Table 2. — Estimates of variance components* and heritabilities for rooting ability (number of roots) of cottonwood clones under both greenhouse and field conditions

Variance component and heritability	Field	Greenhouse
σ_g^2	3.73 ± 2.44	4.02 ± 2.33
$\sigma_{f(g)}^2$	4.48 ± 1.43	2.46 ± 0.82
σ_{rf}^2	0.61 ± 0.31	0.24 ± 0.13
$\sigma_{c(f)}^2$	5.51 ± 0.87	4.05 ± 0.57
$\sigma_{rc(f)}^2$	0.33 ± 0.57	0.37 ± 0.24
σ_{pf}^2	2.33 ± 0.36	2.04 ± 0.49
$\sigma_{pc(f)}^2$	1.45 ± 0.59	2.95 ± 0.42
σ^2	20.70 ± 0.87	8.20 ± 0.34
h_i^2	0.80	0.86
h_1^2	0.85	0.91

* All components are statistically significant at 0.01 percent level.

Standard error of variance component = $\sqrt{\frac{2}{k^2}\left(\Sigma\frac{V_i^2}{f_i+2}\right)}$

k = coefficient of the component of variance.

V_i^2 = mean square involved in the computation of the component of variance.

f_i = the degree of freedom for each mean square.

Table 3. — Comparison of average number of roots per cutting among cottonwood clones of different geographic origin

Geographic sources	Field mean	Field Range of clone means	Greenhouse mean	Greenhouse Range of clone means
Nebraska	7.4	0.2 - 20.0	8.0	1.8 - 17.8
Minnesota-Wisconsin	7.0	1.7 - 22.5	7.7	2.8 - 17.8
N. Illinois	3.8	0.6 - 10.8	4.3	1.5 - 8.7
Missouri	3.4	0.3 - 6.7	4.6	1.7 - 9.2
Indiana	3.4	1.0 - 6.7	3.5	1.4 - 7.1
Ohio-Pennsylvania	2.8	1.0 - 6.6	4.5	1.6 - 9.1
S. Ohio	1.3	0 - 6.7	2.2	0.4 - 7.8
mean	4,7		5,4	

Lines connect means that are not significantly different at the 5 percent level, on the basis of Duncan's Multiple Range Test.

tests were highly correlated (r = 0.76 based on clone means and 0.89 on family means).

Cuttings from the base of the wands produced significantly more roots than those from upper portion *(Table 4)*. No correlation between cutting diameter and number of roots within each position was found. Correlation coefficients were around 0.1 and negative in most cases. Root distribution within cuttings also differed. The cuttings from the tip of the wand developed roots almost exclusively in their lower portion while roots developed along the entire buried portion of the basal cuttings *(Figure 2)*.

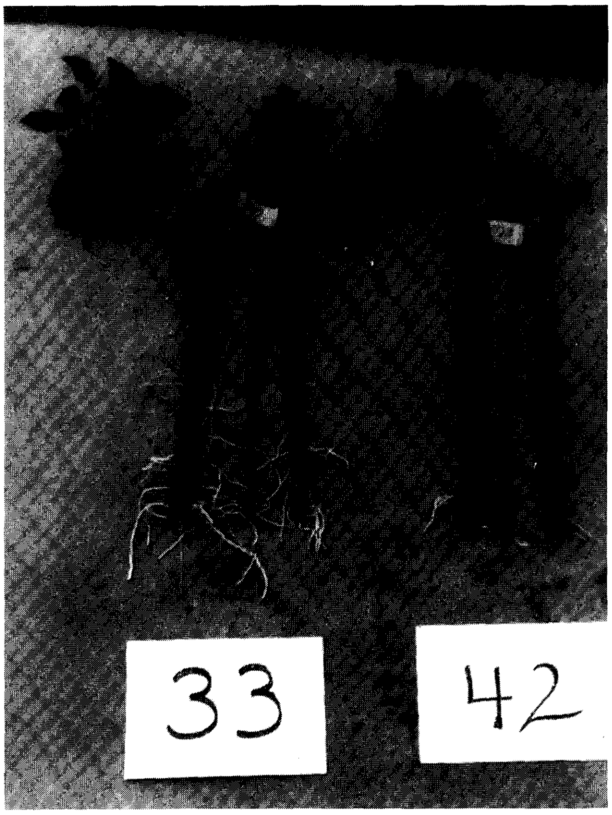

Figure 1. — Cuttings from a Nebraska origin (33) rooted more vigorously than those from Indiana (42).

Discussion and Conclusions

Variation in rooting capability of cottonwood clones has been reported previously, but it has not been associated with race or geographic origins (Wilcox and Farmer 1968; Cunningham 1953). Association with geographic oirigin suggests the adaptative value of the character (Libby 1974 b). Geographic variation seems to follow the north and west to south and east pattern which is prevalent in most characteristics investigated in cottonwood (Ying and Bagley 1976). Marcet (1961) concluded that ability to form a new root system vegetatively was more crucial to the survival of cottonwood trees growing along the lower Mississippi River than to those on the upper part of the river because of the repeated flooding which deposits sedimentary materials around the existing trees. The tree's ability to form new roots close to the surface is essential to its survival. We found that clones from Nebraska and Minnesota-Wisconsin

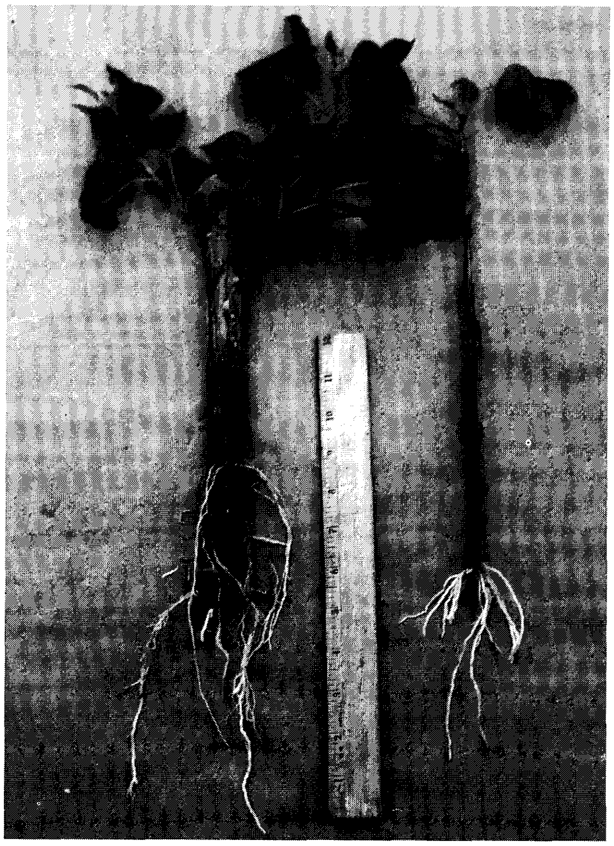

Figure 2. — A cutting from the tip of a branch (right) rooted at the base with less vigor than a cutting from the base (left) with roots initiated over most of the buried part of the cutting.

Table 4. — Comparison of average number of roos among cottonwood cuttings from the tip, middle and base of the wands without regard to geographic source

Position	Field test number	Greenhouse test number
Tip	3.1	4.3
Middle	3.5	3.6
Base	7.4	8.2

Lines connect means that are not statistically different at the 5 percent level, on the basis of Duncan's Multiple Range Test.

(upper course of the Mississippi River) had better rooting ability than those from other regions, but this does not refute the theory that ease of rooting would be an aid to survival. Zsuffa (1976) suggested that the rooting differences among clones of different geographic origins may be caused by genotype-environment interactions. This can best be verified by testing the same set of clonal materials under different environmental conditions. However, consistency in results in our experiments under greenhouse and field conditions which differed in temperature, moisture and medium indicates that rooting differences were largely genetic. Our observations agreed with Bloomberg (1959) and de Phillippis (1966) in that basal cuttings always produced more roots than apical cuttings of poplar clones.

Additive genetic variance (σ^2_A) can be estimated by either of the following formulae assuming half-sibs of open-pollinated progenies and absence of epistasis:

$$\sigma^2_A = 4\sigma^2_{f(g)}$$

$$\sigma^2_A = \sigma^2_{f(g)} + \sigma^2_{c(f)}$$

Both formulae should give equal estimates of σ^2_A if assumptions associated with the interpretation of the component of variances are valid. But average genetic correlation among open-pollinated offsprings is very likely higher than 0.25 (Namkoong 1966; Squillace 1974). In this case the second formula is preferred because of the balancing effect of the two terms. Increasing genetic correlation among family members would decrease the within-family genetic variation and increase the between-family variance proportionally and vice versa.

In view of the high estimated heritabilities, improvement of clonal rooting ability can be realized through selection either by means of sexual or asexual propagation. Broad-sense heritability (h^2_3) on an individual cutting basis was 0.54 and 0.39 for the greenhouse and field tests respectively, which is very close to those reported by Wilcox and Farmer (1968). Removal of 'position effect' ('c' effect or 'topophysis') (Burdon and Shelbourne 1974) reduced considerably the phenotypic variance and thus increased the heritability ratio of clonal means.

Genetic potential of a cottonwood clone is usually evaluated by replicated clonal tests. Differences among clones in early root development could affect establishment and mask the genetic difference of early growth if the planting was established by unrooted cuttings (Ying and Bagley 1976). This problem could be alleviated by adjusting growth rate to rooting difference or by rooting cuttings before planting in the field plots.

Summary

Cuttings from clones of Nebraska and Minnesota-Wisconsin origins produced significantly higher number of roots than those of other geographic sources in greenhouse and field tests. Heritability of clonal means was very high, over 0.8. Substantial gain can be achieved through selection. Cuttings from basal part of the parent shoot produced more roots than those from the upper part of the shoot.

Key words: Cottonwood, *Populus deltoides*, provenance test, vegetative propagation.

Zusammenfassung

In Versuchen zur Stecklingsbewurzelung von *Populus deltoides* zeigten Stecklingsklone aus Nebraska und Minnesota-Wisconsin eine stärkere Wurzelbildung als solche anderer Herkünfte. Die Unterschiede waren signifikant. Stecklinge aus der unteren Triebregion hatten mehr Wurzeln als Stecklinge aus der oberen Region der Triebe.

Literature Cited

Bloomberg, W. J.: Rooting formation of black cottonwood cuttings in relation to region of parent shoot. For. Chron. 35: 13—17 (1959). — Burdon, R. D., and Shelbourne, C. J. A.: The use of vegetative propagules for obtaining genetic information. New Zealand J. For. Sci. 4: 418—425 (1974). — Cunningham, F. E.: Rooting ability of native cottonwood depends on the clone used. U.S.D.A. For. Ser., N.E. For. Exp. Sta. Res. Note 26. 2 p. (1953). — Philippis, A. de: Factors affecting the difficult rooting of cuttings in some poplars. E.N.C.C., Roma, 131 p. (1966). — Heimburger, D.: Report on poplar hybridization II — 1937 and 1938. For. Chron. 16: 149—160 (1940). — Libby, W. T.: The use of vegetative propagules in forest genetics and tree improvement. New Zealand J. For. Sci. 4: 440—447 (1974 a). — Libby, W. T.: A summary statement on the 1973 vegetative propagation meeting in Rotorua, New Zealand. New Zealand J. For. Sci. 4: 454—458 (1974 b). — Marcet, E.: Investigation of the geographic variability of morphological characteristics in *P. deltoides* Bartr. (translated from German). Silvae Genetica 10: 161—172 (1961). — Namkoong, G.: Inbreeding effects on estimation of genetic additive variance. For. Sci. 12: 8—13 (1966). — Schreiner, E. J.: Genetics of eastern cottonwood. U.S.D.A. For. Ser. Res. Paper WO-11, 19 pp. (1970). —

SNEDECOR, G. W. and COCHRAN, W. G.: Statistical Methods. The Iowa State University Press, Ames, Iowa. 6th edition. 593 pp. (1967). — SQUILLACE, A. E.: Average genetic correlation among offspring from open-pollinated forest trees. Silvae Genetica 23: 149—156 (1974). — WILCOX, J. R. and FARMER, R. E. Jr.: Heritability and C effects in early root growth of eastern cottonwood cuttings. Heredity 23: 239—245 (1968). — YING, C. C. and BAGLEY, W. T.: Genetic variation of eastern cottonwood in an eastern Nebraska provenance study. Silvae Genetica 25: 67—73 (1976). — ZSUFFA, L.: Vegetative propagation of cottonwood by rooting cuttings. Proc. Cottonwood Symposium, Greenville, Mississippi (in press), (1976).

Untersuchungen über die natürliche Selbstbefruchtung in Beständen der Fichte (Picea abies (L.) Karst.) und Kiefer (Pinus sylvestris L.)

Von G. MÜLLER[1])

(Eingegangen September 1977 / Januar 1978)

Ziel der hier beschriebenen Experimente ist die Einschätzung der in Waldbeständen nach freier Abblüte zu erwartenden Selbstbefruchtungsraten einzelner Individuen. Als Selbstbefruchtungsrate wird im folgenden derjenige relative Anteil der Nachkommen eines Individuums bezeichnet, der aus der Verschmelzung männlicher und weiblicher Gameten ein und desselben Individuums hervorgegangen ist. Als Nachkommen gelten in diesem Zusammenhang alle mit keimfähigen Embryonen ausgestatteten Samen. Die Selbstbefruchtungsrate wird stets auf die Verhältnisse während einer Blühperiode bezogen.

1. Bedeutung

Die Bedeutung des Phänomens Selbstbefruchtung für die theoretische und angewandte Genetik beruht auf seiner Wirkung auf die genotypische Struktur einer Population, d. h. die Häufigkeitsverteilung der Genotypen dieser Population bezüglich einzelner oder aller polymorpher Genloci. Sind alle Paarungen zu einem gegebenen Zeitpunkt uneingeschränkt möglich (Zufallspaarung), so stimmt die Wahrscheinlichkeit, mit der ein Individuum sich selbst befruchtet überein mit der Wahrscheinlichkeit, sich mit jedem der anderen Individuen der Population zu paaren und ist gleich dem Reziprokwert der Populationsgröße (vgl. GREGORIUS und G. MÜLLER, 1975). Übersteigt aber die Selbstbefruchtungswahrscheinlichkeit diesen Wert, so stehen potentiell zwar alle Paarungspartner zur Verfügung, jedoch wird der Anteil der durch Fremdbefruchtung zustandegekommenen Paarungen zugunsten des Anteils der Selbstbefruchtungen reduziert. Durch diesen gegenüber der Zufallspaarung zusätzlichen Beitrag an Verwandtenpaarung (Verwandschaft eines Individuums mit sich selbst) wird zwingend Inzucht induziert, da das Entstehen von Inzucht von der Existenz verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen den Paarungspartnern abhängig ist.

Selbstbefruchtungsraten, die den für Zufallspaarung maßgeblichen Wert überschreiten, bedingen somit einen Zuwachs der mittleren Abstammungs- und Inzuchtkoeffizienten der Individuen der Nachkommenpopulation (Definitionen siehe z. B. CROW und KIMURA, 1970, Kap. 3) und bewirken konsequent eine Erhöhung des Anteils homozygoter Genotypen gegenüber den korrespondierenden Hardy-Weinberg-Proportionen. Durch die Funktionsidentität der Allele an einem Genlocus können sich auf diese Weise bei Homozygoten rezessive Allele auswirken, deren Effekt bei Heterozygoten durch dominante Allele überlagert würde. Handelt es sich dabei um Allele mit nachteiligen Wirkungen auf bestimmte Leistungsmerkmale, so bewirkt ein überproportionaler Anteil an Homozygoten eine verstärkte phänotypische Präsenz solcher Merkmale, infolgedessen das Mittel einer Pflanzenpopulation bezüglich dieser Leistungsmerkmale nachteilig beeinflußt werden kann, solange diese Genotypen in der Population verbleiben. Es sei hier nur angemerkt, daß von diesen Wirkungen das gesamte Genom betroffen ist, also z. B. auch alle Allele, die an der Ausprägung von Resistenzeigenschaften beteiligt sind. Definiert man die genische Vielfalt eines Individuums als die Gesamtzahl verschiedener Allele an allen polymorphen Genloci (GREGORIUS 1977), so bewirkt jede Erhöhung des Anteils homozygoter Genloci den Verlust an genischer Vielfalt dieses Individuums.

Daß Selbstbefruchtung und die daraus resultierenden Wirkungen für Fichte und Kiefer bedeutsam sind, ist nachgewiesen. So ist weder bei diesen beiden Baumarten noch sonst einer der bisher untersuchten Gymnospermenarten irgendeine Form der Selbstinkompatibilität gefunden worden (HAGMAN, 1975). Eine Reduzierung der Selbstbefruchtungswahrscheinlichkeit ist in geringem Umfang allenfalls durch die Anordnung der männlichen und weiblichen Blüten zu erwarten, da sich insbesondere in Fichtenkronen die weiblichen Blüten bevorzugt in den oberen bzw. äußeren Kronenpartien befinden und deshalb besonders für Fremdbefruchtung exponiert sind. Ein ähnlicher Effekt kann durch das von SARVAS (1962) an einigen Individuen beobachtete frühere Einsetzen der weiblichen Blüte hervorgerufen werden.

Die als Folge von Selbstbefruchtung bzw. Verwandtenpaarung allgemein zu erwartenden nachteiligen Wirkungen lassen sich leicht mit Hilfe von Kreuzungsexperimenten nachweisen. So zeigt FRANKLIN (1970 und 74 a) am Beispiel verschiedener Kiefernarten, daß sich die Vollkornerträge nach künstlicher Selbstbestäubung im Vergleich zur Fremdbestäubung um durchschnittlich über 50% verringern, daß lebensfähige Nachkommen aus Selbstbefruchtung signifikant geringere Wuchsleistungen zeigen (siehe auch KRIEBEL 1975) und zu diversen Abnormalitäten neigen können. Anhand der Analyse des Wuchsverhaltens von Nachkommen aus Verwandtenkreuzungen weisen z. B.

[1]) Dr. GERHARD MÜLLER
Lehrstuhl für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Universität Göttingen, Büsgenweg 2, 3400 Götingen-Weende.