstanten Inzuchtkoeffizienten in jeder Generation stimmt diese Aussage schon nicht mehr: Stabile populationsgenetische Gleichgewichte und Stellen maximaler mittlerer Eignung der Population stimmen nicht mehr überein und die mittlere Eignung der Population kann unter der Selektion sogar kleiner werden. Maximiert wird am stabilen populationsgenetischen Gleichgewicht ein anderer — der mittleren Eignung jedoch verwandter Parameter (siehe z. B. LI 1967).

Auch im 2-Locus-Fall kann man bei Vorliegen von Epistasie in den Selektionskoeffizienten zeigen, daß es Fälle gibt, in denen die mittlere Eignung der Population bei Selektion abnimmt (siehe z. B. KOJIMA and KELLEHER 1961).

Um die Eigenschaften zu erfassen, die eine Population mit hohem Anpassungswert neben hoher mittlerer Eignung noch besitzen muß, wurden Modelle aus der Spieltheorie, Kybernetik und Systemanalyse herangezogen. Sie führen (nach STERN) meist zur Kennzeichnung von Optima von Populationsstrukturen, die zu relativ hohen Anpassungswerten führen und weniger zur Feststellung der Populationszusammensetzung und Populationsstruktur maximaler Anpassung.

Zur Entwicklung eines Modells für die Beschreibung der genetischen Konsequenzen der Anpassung an heterogene Umwelten „führen wir auf der Seite der Population eine Gruppe von Bestandteilen des genetischen Systems und auf Seiten der Umwelt eine Gruppe von verschiedenen Umwelten ein. Unsere Aufgabe bei der Suche nach der optimalen Population besteht dann in der Optimalisierung des Anpassungswertes der Population über die vorgegebene Gruppe von Umwelten durch Wahl einer optimalen Gruppe von Bestandteilen des genetischen Systems. Dies ist eine typische Aufgabe für die Systemanalyse“ (STERN 1967).

Das vielseitigst verwendbare Modell für die Herleitung der optimalen adaptiven Strategie unter verschiedenen Umweltbedingungen und Eigenschaften des genetischen Systems ist das Modell von LEVINS. Ich möchte hier in diesem Zusammenhang jedoch nicht auf die Voraussetzungen, Ableitungen und Anwendungsmöglichkeiten im einzelnen eingehen, sondern werde nur einen Grundbegriff dieser LEVINS'schen Theorie kurz streifen — nämlich den Begriff der „Eignungsmenge“. Darunter versteht man die allen möglichen Phänotypen in einem  $n$ -dimensionalen Raum entsprechende Punktmenge, wenn die  $n$  Koordinatenachsen dieses Raumes den Eignungen der Phänotypen in den  $n$  verschiedenen Umwelten = ökologischen Nischen entsprechen. Diese auf den ersten Blick vielleicht etwas abstrakt und sehr mathematisch erscheinende Definition erweist sich als ein außerordentlich nützlicher Begriff bei der Untersuchung der zuvor angesprochenen Probleme in der ökologischen Genetik.

„Die Form der Eignungsmenge im interessierenden Bereich entscheidet also darüber, ob die Optimumpopulation, d. h. die Population größter Eignung, monomorphisch oder polymorphisch ist.

Die Eignungsmenge allein definiert noch nicht die optimale Strategie einer Population gegenüber einer bestimmten Umwelt. Von besonderem Interesse sind dabei natürliche Strategien gegenüber einer im Raum und/oder der Zeit variierenden Umwelt mit allen vorkommenden Variationstypen, denn die optimale Strategie gegenüber einer konstanten Umwelt ist klar: Spezialisierung auf nur einen Genotyp“ (STERN 1971).

Daher definiert man die adaptive Funktion als Maß für die mittlere Eignung einer Population über den verschiedenen Umwelten = Nischen. Diese adaptive Funktion beschreibt somit den Anpassungswert einer Population über eine oder mehrere Umwelten. Diejenigen Populationen haben den größten Anpassungswert — und das sind ja gerade die von uns gesuchten Optimumpopulationen — für die die adaptive Funktion einen maximalen Wert annimmt. Folglich müßte die adaptive Strategie der Population nun darin bestehen, zu einer Zusammensetzung zu kommen, die zu einem Maximalwert der adaptiven Funktion führt. Dies ist natürlich nur dann richtig, wenn unsere Voraussetzung zutrifft, derzufolge die mittlere Eignung der Population ein gutes Maß für ihren Anpassungswert darstellt.

Auf die explizite Angabe und Diskussion der adaptiven Funktionen in einzelnen interessierenden Fällen sowie auf die daraus ableitbaren Folgerungen in bezug auf Optimumpopulationen und optimale Strategien möchte ich an dieser Stelle jedoch nicht näher eingehen.

Diese Überlegungen zeigen nun, daß die optimale adaptive Strategie einer Population primär durch die Form der Eignungsmenge und die Art der Umweltheterogenität bestimmt wird. Die Form der Eignungsmenge wird nun aber durch zahlreiche Einflußgrößen beeinflusst wie beispielsweise: Dominanzgrad im Merkmal Eignung, Umwelttoleranz der Phänotypen, Paarungstyp (Inzuchteffekte) u. a.

Ich möchte hier noch einmal besonders betonen, daß die optimale Strategie einer Population weder die Maximierung der Biomasseproduktion noch die Herstellung einer Population größter Individuenzahl zu sein braucht. Der höchste Anpassungswert, der hier das entscheidende Kriterium darstellt, kann auf anderen Strategien beruhen, z. B. auf sogenannten Sicherheitsstrategien oder auf Minimax-Strategien, worunter man Strategien versteht, die das Risiko für maximalen Verlust minimieren.

Bisher haben wir bei allen vorhergehenden Betrachtungen angenommen, daß die Eignung eines Phänotyps allein von der ökologischen Nische und dem Phänotyp abhängt, nicht dagegen von der Populationsdichte und den Häufigkeiten, mit denen andere Phänotypen und der eigene Phänotyp in der Population vorhanden sind. „Bei Aufheben der Forderung nach Dichteunabhängigkeit können wir zwei weitere Schlußfolgerungen ziehen: 1) Wenn zwischen den Phänotypen positive Interaktionen bestehen, sind polymorphe Optimumpopulationen zu erwarten, 2) bei negativer Interaktion hingegen monomorphe“ (STERN 1967).

Eine exakte Formulierung dieser komplexen Zusammenhänge ist möglich im Rahmen der von MORGENSTERN und VON NEUMANN entwickelten mathematischen Theorie der strategischen Spiele, wobei auch informationstheoretische Grundlagen zur Beschreibung der Übermittlung der von der Umwelt über die natürliche Selektion gewonnenen Information über gut angepaßte Genotypen an die Population zur Anwendung kommen.

Auf einige generelle Schlußfolgerungen aus den Betrachtungen des LEVINS'schen Modells möchte ich noch kurz eingehen:

„a) Die Ausbildung von Entwicklungshomöostase und Entwicklungsflexibilität ist bei Umweltschwankungen immer von Vorteil.

b) Wenn die Umweltschwankungen zu groß sind, um durch Entwicklungshomöostase und -flexibilität ausgeglichen werden zu können, ist ein balancierter Polymorphismus ein gutes Mittel, um der Population eine gleichbleibende mittlere Eignung zu verschaffen.

c) Bei Heterogenität im Raum, aber Stabilität in der Zeit, hilft Differenzierung entlang von Gradienten oder Differenzierung von lokalen Rassen. Die Form der Eignungsmenge bestimmt, welche Typen von Gradienten oder Lokalrassen dabei entstehen. Aber auch die Eignungsmenge selbst ist nicht unabhängig von der Auslese.

d) Das Vermögen einer Population auf Auslese zu reagieren, ihre genetische Flexibilität, hilft mit, Schwankungen der Umwelt aufzufangen und ein größeres Areal zu besiedeln und zu halten“ (STERN 1967).

Hierbei wird unter „genetisch bedingtem Polymorphismus“ nichts anderes verstanden „als das Vorkommen von zwei oder mehr distinkt voneinander unterschiedenen erblich bedingten Formen, wobei der seltenste Typ in einer so großen Häufigkeit vorkommt, daß er nicht nur durch das wiederholte Auftreten von gleichen Mutationen erklärt werden kann“ (WRICKE 1974).

Diese genetischen Polymorphismen, die also adaptive Strategien von Populationen darstellen, gehören seit langem zu den besonders intensiv untersuchten Problemen der Populationsgenetik und der ökologischen Genetik (siehe z. B. STERN 1968 und STERN/TIGERSTEDT 1974).

Ursachen für das Entstehen und Aufrechterhalten genetischer Polymorphismen sind (nach STERN) z. B.:

- 1) Selektion in heterogener Umwelt.
- 2) Selektionsvorteil der Heterozygoten.
- 3) Häufigkeitsabhängige Selektion, bei der die Selektionskoeffizienten der verschiedenen Genotypen von den Genotypfrequenzen abhängen (siehe hierzu z. B. STERN 1972; WRICKE 1974; STERN/TIGERSTEDT 1974).

Nicht ohne Grund wurde bei dieser Aufzählung die 'Selektion in einer heterogenen Umwelt' an erster Stelle genannt. „Besonders für langlebige Arten, wie für die meisten Forstpflanzen, ist es wichtig, variierende ökologische Bedingungen zu überstehen. Eine reich gegliederte oder auch sich zyklisch ändernde Umwelt bietet bestimmten Genotypen sogenannte Nischenvorteile. Oder anders ausgedrückt: Bei verschiedenen Umweltverhältnissen, wie sie unterschiedliche ökologische Nischen bieten, nehmen die in einer 'random mating'-Population vorhandenen Genotypen wechselnde Fitness-Werte an. Das kann zu einem balancierten Polymorphismus führen: In der einen Umwelt haben beispielsweise die AA-Genotypen eines Genortes die höchste Fitness, eine andere Nische bietet den aa-Genotypen bessere Lebensbedingungen. Die Folge ist, daß neben den beiden Homozygoten auch die Heterozygote in der Population erhalten bleibt. Bei voller Dominanz und dem Vorhandensein von 2 Allelen — wie im angenommenen Fall — wäre die Population in bezug auf die von A-a abhängige Eigenschaft deutlich dimorph“ (WRICKE 1974).

Genetische Polymorphismen können auch als Folge von Wechselwirkungen zwischen Mitgliedern der gleichen Population entstehen und aufrechterhalten werden. Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen führt keinesfalls

zu Populationen, in denen ein Genotyp — nämlich der gegenüber Konkurrenz Bestgeeignete — erhalten bleibt, sondern diese Konkurrenz kann ein entscheidender Auslesefaktor sein und führt meistens zu balancierten Systemen mit hoher genetischer Variation. „In Konkurrenzversuchen mit Pflanzen hat man immer wieder und mit relativ hohem Anteil unter den möglichen Relationen zwischen Konkurrenten 'Kooperation' gefunden, d. h. beide Konkurrenten gewannen durch 'Konkurrenz'. Als Vergleich diente jeweils das Ergebnis der Konkurrenz zwischen gleichen Genotypen. Diese Kooperation ist so häufig und ausgeprägt, daß man schon vor mehr als 150 Jahren versucht hat, sie durch Sortenmischungen u. dgl. praktisch zu nutzen.

Für uns ergibt sich hieraus, daß 'Überkompensation' aus Kooperation zu Polymorphismen führen muß. Auslese wirkt hier über Konkurrenz nicht als einengendes, sondern als variationserhaltendes. Man nimmt an, daß sich in vielen Populationen Konkurrenzgleichgewichte eingestellt haben (relational homeostasis)“ (STERN 1971).

Es zeigt sich nämlich, daß die Eignungswerte der Genotypen sowohl frequenzabhängig als auch beeinflusst sind durch die Konkurrenzparameter benachbarter Genotypen. Auf dieser — auch experimentell vielfach nachgewiesenen Annahme — untersuchten SCHUTZ, BRIM und USANIS (1968) sowie SCHUTZ und USANIS (1969) erstmals Systeme mit durch Konkurrenzeffekte bedingten Rückkopplungsmechanismen, die zu stabilen populationsgenetischen Gleichgewichten führen können.

Da intraspezifische und interspezifische Konkurrenz verschiedene Anforderungen stellen, ist Konkurrenzzeichnung in Reinbeständen nicht identisch mit Konkurrenzzeichnung in Mischbeständen. Diese Zusammenhänge sind von grundlegender Bedeutung sowohl für ein vertieftes Verständnis der Grundvoraussetzungen der verschiedensten biologischen Arbeitsgebiete wie: Pflanzengeographie, Ökologie, Pflanzensoziologie, Genökologie, Populationsgenetik und Evolutionslehre als auch für ein besseres Verständnis der Grundlagen in den mehr anwendungsorientierten Bereichen wie Forstwirtschaft, Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung. Dieser Beziehungen zur Züchtung wegen möchte ich an dieser Stelle doch etwas ausführlicher auf die Konkurrenzphänomene eingehen:

„Seit langem ist aus vielen experimentellen Untersuchungen bekannt, daß Konkurrenz zwischen im Bestand benachbart aufwachsenden Pflanzen eine der wichtigsten Ursachen für die Variation und Kovariation konkurrenzempfindlicher Merkmale in Pflanzenbeständen darstellt, d. h. man weiß, daß ein Pflanzenbestand nicht einfach als Summe seiner Mitglieder aufzufassen ist, sondern daß er ganz wesentlich durch die Wechselwirkungen und gegenseitigen Beeinflussungen der Individuen mitbestimmt wird. Diese wechselseitige Beeinflussung, deren Bedeutung für das Verständnis biologischer Zusammenhänge mindestens seit DARWIN bekannt ist, verändert für die Einzelpflanze die Ausprägung qualitativer und quantitativer Merkmale. Sie ist also eine Variationsursache, deren Nichtberücksichtigung in genetischen, züchterischen und pflanzenbaulichen Versuchen wie: Nachkommenschaftsprüfung, Heritabilitäts-schätzung, Phänotypenselektion, Mischungsversuch usw. zu verzerrten Schätzwerten und damit auch zu wenig effektiven Versuchsplänen führt.

Die genotypische Komponente des Merkmals Konkurrenzfähigkeit resultiert natürlich daraus, daß verschiedene Genotypen verschiedene Fähigkeiten haben, sich den in einer bestimmten Konkurrenzsituation gegebenen Bedingungen anzupassen. Es gibt eine Menge von Versuchen,

die Unterschiede zwischen den Konkurrenzfähigkeiten verschiedener Genotypen nachweisen.

Auch weiß man, daß Auslese die Konkurrenzfähigkeit von Populationen schon in wenigen Generationen entscheidend verändern kann“ (HÜHN 1969 und HÜHN 1973).

Diese — besonders den Ökologen interessierende — Konkurrenz zwischen verschiedenen benachbart aufwachsenden Arten ist auch von großer Bedeutung für die Grundlagen der Pflanzensoziologie: „Man weiß, daß verschiedene Arten sich gegenseitig aus ihren physiologischen Optima verdrängen können, daß bestimmte Artgrenzen nicht Klimagrenzen, sondern Konkurrenzgrenzen sind, und Genökologen und Populationsgenetiker haben festgestellt, daß die Konkurrenzbedingungen, unter denen eine Population steht, ihre genetische Zusammensetzung maßgeblich mitbestimmen können“ (SINGH 1967). „Durch Konkurrenz mit anderen Arten wird aber auch die natürliche Auslese innerhalb jeder der konkurrierenden Populationen wesentlich mitgesteuert. In vielen Fällen konnte man nachweisen, daß spezifische Konkurrenzbedingungen auch zu spezifischen Reaktionen der beteiligten Populationen führen. Es muß also genetische Faktoren geben, die das Konkurrenzverhalten von Populationen und Individuen beeinflussen. Konkurrenz wird also auch zu einem Problem im Rahmen der Genetik, Züchtung und Evolutionslehre“ (HÜHN 1970).

„In Versuchen der Pflanzenzüchtung — dabei aber ganz besonders beim Arbeiten mit Fremdbefruchtern — ist Konkurrenzvarianz praktisch gleich Fehlervarianz zu setzen, denn Konkurrenz verschleiert die genetisch bedingten Leistungsdifferenzen zwischen Pflanzen und erschwert so die Einschätzung der auszulesenden besten Individuen. Bei der Voraussage des Züchtererfolgs, beim Vergleich verschiedener Züchtungsverfahren usw. tritt also Konkurrenz — und besonders Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen — als Fehlerursache in Erscheinung, die man bisher nicht getrennt einschätzen und isolieren kann.

Diese Probleme spielen in der züchterischen Praxis eine große Rolle: So hängt z. B. in der forstlichen Züchtung der Erfolg bei der Auswahl sogenannter Plusbäume für Züchtungsvorhaben wie Samenplantagen, vegetative Vermehrung, Nachkommenschaftsprüfung usw. ganz entscheidend davon ab, wie genau man den „Zuchtwert“ eines Baumes bestimmen kann, d. h. wieviel von allen wirkenden Umwelt-Variationsursachen man dabei einschätzen und berücksichtigen kann. Eine — und eine sehr wesentliche solche Umwelt-Variationsursache ist nun aber die Existenz von Konkurrenzeffekten. Konkurrenz ist daher der entscheidendste Störfaktor bei der für die züchterische Praxis wichtigen und unerläßlichen phänotypischen Selektion.

Zahlreiche experimentelle Untersuchungen haben übereinstimmend gezeigt, daß die aus Konkurrenz zwischen Genotypen entstehende Varianz größer sein kann als die eigentliche genetische Varianz eines Versuches oder einer Population.

Nichtberücksichtigung von Konkurrenz führt 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 erzielten Gewinne in Selektions- und Züchtungsprogrammen zum großen Teil auf die Nichtberücksichtigung von Konkurrenzeffekten zurückzuführen sind. Durch eine quantitative Einschätzung dieser Konkurrenzeffekte — oder wenigstens ihrer Größenordnung — könnte man die Ergebnisse dementsprechend korrigieren, und man käme

sicherlich zu höheren Selektionsgewinnen“ (HÜHN 1971 und HÜHN 1973).

„Neue Möglichkeiten zur Untersuchung dieser komplizierten Zusammenhänge ergaben sich durch Anwendung der Methoden der quantitativen Genetik auf die Konkurrenzphänomene durch SAKAI (Siehe z. B. SAKAI 1955 und SAKAI 1961). Grundlage dieser genetischen Untersuchungen ist die durch zahlreiche experimentelle Ergebnisse gestützte Annahme, daß Konkurrenzigenschaften und Konkurrenzverhalten von Pflanzen wie normale quantitativ-genetische Merkmale aufgefaßt und behandelt werden können. Meistens werden dabei jedem Genotyp zwei solche quantitativen Konkurrenzigenschaften zugeschrieben: Konkurrenzfähigkeit, d. h. das Vermögen, dem Einfluß der Nachbarn zu widerstehen (d. h. der Ertrag unter bestimmten Konkurrenzbedingungen) und Konkurrenzwirkung, eine von der beurteilten Pflanze selbst ausgehende aktive Beeinflussung der Nachbarpflanzen (d. h. der mittlere Einfluß auf den Ertrag im Bestand benachbarter Genotypen“ (HÜHN 1972).

Die Beschreibung dieser Zusammenhänge mit Hilfe einfacher genetischer Modelle ist in den letzten Jahren sehr weit entwickelt worden und führt für Züchtung, Genetik und Evolutionslehre zu wichtigen Ergebnissen und Beziehungen, wie z. B.: Kenntnis der durch Nichtberücksichtigung von Konkurrenzeffekten bedingten Fehler bei Heritabilitätsschätzungen, Relationen zwischen genetischer und Konkurrenzvarianz, Einschätzung der Verzerrungseffekte bei Selektionsproblemen, Untersuchung der durch Konkurrenzeffekte bedingten populationsgenetischen Gleichgewichte und der damit zusammenhängenden Frage nach der Abhängigkeit des Selektionsgewinns von der genetischen Struktur und der Konkurrenzstruktur des zugrundeliegenden Bestandes bei positiver Massenauslese, die ja gerade in der Forstpflanzenzüchtung eine sehr häufig verwendete Züchtungsmethode darstellt.

An dieser Stelle möchte ich ganz kurz auf einen wesentlichen züchterischen Anwendungsbereich der soeben diskutierten Konkurrenzbetrachtungen hinweisen: Als Folge der in der letzten Zeit immer weiter entwickelten Techniken der Vegetativvermehrung bei Forstpflanzen rückt — nach den großen Erfolgen und guten Erfahrungen im landwirtschaftlichen Bereich — auch für die Forstpflanzenzüchtung die Sortenstruktur der 'Klonmischungen' immer mehr in den Mittelpunkt des Interesses. Das züchterische Ziel dieser „Multi-Clone-Varieties“ ist nicht nur die Erzielung höherer Erträge durch eine effizientere Ausnutzung der Umweltbedingungen und der positiven intergenotypischen Interaktionen, sondern ein Hauptziel ist die Erreichung einer größeren Ertragsstabilität über möglichst verschiedenen Umwelten sowie eine geringere Krankheitsanfälligkeit solcher Mischungen.

Klonmischungen haben eine geringere phänotypische Variabilität als die einzelnen Klone, sie sind ökologisch stabiler, besonders im Hinblick auf die noch später kurz diskutierten Wirt-Parasit-Systeme, und sie können — wie bereits gesagt — bei optimaler Zusammenstellung die Leistung der reinen Klonbestände übertreffen.

Die Aufgabe der Forstpflanzenzüchtung der Selektion solcher optimaler Klonmischungen, d. h. Selektion auf ökologische Kombinationseignung, läßt sich nur im Rahmen der ökologischen Genetik mit Aussicht auf Erfolg angehen und lösen (Siehe hierzu auch z. B. TIGERSTEDT 1974).

Gewisse Abweichungen im „Paarungssystem“ von der meist angenommenen Zufallspaarung haben aus populationsgenetischer Sicht oftmals eine der züchterischen Mas-

senauslese vergleichbare Selektionswirkung. Hierbei spielt eine in der letzten Zeit auch theoretisch eingehend untersuchte Klasse der „Paarungssysteme“, nämlich die „Paarungen aufgrund phänotypischer Ähnlichkeit“, eine entscheidende Rolle. — In der Forstpflanzenzüchtung werden z. B. durch reine Massenauslese ausgewählte Plusbäume in Samenplantagen zusammengefaßt, wobei diese Samenplantagen nach freiem Abblühen dann das Saatgut zum Aufziehen der nächsten Generation liefern. Bei der Klärung der genetischen Struktur dieser durch züchterische Maßnahmen erhaltenen Folgepopulation im Vergleich mit der unselektierten Ausgangspopulation wie auch bei der Untersuchung und Planung der methodischen Grundlagen der weiteren sich anschließenden Züchtungsschritte (Mehrstufoenselektion, Nachkommenschaftsprüfungen usw.) spielen die zuvor erwähnten populationsgenetisch-theoretischen Überlegungen über z. B. die Vorzugspaarung eine wichtige Rolle.

Auch über eine nähere Analyse der Zusammenhänge zwischen existierenden Konkurrenzeffekten in Beständen und solchen speziellen „Paarungssystemen“ wie den „Paarungen aufgrund phänotypischer Ähnlichkeit“ zeigt sich, daß Konkurrenz einen wesentlichen Faktor beim Zustandekommen der schließlichen genetischen Struktur von Pflanzenbeständen und bei den Polymorphismen und Heterozygotie aufrechterhaltenden Mechanismen darstellen kann. Bei sehr vielen Populationen — z. B. auch bei den uns hier interessierenden Waldbäumen — kommen mit hoher Wahrscheinlichkeit als mögliche Befruchter einer Pflanze nur die in einer relativ begrenzten Nachbarschaft vorkommenden Nachbarindividuen in Frage. Gerade diese Individuen sind jedoch auch die Hauptkonkurrenten der betreffenden Pflanze. Es muß hier also Beziehungen und Wechselwirkungen geben.

Diese Überlegungen spielen auch eine entscheidende Rolle bei der Beurteilung aller mit der forstlichen „Naturverjüngung“ zusammenhängenden Probleme, denn: Wie die neueren Untersuchungen zum „Paarungssystem“ unserer Hauptbaumarten übereinstimmend gezeigt haben — und zwar einerseits mit Hilfe der Pollenverteilungsstudien, andererseits durch Anwendung von Isoenzymtechniken — sind die effektiven Nachbarschaftsgrößen wegen der „Isolierung durch Distanz“ (weil eben benachbarte Individuen mit größerer Wahrscheinlichkeit paaren als entfernter voneinander aufwachsende) wesentlich kleiner, als man bisher durchweg angenommen hatte. Wenn nun aber die Befruchtung eines bestimmten Individuums vorwiegend durch Individuen aus einer relativ begrenzten Nachbarschaft dieser Pflanze erfolgt, und wenn die Bestandeseerneuerung durch Naturverjüngung vorgenommen wird, dann ist schon bei einer einzigen Wiederholung dieses Vorganges, d. h. in der dieser ersten Naturverjüngung durch eine erneute Naturverjüngung herangezogenen folgenden Generation, mit einer beträchtlichen Zunahme des Inzuchtkoeffizienten solcher Bestände zu rechnen, da Paarungen zwischen Individuen verschiedener naher Verwandtschaftsgrade immer häufiger werden. Die Folge dieser Gesetzmäßigkeiten wird eine starke Inzuchtdepression mit allen damit verbundenen unerwünschten Folgen sein, so daß aus dieser Sicht eine wiederholte Naturverjüngung zur Begründung von Beständen ungeeignet erscheint.

Es liegt auf der Hand, daß sich an dieser Stelle sehr wahrscheinlich von der einen oder anderen Seite Widerspruch gegen die Ausschließlichkeit dieser negativen Einschätzung einer wiederholten Naturverjüngung erheben dürfte; denn es ist ganz selbstverständlich, daß sich bei der-

art hochgradig komplexen Zusammenhängen auch eine Reihe von Faktoren anführen lassen, die den geschilderten negativen Folgeerscheinungen einer wiederholten Naturverjüngung entgegenwirken und diese vielleicht teilweise wieder aufheben — ich denke da z. B. an den Fall einer Selektionsüberlegenheit der Heterozygoten.

Trotzdem — so meine ich — sollte man in der forstlichen Praxis zunächst einmal an diesen durch theoretische populationsgenetische Überlegungen nahegelegten Resultaten und Warnungen festhalten, bis man aufgrund von weiteren theoretischen — in erster Linie aber aufgrund von eingehenden experimentellen — Untersuchungen zu einem vertieften Verständnis dieser komplizierten Zusammenhänge gekommen ist.

Positiv zu bewerten ist dagegen die durch diese Inzuchterscheinungen bedingte Homozygotiezunahme natürlich im Sinne der Hybridzüchtung bei einer Verwendung von Pflanzenmaterial aus solchen möglichst weit voneinander entfernt stehenden Naturverjüngungs-Beständen etwa bei Provenienz-Kreuzungen, bei der Anlage von Samenplantagen usw.

Bestimmte Eigenschaften des genetischen Systems, wie hier die Zunahme des Inzuchtkoeffizienten, sind also je nach der gerade praktizierten Züchtungs- und Vermehrungsstrategie sehr unterschiedlich zu bewerten. Bei der Planung von Züchtungsprogrammen ist daher eine eingehende Kenntnis dieser populationsgenetischen Zusammenhänge unerläßlich.

Abschließend möchte ich nun — auf dem Hintergrund der anfangs behandelten methodischen Überlegungen — einige weitere einfache Bemerkungen und Folgerungen für die Züchtung diskutieren: Sämtliche Fragen der Züchtung unterliegen selbstverständlich dem entwickelten allgemeinen Konzept, denn alle züchterischen Probleme haben es mit Beziehungen zwischen genetischem System und heterogenen Umwelten zu tun — und der Züchter und Waldbauer versucht ja, in beide verändernd einzugreifen.

„Die Ursachen für das Zustandekommen und die Aufrechterhaltung von genetischer Variabilität können sehr verschieden sein. Es gibt Umwelten, in denen auf hohe Variabilität innerhalb der Populationen ausgelesen wird. Demzufolge kann auch die Veränderung der natürlichen Populationsstruktur durch den Züchter ganz verschiedene Bedeutung für die Population haben. So kann das Aufheben eines Polymorphismus, der aus zeitlich fluktuierender Umwelt entstanden ist, schädlich sein. Aber ein Polymorphismus aus mosaikartiger Verteilung der Umwelten kann durch Spezialsorten ohne Schaden aufgehoben werden.“

Wenn man die Konsequenzen des Zusammenspiels von genetischem System und Umwelt kennt, kann man oft Rückschlüsse auf die Ursachen irgendeines genetischen Merkmals einer Population allein aus dem Vorkommen dieser Merkmale selbst finden. Man kommt dann über die Beschreibung hinaus zu einer Erklärung und daran anschließend zu Voraussagen über die Folgen bestimmter Züchtungs- aber auch Wirtschaftsmaßnahmen.

Eine weitere Schlußfolgerung ist die, daß das Vorkommen diskreter Nischen die Entstehung koadaptierter Genkomplexe begünstigt. Gleiches gilt auch für weit entfernte Populationen entlang eines Klins. Die Resultate von Rassenkreuzungen können deshalb nicht vorausgesagt werden, weil neue epistase Relationen entstehen, die normalerweise nicht vorkommen. Der Nachweis der Koadaption im Kreuzungsexperiment ist verhältnismäßig einfach. Bei Vermischen der Komponenten verschiedener elterlicher Gene-Pools in den Hybriden kommt es oft zu einem vollständigen

Zusammenbruch des Anpassungssystems, entweder des vegetativen Systems (Hybridschwäche) oder des generativen Systems (Hybridsterilität). Oft erfolgt dieser Zusammenbruch erst in der  $F_2$ . Das gilt sowohl für Hybriden zwischen Arten als auch für Hybriden zwischen Rassen der gleichen Art. Dieser Zusammenbruch der  $F_2$  ist oft mit Heterosis in der  $F_1$  verbunden. Die Ursache hierfür ist das Vorkommen von Rekombinanten in der  $F_2$ , die in der  $F_1$  noch nicht möglich waren, also von Interaktionen zwischen gleich besetzten Loci.

Koadaption findet man aber auch entlang von Klinien. Ein Beispiel hierfür bieten gewisse Arten, bei denen die Kreuzung zwischen den an den entgegengesetzten Grenzen des Verbreitungsgebiets vorkommenden Populationen nicht mehr möglich ist, weil sie eine zu verschiedene Evolution durchgemacht haben.

Koadaption ist also eine notwendige Begleiterscheinung der Entstehung diskreter Rassen, oder entfernter Rassen entlang geographischer Gradienten“ (STERN 1967).

Diese Überlegungen sind von besonderer Bedeutung für ein tieferes Verständnis der Grundlagen der Hybridzüchtung.

Abschließend möchte ich nun noch kurz auf Wirt-Parasit-Systeme und deren Bedeutung für forstgenetische und forstpflanzenzüchterische Untersuchungen eingehen: „Die Verhältnisse zwischen Wirtsarten und parasitären Arten sind Grundlage u. a. der Resistenzzüchtung. Aber ein Verständnis der Relation zwischen Wirt und Parasit ist auch notwendig für das Verständnis der Gleichgewichte in natürlichen Ökosystemen.

Resistenzzüchtung ist nichts anderes als der Versuch, dieses System zugunsten des Wirtes zu verschieben.

Im Prinzip handelt es sich immer darum, daß Genotypen des Parasiten mit höchster Virulenz die höchste Eignung haben und umgekehrt Genotypen des Wirtes mit höchster Resistenz. Die Möglichkeiten aber für den Parasiten Resistenzmechanismen des Wirtes zu brechen oder umgekehrt für den Wirt neuen Typen des Parasiten zu begegnen sind so zahlreich wie die physiologischen oder biochemischen Abhängigkeiten zwischen beiden.

In natürlichen Populationen sollte man Gleichgewichte erwarten, die selbstverständlich von der Umwelt mitbestimmt sind. Solche Gleichgewichte sollten beiden Organismen dauernde Existenz sichern“ (STERN 1967 und STERN 1971).

Ein erster einfacher modellmäßiger Ansatz zur Erklärung des Zustandekommens solcher Gleichgewichte zwischen Wirt und Parasit lieferte die von FLOR am System Flachs-Flachsrust entwickelte Hypothese der Gen-für-Gen-Beziehungen zwischen Wirtsresistenz und Parasitenpathogenität: “This states that during their evolution host and parasite develop complementary genic systems — that “for each gene conditioning rust reaction in the host there is a specific gene conditioning pathogenicity in the parasite” (FLOR 1956)” (Zitiert nach DAY 1974).

Selbstverständlich stellt diese FLOR'sche Hypothese, die sich in sehr vielen Fällen hervorragend bewährt hat (siehe z. B. DAY 1974), in vielen Situationen keine oder aber nur eine stark vereinfachte Annäherung an die realen Verhältnisse dar.

Zahlreiche solche experimentellen Befunde legen nahe, daß die unter züchterischen Gesichtspunkten sicherlich nützliche Unterscheidung VAN DER PLANK'S (1968) in 'vertikale Resistenz' (spezifische Gen-für-Gen-Resistenz) und 'horizontale Resistenz' (Polygen vererbte und ganz allgemein: nichtspezifische Resistenz) von der genetischen Seite her

wesentlich präzisiert und weiterentwickelt werden muß, um die Populationsdynamik solcher Wirt-Parasit-Systeme mit Methoden der Populationsgenetik und der ökologischen Genetik aufklären zu können.

Gerade die in der letzten Zeit verstärkt aufgefundenen Hinweise, daß sich in solchen Systemen in bezug auf Resistenz und Pathogenität quantitative Geneffekte herausbilden (was insgesamt gesehen zu einer höheren Stabilität führt), ergeben zum Teil völlig neue Aspekte bei der Beurteilung von Arbeitsweise und Aussichten einer Resistenzzüchtung.

„Die Reproduktionsraten bei niederen Organismen (Viren, Bakterien, Pilze) sind immer enorm hoch und die Generationszyklen oft (bei Bäumen als Wirtspflanzen immer) relativ kurz, die Wirte sind diploid, während die Parasiten neue Mutationen oft in der haploiden Phase (also ohne Behinderung durch Dominanz) ins Spiel bringen können. Diploide können zwar mehr genetische Variation speichern, brauchen aber in der Regel eine oder mehrere Generationen, um sie zu mobilisieren. Dies gilt besonders für Baumarten und war einer der Gründe für unsere Annahme, daß die Hauptbaumarten der gemäßigten Zone besonders viel genetische Variation besitzen müßten.

Die 'adaptiven Strategien' von Wirt und Parasit sind demzufolge sehr verschieden: Der Wirt greift auf gespeicherte Variation, auf 'präadaptierte' Genotypen zurück, er mobilisiert bereits vorhandene 'versteckte' Variation, während der Parasit ständig neue Mutanten ins Spiel bringt. Sexualitätsähnliche Prozesse beim Parasiten (Parasexualität) spielen ebenfalls mit herein.

Infolgedessen ist der Erfolg eines Programms zur Züchtung resistenter Wirtsformen nicht von vornherein kalkulierbar. Seltene Ereignisse, wie etwa die Entstehung neuer Virulenztypen durch Mutation, schaffen erhebliche Unsicherheiten.

Auslese resistenter Formen des Wirtes in 'alten' Wirt-Parasit-Systemen hat dementsprechend oft wenig Erfolg. Andererseits sind die Voraussetzungen der Resistenzzüchtung gegen neu eingeschleppte Krankheiten wegen Vorhandensein präadaptierter Typen beim Wirt oft gut. Der Züchter ist in solchen Fällen oft bestrebt, Resistenzgene dem neuen Wirt verwandter Arten aus Gebieten einzuführen, in denen bereits ein Gleichgewicht zwischen Wirt und Parasit besteht. Oft tritt eine Krankheit erst katastrophal auf, wenn man den Wirt in eine für ihn neue Umwelt bringt. Das Gleichgewicht war in solchen Fällen umweltabhängig.

Auslese resistenter Formen des Wirtes bringt bei 'alten' Wirt-Parasit-Systemen oft das Risiko durch Einengen der genetischen Variation nach einiger Zeit natürlicher Auslese beim Parasiten stärkeren Befall zu haben als vorher, denn Basis des Gleichgewichts sind oft Polymorphismen.

Aber auch hier ist offensichtlich nicht der höchste Gewinn, sondern minimales Risiko für maximalen Verlust zumindest mitentscheidend. Würde der Parasit eine zu effektive Strategie erwerben, so würde er seine Lebensgrundlage, nämlich die Wirtspopulation, verlieren. Es muß also ein Gleichgewicht geben, das von beiden Seiten her beeinflußt und verschoben werden kann.

Der Parasit wird zur Spezialisierung gezwungen (Spezialisierung auf bestimmte Wirtstypen) und meistert diese Aufgabe oft bemerkenswert rasch und gründlich. Besonders bei der Züchtung langlebiger Arten, wie etwa von Waldbäumen, wird man deshalb bestrebt sein, dies Risiko auszuschalten oder doch zu vermindern. Bei kurzlebigen Objekten kann man es riskieren von Zeit zu Zeit die Sorte zu wechseln, wie es in der Landwirtschaft auch getan wird.

Aber auch hier sind die Züchter bestrebt aus den noch vorhandenen Wildpopulationen etwa des Weizens und der Gerste ständig neue Resistenzgene in ihr Material wieder einzuführen, die im Verlauf der Züchtung verlorengegangen waren.

Die Besonderheiten langlebiger Objekte zwingen zu neuen Überlegungen und Forschungsarbeiten auf dem Gebiet der Resistenzzüchtung, denn wegen der langen Generationszwischenräume beim Wirt und der daraus resultierenden Überlegenheit des Parasiten sind bestimmte Eigenschaften von Wirt-Parasit-Systemen hier sicherlich anders zu gewichten, als bei Systemen mit kurzlebigen Wirten, obgleich natürlich die allgemeine Grundlage in beiden Fällen die gleiche ist oder sein mag“ (STERN 1967 und STERN 1971).

Auf diesem Hintergrund kann das Ziel einer Resistenzzüchtung also nicht mehr sein, einzelne resistente Typen zu suchen oder zu erzeugen und diese dann als Grundlage der weiteren Züchtungsarbeiten zu verwenden, sondern das Schwergewicht der weiteren Forschung muß immer mehr auf die Untersuchung der Wirt-Parasit-Systeme, ihrer populationsdynamischen Gesetzmäßigkeiten sowie ihrer Einordnung in die interessierenden Ökosysteme gelegt werden.

Gerade die äußerst unerfreulichen Erfahrungen, die im landwirtschaftlichen Bereich als Folge der verstärkten Verwendung von Monokulturen im modernen Pflanzenbau sowie als Folge der durch Züchtung verringerten genetischen Variabilität des Wirtes (aufgrund der Entwicklung genetisch einheitlicher Hochzuchtsorten) gemacht wurden, sollten auf forstlicher Seite in Waldbau und Forstpflanzenzüchtung nicht unbedingt wiederholt werden. Einige Alternativen wurden zuvor kurz angesprochen.

Diese wenigen Bemerkungen und Beispiele mögen genügen, um die züchterische Relevanz der anfangs behandelten methodischen Überlegungen zu zeigen.

### Zusammenfassung

Unter dem Blickwinkel der Populationsgenetik und der ökologischen Genetik werden theoretische Grundlagen verschiedener Fragestellungen und Arbeitsgebiete aus Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung diskutiert, wie z. B.: Grundlagen der Hybridzüchtung; Problematik der Naturverjüngung; Entwicklung von Klonegemischen; Fragen zur Konkurrenz in Beständen; Wirt-Parasit-Systeme und Grundlagen der Resistenzzüchtung u. a.

*Schlagworte:* Bemerkungen über die Bedeutung der Populationsgenetik und der ökologischen Genetik als Basis für forstgenetische und forstpflanzenzüchterische Arbeiten.

### Summary

*Remarks about the importance of population genetics and ecological genetics as a basis for research work in forest genetics and forest tree breeding.*

Under the point of view of population genetics and ecological genetics the theoretical basis of some problems and fields of research in forest genetics and forest tree breeding

is discussed, for example: Basic facts of breeding hybrids; problems of natural regeneration; development of multi-clone-mixtures; problems of competition in the stands; host-parasite-systems and the basis of breeding for resistance etc.

*Key words:* Remarks about the importance of population genetics and ecological genetics as a basis for research work in forest genetics and forest tree breeding.

### Literatur

DAY, P. R.: Genetics of host-parasite interaction. W. H. Freeman and Company San Francisco 1974. — FLOR, H. H.: The complementary genic systems in flax and flax rust. *Adv. Genet.* 8: 29—54 (1956). — HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen. I. Modifikation der Methode von SAKAI zur Schätzung der genetischen-, Umwelt- und Konkurrenzvarianz einer Population. *Silvae Genetica* 18: 186—192 (1969). — HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen. II. Darstellung des Untersuchungsmodells und Ableitung einiger Beziehungen über Konkurrenzvarianzen und Heritabilitäten. *Silvae Genetica* 19: 22—31 (1970). — HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen. Dissertation an der Fakultät für Mathematik und Naturwissenschaften der Technischen Universität Hannover, 1—121, 1971. — HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz in Mischbeständen aus n Komponenten. I. Darstellung des Untersuchungsmodells und Ableitung einiger Ergebnisse über Mischungseffekte und optimale Mischungsverhältnisse. Teil I. *Zeitschrift f. Acker- u. Pflanzenbau* 135: 57—77 (1972). — HÜHN, M.: Populationsgenetische Untersuchungen zur phänotypischen Selektion in Pflanzenbeständen mit Konkurrenz. Teile I—IV. *Silvae Genetica* 22: 72—81 (1973); 22: 82—90 (1973); 22: 128—135 (1973); 22: 136—145 (1973). — KOHMA, K. and KELLEHER, T. M.: Changes of mean fitness in random mating populations when epistasis and linkage are present. *Genetics* 46: 527—540 (1961). — LI, C. C.: Genetic equilibrium under selection. *Biometrics* 23: 397—484 (1967). — SAKAI, K. I.: Competition in plants and its relation to selection. *Cold Spring Harbor Symp.* 20: 137—157 (1955). — SAKAI, K. I.: Competitive ability in plants: its inheritance and some related problems. In: *Mechanisms in biological competition. Symp. Soc. Exp. Biol.* 15: 245—263 (1961). — SCHUTZ, W. M., C. A. BRIM and S. A. USANIS: Inter-genotypic competition in plant populations. I. Feedback systems with stable equilibria in populations of autogamous homozygous lines. *Crop Science* 8: 61—66 (1968). — SCHUTZ, W. M. and S. A. USANIS: Intergenotypic competition in plant populations. II. Maintenance of allelic polymorphism with frequency dependent selection and mixed selfing and random mating. *Genetics* 61: 875—891 (1969). — SINGH, K. D.: Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen. III. Monte-Carlo-Versuche über den Einfluß der Konkurrenz zwischen Genotypen auf die Voraussage des Ausleseerfolges. *Zeitschrift f. Pflanzenzüchtung* 57: 189—253 (1967). — STERN, K.: Herkunftsversuche für Zwecke der Forstpflanzenzüchtung, erläutert am Beispiel zweier Modellversuche. *Der Züchter* 34 (5): 181—219 (1964). — STERN, K.: Vorlesung über Forstgenetik an der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen. Fassung: Sommersemester 1967, 1—315, 1967. — STERN, K.: Die Bedeutung genetischer Polymorphismen für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung. *Allg. Forst- u. Jagdzeitung* 139 (9), 199—204 (1968). — STERN, K.: Vorlesung über Forstgenetik an der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen. Fassung: „Genetik für Forstwirte“, Skriptum 1—208, 1971. — STERN, K.: Nature's diversifying selection and its impacts on orchard breeding. *Forest Tree Improvement*, No. 4, 41—51, Akademisk Forlag, Kopenhagen 1972. — STERN, K. and TIGERSTEDT, P. M. A.: *Ökologische Genetik*. Gustav Fischer Verlag Stuttgart 1974. — TIGERSTEDT, P. M. A.: The application of ecological genetics principles to forest tree breeding. *Silvae Genetica* 23, 62—66 (1974). — VAN DER PLANK, J. E.: *Disease Resistance in Plants*. Acad. Press, New York 1968. — WRICKE, G.: Populationsgenetik als Basis für die Selektion bei Nutzpflanzen. *Silvae Genetica* 23: 5—9 (1974).