

Trudy po lesnomu optynomu delu v Rossii. Otchet po lesnomu optynomu delu za 1913 god. S.-Peterburg (1914). — 33. OGIEVSKII, V. D.: Dejatel'nost' Kontrolnoj i Opytnoj Stancji drevesnyh semjan, in: Trudy po lesnomu optynomu delu v Rossii. Otchet po lesnomu optynomu delu za 1914 god. pp. 209—222. Petrograd. Izd. Lesnoj Departament (1915). — 34. OGIEVSKII, V. D.: Dejatel'nost' Kontrolnoj i Opytnoj Stancji drevesnyh semjan. In: Trudy po lesnomu optynomu delu v Rossii. Otchet po lesnomu optynomu delu za 1915 god. Petrograd. Izd. Lesnoj Departament (1916). — 35. PATLAI, I. N.: Vlijanie geografičeskogo proisloždenija semjan na rost i ustojčivost' sosny v kul'turah severnoj levoberežnoj časti USSR. Ukrainskaja sel'skohozjajstvennaja akademija. Kiev. Avtoreferat (1965). — 36. PATLAI, I. N.: Geografičeskie kul'tury sosny obyknovennoj v Ukrainskoj SSR. Proc. IUFRO Symp. Genetics of Scots Pine, Warsaw, Kórnik; 1—25 (1973). — 37. PATLAI, I. N.: Geografičeskie kul'tury sosny v Sobičskom lesničestve. Lesokhozjajstvennaja Informacija — referativnyj vypusk No 1; 13—15 (1977). — 38. PODZOROV, N. V.: Srastanie kornevych sistem sosny v geografičeskikh kul'turach V. D. Ogievskogo. Lesnoe Hozjajstvo 10: 29—30 (1963). — 39. PODZOROV, N. V.: Vlijanie zadymlenija vozduha na kačestvo semjan sosny obyknovennoj. Lesnoe Hozjajstvo 7: 47—49 (1965). — 40. PODZOROV, N. V.: Pričiny massovogo usyhanija sosny i eli v Ohtinskoy lesnoj dače. Izvestija vysših učebnyh zavedenij Lesnoj Zurnal 5 (1966). — 41. PODZOROV, N. V.: Vlijanie zadymlenija atmosfernogo vozduha na prirost sosny po diometru. Izvestija vysših učebnyh zavedenij Lesnoj Zurnal 2: 164—165 (1973). — 42. POPOV, V. JA. and VOJČAL', P. I.: Klimatičeskie posadki sosny v kul'turah i vozmožnosti perebrosov sosnovych semjan v Arhangelskuju oblast'. Izvestija vysših učebnyh zavedenij Lesnoj Zurnal 2: 14—19 (1971). — 43. PRAVDIN, L. F.: Sosna obyknovenaja. Izmenčivost', vnutrividovaja sistematika i selekcija, Moskva, pp. 1—191 (1964). — 44. PREOBRAŽENSKIY, A. V.: Geografičeskaja optynaja kul'tura sosny obyknovennoj. Lesnoe Hozjajstvo 4: 58—59 (1950 a). — 45. PREOBRAŽENSKIY, A. V.: Optynaja kul'tura 1914—1915 gg. prof. V. D. Ogievskogo. Trudy LTA im. S. M. Kirova, vyp. 68. (1950 b). — 46. PREOBRAŽENSKIY, A. V.: Lesnye kul'tury učebno-optynyh leshozov Leningradskoj Lesotehničeskoy akademii. Putevoditel' Leningrad (1959). — 47. RED'KO, G. I.: Stanjanie i perspektivi iskusstvennogo lesovozobnovlenija i lesovozvedenija v SSSR. Leningrad pp. 1—28. (1974). — 48. RED'KO, G. I., BRANOVICKII, M. L. and IVANKOVIČ, V. D.: Lesnye kul'tury. Učebnye i optynye lesnye kul'tury v Ohtinskem Leshozhe (putevoditel') Posobie dla prohoždenija učebnoj praktiki dlja studentov očnogo i zaočnogo obučenija. Leningrad pp. 1—84 (1975). — 49. RUBBY, J. L. and WRIGHT, J. W.: A revised classification of geographic varieties in Scots pine. Silvae Genetica 25 (5—6); 169—175 (1976). — 50. SAATÇIOĞLU, F.: Results of the 25 years' provenance experiment established by using 16 Scots pine of European and 1 native provenance in Turkey. Silv. Genet. 16 (5/6): 172—177 (1967). — 51. SAMOFAL, S.: Lesokul'turnye opty prof. V. D. Ogievskogo i ih sovremennoe značenie. Lesnoe Hozjajstvo Lesopromyšlennosti i Toplivno 4: 33—38 (1924). — 52. SAMOFAL, S.: Klimatičeskie rasy obyknovennoj sosny (*Pinus sylvestris*) i ih značenie v organizaci semennogo hozjajstva SSSR. Trudy po lesnomu optynomu delu. Izd. Novaja derevnja, Moskva Vyp. I (LXV): 5—50 (1925). — 53. SANNIKOV, G. A.: Geografičeskie kul'tury sosny v Sobičskom lesničestve Sumskoj oblasti. Trudy Leningradskoj ordena Lenina Lesotehničeskoy akademii im. S. M. Kirova, vyp. 82: 49—61 (1957). — 54. SANNIKOV, G. A.: Sovremenoje značenie geografičeskikh kul'tur V. D. Ogievskogo. Izvestija vysših učebnyh zavedenij Lesnoj žurnal 2: 59—65 (1958). — 55. SANNIKOV, G. A.: Geografičeskie kul'tury V. D. Ogievskogo. In: Izbrannye trudy V. D. Ogievskogo. Moskva: 327—351 (1966). — 56. STARČENKO, I. I.: Geografičeskie kul'tury sosny v Kazanskem leshoze. Lesnoe hozjajstvo 44 (5): 43—44 (1952). — 57. TEICH, A. M. and HOLST, M. J.: Early survival and growth of Russian *Pinus sylvestris* L. in Canada. Forestry Chronicle 46 (4): 325—328 (1970). — 58. TIMOFEEV, V. P.: Priroda i nasaždenija lesnoj optynoj dači Timirjazevskoj Sel'skohozjajstvennoj akademii za 100 let. Izdatel'stvo "Lesnaja Promyšlennost", Moskva pp 1—168 (1965). — 59. TIMOFEEV, V. P.: Osobennosti rosta sosny različnogo proisloždenija v lesnoj optynoj dači Timirjazevskoj akademii. Izvestija Timirjazevskoj Sel'skohozjajstvennoj akademii, Izdatel'stvo "Kolos", Moskva, No 2: 130—146 (1973). — 60. TIMOFEEV, V. P.: Pervye v SSSR geografičeskie posadki sosny obyknovennoj v lesnoj optynoj dači TSHA. In: Materialy soveščanija o rabote učebno-optynyh leshozov. Tartu: 11—28 (1975). — 62. WIEDEMANN, E.: Die Versuche über den Einfluß der Herkunft des Kiefernksamens aus der preußischen forstlichen Versuchsanstalt. Ztschr. Forst- u. Jagdwesen 62: 809—836 (1930). — 63. WRIGHT, J. W.: Introduction to Forest Genetics. Acad. Press, N. Y., 1—463 (1976).

Charakterisierung von Fichtenklonen (*Picea abies Karst.*) II. Korrelation der Merkmale

Von J. KLEINSCHMIT¹⁾, A. SAUER-STEGMANN¹⁾, J. LUNDERSTÄDT²⁾ und J. SVOLBA¹⁾

(Received September 1980 / March 1981)

Zusammenfassung

Für 500 Klone mit 3 Pflanzen je Klon (= 1.500 Pflanzen) wird die Abhängigkeit der erhobenen 99 Merkmale untereinander untersucht. Dafür werden die phänotypischen Korrelationen ($n = 1500$), die genetischen Korrelationen auf dem Klonniveau ($n = 500$) und die genetischen Korrelationen auf dem Herkunfts niveau ($n = 10$) errechnet. Zusätzlich werden partielle und multiple Korrelationen für die Interpretation herangezogen. Für Identifikationszwecke sind die gering korrelierten biochemischen und chemischen Merkmale besonders gut geeignet.

Die sehr unterschiedlichen Korrelationskoeffizienten, die für Herkünfte i. a. höher sind als für Klone und Einzelpflanzen, zeigen, daß Populationen einheitlicher reagieren als ihre Komponenten. Bei ähnlicher Gesamtwuchsleistung

der Herkünfte kann das Variationsmuster der Einzelklone dieser Herkünfte in den phänologischen Merkmalen sehr unterschiedlich sein. Bei der Selektion von Einzelklonen nach der Höhe tritt in den Merkmalen Austrieb und Abschluß keine signifikante Veränderung der Variation ein. Andere Merkmale werden dagegen in ihrer Verteilung verändert (z. B. Johannistriebbildung, Zweiglänge, Nadelmerkmale, Baumform).

Die Wuchsleistung der Herkünfte wird durch weniger Merkmale eindeutig bestimmt als die der Klone und Einzelpflanzen.

Das Ergebnis zeigt, daß die Ableitung allgemeiner Gesetzmäßigkeiten (z. B. Abhängigkeit Höhe - Austrieb, Höhe - Vegetationsabschluß) für die Baumart Fichte aus der Untersuchung nur einer Herkunft nicht möglich ist.

Summary

The correlations of 99 characteristics were analysed for 500 clones with 3 replicates each (= 1500 plants). Simple linear correlations were calculated for single plants (pheno-

¹⁾ Niedersächsische Forstliche Versuchsanstalt, Abt. Forstpflanzenzüchtung, 3513 Escherode, Bundesrepublik Deutschland

²⁾ Institut für Forstzoologie der Universität Göttingen, 3400 Göttingen, Bundesrepublik Deutschland

typic correlations, $n = 1500$), clonal means (genetic correlations, $n = 500$) and provenance means (genetic correlations, $n = 10$). In addition, partial and multiple correlation coefficients were generated for interpretation of the results.

Uncorrelated or low correlated characters such as biochemical and chemical traits, are especially useful for identification purposes.

The differences between correlation coefficients for provenances which are generally higher, and those of clones, show that populations react more uniform as compared to their components. Looking to provenances with comparable growth potential, the pattern of variation in phenological characters of the single clones within these provenances, can be quite different. When selecting single clones for height growth, there is no significant change in the patterns of variation of flushing and bud set in the selected population. Other characters however, are influenced in their distribution (e. g. lamma shoot formation, branch length, needle characters, stem form).

Growth potential determination of provenances demands less characteristics than growth determination of clones or single plants. It is not possible to draw general conclusions about correlations of Norway spruce characteristics from analysis of a single population; the pattern of adaptation seems to vary, from one population to another.

Key words: correlation, Norway spruce, identification, selection, adaptation

1. Einleitung

Im Rahmen dieses Forschungsvorhabens, das aus Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft gefördert worden ist, sollte untersucht werden, ob es möglich ist, Fichtenklone mit Hilfe morphologischer, physiologischer, chemischer und biochemischer Merkmale eindeutig zu identifizieren.

Darüberhinaus sollte in dem Untersuchungsmaterial ein Einblick in die Merkmalsvariation und die Abhängigkeit der untersuchten Merkmale gewonnen werden. Diese Information scheint insbesondere für Entscheidungen über die Zusammensetzung von Zuchtsorten aus Stecklingen und für die Beurteilung von Selektionsmaßnahmen wichtig.

Ausführlicher wurde über die Zielsetzung in *Silvae Genetica* (22) 1973, S. 173—182 berichtet. Hier wurde auch die wichtigste Literatur zusammengefaßt, so daß hier auf eine Wiederholung verzichtet werden soll.

Die Variation der untersuchten Merkmale ist in *Silvae Genetica* (27) 1978, S. 109—117, dargestellt worden.

In diesem Teil des Berichtes werden Abhängigkeiten zwischen den einzelnen Merkmalen untersucht. Dadurch sollen diejenigen Merkmale bestimmt werden, mit deren Hilfe sich eine größere Zahl von Klonen unterscheiden läßt.

Gleichzeitig soll Einblick in den Aufbau natürlicher Fichtenpopulationen gewonnen werden, soweit dies für deren Beurteilung und für züchterische Entscheidungen wichtig ist.

2. Material und Methoden

Von 4jährigen Sämlingen wurden 1971 Stecklinge geworben, die für die vorliegende Untersuchung als Ausgangsmaterial dienten. Die Pflanzen wurden im Kamp der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt angezogen. Aus 10 Beständen deutscher Herkunftsgebiete wurden je 50 Klonen zufällig ausgewählt.

Je Klon wurden im Jahre 1973 3 Pflanzen markiert und numeriert, so daß alle Untersuchungen an diesen Pflanzen vorgenommen werden konnten. Es wurden neben Höhen-

messungen und Wurzelhalsdurchmesserbestimmungen physiologische, morphologische, chemische und biochemische Merkmale untersucht.

2.1 Physiologische Merkmale

Der Austriebsbeginn (Stadium 1 nach VOLKERT und SCHNELLE, 1966) wurde einmal wöchentlich bonitiert. Jeder Klon erhielt eine Note, da im Klon keine beobachtbare Streuung auftrat. Hatte nach einer Woche ein bisher noch nicht ausgetriebener Klon bereits Stadium 2 erreicht, wurden für den Austriebstermin 3,5 Tage zurückgerechnet. Unter den hiesigen Klimabedingungen traten innerhalb einer Woche keine größeren Austriebsdifferenzen auf.

Für das Ende der Vegetationszeit wurde der Zeitpunkt bestimmt, an dem der Terminaltrieb und die Endknospe braun verfärbt sind (Einlagerung von Lignin). Dies gibt sicher nicht exakt den Eintritt des physiologischen Ruhezustandes wieder, ist jedoch ein gut zu beobachtendes und ohne Beschädigung der Pflanze zu beschreibendes Maß. Diese Bonitur wurde ebenfalls einmal wöchentlich durchgeführt. Der Vegetationsabschluß wurde umgerechnet auf die Zeit seit Vegetationsbeginn der frühesten Klone in Tagen.

Die verschiedenen Möglichkeiten zur Bildung von Johannistrieben wurden nach folgendem Boniturschema erfaßt:

Note Merkmal

- 1 ohne
- 2 Johannistrieb an Seitenzweigen
- 3 Johannistrieb am Hauptrieb
- 4 Johannistrieb an Haupttrieb und Seitenzweigen.

Die Aufnahme erfolgte einmal zu einem Zeitpunkt, an dem die frischen Triebe gut sichtbar waren.

Wie bei der Austriebsbonitur konnte für Johannistriebbildung wie auch für die Beendigung der Vegetationszeit im Klon keine sichtbare Variation beobachtet werden, so daß die Klone für die physiologischen Merkmale nur je eine Note erhielten.

2.2 Morphologische Merkmale

Es wurden die Höhen 1972 und 1973 gemessen, der Wurzelhalsdurchmesser ca. 1 cm über dem Erdboden ermittelt und die Zweiglänge von zwei Zweigen jeder Pflanze aus dem obersten Quirl (= 1973) gemessen.

Eine 10stufige Boniturskala erfaßte die Baumform jedes Stecklings, wobei Note 1 einen zweigähnlichen, mehr oder weniger am Boden liegenden Steckling beschrieb, während Note 10 bedeutete, daß zwei vollständige Quirle mit 3 und mehr Zweigen ausgebildet waren und ein gerade gewachsener Baum zu erkennen war. Parallel zur Baumformbonitur wurde zusätzlich der Tropismus, d. h. die Umstellung auf orthotropen Wuchs, ermittelt, wobei Note 1 = aufgerichtet, Note 5 = am Boden liegend bezeichnet, 2, 3 und 4 entsprechen wieder Zwischenstellungen in den Winkelbereichen von 55—75°, 35—55° und 15—35°.

Der Winkel der Zweige des obersten Quirls zum Terminaltrieb, der Zweigwinkel, wurde ebenfalls in Form einer Bonitur ermittelt. An älteren Fichtenklonen ist dies ein gut zu beobachtendes Merkmal. Die Noten reichen von 1 = eng anliegend, bis Note 5 = weit abgespreizt. Die Noten 2, 3 und 4 entsprechen wieder Zwischenstellungen in den Winkelbereichen von 15—35°, 35—55° und 55—75°.

Um eine größere Anzahl von Nadelmerkmalen auf ihre Eignung zur Klonidentifizierung untersuchen zu können und zugleich auch die Möglichkeit zu haben, Pflanzennähr-

und Inhaltsstoffe erheben zu können, wurden am 30. und 31. 10. 1973 von jeder Pflanze Zweige I. Ordnung aus den beiden obersten Quirlen entnommen und entsprechend den Aufgabenstellungen behandelt.

An einem 5 cm langen Zweigstück wurden die Nadelstellung (von eng anliegend = Note 1, bis weit gespreizt = Note 5, Winkelbereich wie Zweigwinkel) und die Nadelzahl ermittelt. Zur Erhebung weiterer Merkmale wurden die Nadeln bei -2° bis -4° C in einem Mantelkühlhaus gelagert. An je 30 Nadeln einer Pflanze, die zufallsmäßig aus der Gesamtnadelzahl entnommen worden waren, wurden das Auftreten von Widerhaken, die Form der Nadelspitze (Tab. 2), Nadellänge in mm und Nadelbreite (letztere gemessen mit Meßokular: 20 Teilstriche = 1 mm) ermittelt. Nach Farbtafeln aus dem Pflanzenfarbenatlas von BIESALSKI (1957) wurde die Nadelfarbe für jede Pflanze bestimmt. Die in diesem Atlas genannten Farbbezeichnungen wurden, um die statistische Auswertung zu erleichtern, verschlüsselt, so daß die Skala von blaugrün (22 : 5, 5 : 3 = Note 10) bis goldlaubgrün (24 : 5, 5 : 3 = Note 30) reichte.

2.3 Chemische Analysen der Nährstoffe

Zur Bestimmung der Hauptnährstoffe: Stickstoff, Phosphor, Kalium, Calcium und Magnesium wurden die am 30./31. 10. 1973 geworbenen Zweige (ca. 15 cm lang) getrocknet, die Nadeln bei 500 bis 600° C verascht und mit Salzsäure aufgenommen. Die Analysen von K, Ca und Mg wurden mit einem Perkin-Elmer-Atomabsorptions-Spektrometer durchgeführt, die Bestimmung von Phosphor kolorimetrisch mit der Molybdänblau-Methode. Die Stickstoffgehalte wurden mit dem Auto-Analyser von Technikon aus einem Schwefelsäure-Selen-Aufschluß nach Kjeldal ermittelt. Für die Auswertungen wurden die Anteile der Elemente in Prozent der organischen Substanzen herangezogen, um bessere Vergleichsmöglichkeiten zu haben.

2.4 Biochemische Merkmale

Als biochemische Merkmale wurden untersucht Polyphenole bzw. Sesquiterpene, die infolge ihres niedrigeren Dampfdruckes und damit der geringeren Flüchtigkeit gegenüber den einfachen Terpenen leichter zu handhaben sind. Für die gaschromatographischen Analysen wurden 2—5 Nadeln, einschließlich Nadelkissen, vom letztjährigen Jahrgang entnommen und unmittelbar nach der Ernte (30./31. 10. 1973) so lange in flüssigen Stickstoff getaut, bis sich keine Blasen mehr bildeten. Bis zur Aufarbeitung wurden die tiefgefrorenen Nadeln in Röhrchen baumweise getrennt bei -30° C gelagert. Für jede Analyse wurde eine Nadel in 2 mm lange Stücke geschnitten und diese unmittelbar danach in einer Aluminiumkapsel kalt verschweißt. Die Kapsel wurde mit dem manuellen Dosiersystem MS 41 (Fa. Perkin-Elmer) in den Gaschromatographen (Perkin-Elmer, Fraktometer F 20) eingegeben. Die Trennung erfolgte auf einer 2 m Glassäule mit den folgenden Trennbedingungen: Stationäre Phase 2,5 Gew. % Silikongummi SE 52, Träger: Chromosorb G, AW - DMCS, 80—100 mesh. Die Injektorblocktemperatur betrug 330° C, die Ofentemperatur 100° C isotherm für 2 min., nachfolgend 100 bis 230° C mit einem Anstieg von 5° C pro Minute. Das Trägergas war N₂ mit 60 ml/min., Brenngas H₂ mit 40 ml/min. und synthetische Luft mit 320 ml/min.

Nach etwa 20 Analysen wurde der Injektorblock von den im Trägergas mitgeführten Verkohlungsprodukten der Na-

deln gereinigt. Weitere Einzelheiten zur Methodik können aus SAUER-STEGMANN *et al.* (1978) entnommen werden.

2.5 Auswertungsmethoden

Auf der UNIVAC 1100 der Gesellschaft für wissenschaftliche Datenverarbeitung mbH Göttingen wurden Produkt-Moment-Korrelationen mit den Programmen KOR 1 von L. POECKER und KOR 3 von L. LOERINCZ, Darmstadt, gerechnet. Partielle Korrelationen wurden bei einigen Merkmalskombinationen ermittelt. Multiple Korrelationen und Regressionen, die ebenfalls auf der UNIVAC 1100 in Göttingen gerechnet wurden, geben Aufschluß darüber, inwieviel die einzelnen Merkmale eine vorgegebene Zielgröße beeinflussen. Lineare Regressionen und deren Darstellung als Regressionsgerade machen den Zusammenhang einiger Merkmale deutlich. Es wurden zunächst einfache Korrelationen für alle Merkmale mit allen Einzelpflanzen ($n = 1500$) (phänotypische Korrelationen), mit Klon-Mittelwerten ($n = 500$) (genetische Korrelationen) und Herkunfts-Mittelwerten ($n = 10$) (genetische Korrelationen) gerechnet (NAMKOONG 1979).

Der Vergleich jeweils zweier geschätzter Korrelationskoeffizienten erfolgte nach SACHS (1971), die Prüfung auf Gleichheit der Mittelwerte von paarweise zugeordneten Korrelationsreihen mit dem Wilcoxon Test für Paardifferenzen beim Vergleich zweier abhängiger Stichproben (LIEBERT 1973).

3. Ergebnisse und Diskussion

Aus der Vielzahl der Korrelationskoeffizienten sollen die praktisch wichtigsten Korrelationen der Höhe 73 mit anderen Merkmalen besprochen werden.

Abhängigkeiten auf Einzelpflanzenebene stellen phänotypische Korrelationen dar.

Die Korrelationen zwischen Klonmittelwerten zeigen, wie stark bestimmte Merkmale nach Ausschalten der Umwelteinflüsse auf dem Individualniveau gleichgerichtet auftreten (genetische Korrelationen). Sie können durch Kopplung oder durch Koadaptation beeinflußt sein.

Die Korrelationen auf dem Herkunfts niveau spiegeln wieder, inwieweit Anpassungsmuster der Populationen bei den untersuchten Herkünften gleichgerichtet auftreten (genetische Korrelationen).

Da die Ursachen für die Korrelationskoeffizienten auf den jeweiligen Niveaus sehr unterschiedlich sind, können hier durchaus Unterschiede erwartet werden. In Tab. 1 sind beispielhaft die einfachen Korrelationskoeffizienten auf den verschiedenen Niveaus für die Höhe 1973 wiedergegeben. Die Ergebnisse zeigen, daß die Größe der Korrelationskoeffizienten auf dem Einzelpflanzenniveau i. a. am niedrigsten ist. Diese Unterschiede sind statistisch hochsignifikant. Die Korrelationskoeffizienten für die Klone sind fast immer größer als für Einzelpflanzen. Auch hier sind die Unterschiede statistisch hoch gesichert (0,001% Niveau). Auf dem Herkunfts niveau zeigt sich von 7 Ausnahmen (Nadellänge, P-Gehalt, Tropismus, Baumform, Vegetationsabschluß und 2 biochemischen Merkmalen) abgesehen eine noch straffere Beziehung der Einzelmerkmale zu der Höhe als bei den Klonmittelwerten. Die einzelnen Korrelationskoeffizienten sind allerdings wegen der geringen Zahl der Freiheitsgrade (FG = 8) nur in 6 Fällen signifikant. Dennoch scheint diese Interpretation wegen der auffallend gleichgerichteten Abweichung zulässig, zumal auch hier der Vergleich der Korrelationsreihen für die Korrelationskoeffizienten auf

Tabelle 1. — Einfache lineare Korrelation der Höhe 1973 mit anderen Merkmalen

	Herkunfts-Mittelwerte	Klonmittelwerte	Einzelpfl.-Werte
Durchmesser	0,81***	0,75***	0,74***
Zweiglänge	0,81**	0,73***	0,70***
Nadelänge	-0,01	0,23***	0,18***
Nadelbreite	0,50	0,25***	0,27***
Zweigwinkel	-0,18	-0,03	0,04
Tropismus	-0,10	-0,15***	-0,10***
Baumform	0,12	0,34***	0,28***
Nadelanzahl	-0,52	-0,30***	-0,23***
Nadelfarbe	0,58	0,16***	0,16***
Nadelstellung	-0,31	-0,14**	-0,13***
Nadelspitze	0,51	0,03	0,01
Widerhaken	-0,36	-0,24***	-0,25***
Austrieb	0,69*	0,19***	0,17***
Vegetationsabschluß	0,06	0,17***	0,15***
Johannistriebbildung	-0,69*	0,33***	0,29***
N	-0,34	-0,24***	-0,17***
K	-0,23	-0,07	-0,05*
P	0,04	0,09*	0,06*
Ca	0,55	-0,00	-0,01
Mg	0,57	0,08	0,04

* signifikant auf dem 5 % Niveau
 ** signifikant auf dem 1 % Niveau
 *** signifikant auf dem 0,1 % Niveau
 **** signifikant auf dem 0,001 % Niveau

Vergleich der Korrelationsreihen
(Wilcoxon-Test für Paardifferenzen)

	Klone	Einzelpflanzen
Herkünfte	211 ****	109 ***
Klone	274 ****	

Herkunftsebene hochsignifikante positive Abweichung sowohl von den Korrelationen für Klone als auch von denen für Einzelpflanzen aufweist. Für die Einzelabhängigkeiten reicht bei dieser Untersuchung die Zahl der Freiheitsgrade auf dem Herkunfts niveau für Verallgemeinerungen in den meisten Fällen nicht aus, hier müßte die Untersuchung auf eine größere Zahl von Herkünften ausgedehnt werden. Die vergleichsweise hohen Abhängigkeiten auf dem Populationsniveau deuten darauf hin, daß die Anpassungsmuster der Herkünfte gleichartiger sind als die von Einzelklonen, und daß es dementsprechend auch einfacher ist, aufgrund bestimmter Merkmale für Herkünfte Leistungsvoraussa-

gen zu machen als für Einzelklone. Die Einzelklonkomponenten einer Mischung von Individuen, wie sie Herkünfte darstellen, reagieren weit weniger vorhersagbar, d. h. sie haben ein weniger gleichgerichtetes Anpassungsmuster, als dies bei den höher integrierten Einheiten (= Herkünfte) zu beobachten ist. Dies spiegelt sich auch in der größeren Leistungsstabilität der höheren Einheiten wider, weil die Einzelkomponenten mit ihrem variablen Merkmalsmuster eine heterogene Umwelt besser nutzen können. Das kann sowohl durch natürliche Auslese der jeweils am besten angepaßten Typen als auch durch kompensatorische Wirkung z. B. bei jährlicher Klimafluktuation bedingt sein. In letzterem Fall tragen die Einzelkomponenten in den einzelnen Jahren unterschiedlich stark zur Produktion bei.

Alle Merkmale, die eine geringe Abhängigkeit von anderen Merkmalen aufweisen und dabei eine hohe genetisch bedingte Variation zeigen, sind gut für Identifikationszwecke geeignet. Für die biochemischen Merkmale sind Korrelationen auf Einzelpflanzenniveau und auf Klonniveau sehr gering. Da sie auch eine erhebliche genetisch bedingte Variation aufweisen, sind sie für Identifikationszwecke besonders gut geeignet. Wegen des großen Zeitaufwandes war es nicht möglich, die Peaks der gaschromatographischen Analysen zu identifizieren, daher können hier keine weiterreichenden Folgerungen gezogen werden.

Die Herkunftsgebiete der hier untersuchten Populationen erstrecken sich von Norddeutschland bis zum Alpenvorland. In Tab. 2 sind, für jede Herkunft getrennt, Korrelationen auf Einzelpflanzenebene ($n = 150$) und für Klonmittelwerte ($n = 50$) für einige Merkmalskombinationen wiedergegeben.

Auffallend ist hier zunächst einmal, daß die Korrelationskoeffizienten für die Einzelherkünfte sehr unterschiedliche Größe und z. T. sogar umgekehrte Vorzeichen haben. Verallgemeinerungen aus der Untersuchung nur einer Herkunft sind nicht möglich. Für die Abhängigkeit von Höhe und Austrieb variieren die Korrelationskoeffizienten z. B. zwischen $r = -0,36$ bis $r = +0,18$, für die Höhe und den Vegetationsabschluß zwischen $r = -0,01$ und $r = +0,41$. In beiden Fällen sind die Unterschiede im Vergleich der Korrelationskoeffizienten signifikant.

Tabelle 2. — Korrelationskoeffizienten für Einzelpflanzen und für Klonmittelwerte bei 10 Herkünften

a) Einzelpflanzen - einfache Korrelationen ($n = 150$)												Anzahl der Paarvergleiche mit signifikanten Unterschieden
1	2	3	4	6	9	10	12	14	16			
Zweiglänge - Kalium	-0,13	+0,03	+0,15*	-0,13	+0,26**	-0,01	+0,02	+0,02	+0,35***	-0,19*		17
Stickstoff - Calcium	0,46***	0,38***	0,29***	0,16*	0,38***	0,24**	0,19*	0,21**	0,04	0,34***		11
b) Klonmittelwerte - einfache Korrelationen ($n = 50$)												
Zweiglänge - Kalium	-0,17	+0,02	+0,21	-0,14	+0,30*	+0,02	+0,10	+0,02	+0,42**	-0,23		10
Stickstoff - Calcium	0,47***	0,36**	0,27*	0,06	0,38**	0,20	0,17	0,11	-0,04	+0,29*		4
Höhe 1973-Veg.-Abschl. + 16	+0,38**	+0,31*	+0,05	-0,01	+0,11	+0,25	+0,39**	+0,41**	+0,10			3
Nadelanzahl-Zweiglänge - 24	-0,28*	-0,29*	-0,26	-0,38**	-0,29*	-0,52***	-0,28*	-0,40**	-0,31*			0
Höhe 1973 - Zweiglänge	0,68***	0,71***	0,72***	0,47***	0,74***	0,80***	0,72***	0,60***	0,82***	0,68***		5
Höhe 1973-Stammdurchm.	0,65***	0,72***	0,58***	0,71***	0,75***	0,83***	0,77***	0,43**	0,78***	0,84***		11
Höhe 1973 - Austrieb	-0,36**	-0,24	-0,02	-0,04	-0,03	-0,10	-0,34*	-0,00	+0,18	+0,03		4
Höhe 1973-Johannistr.	0,41**	0,49***	0,20	0,14	0,23	0,22	0,41**	0,15	0,29*	0,13		1
Höhe 1973-Veg. Zeit	0,56***	0,48***	0,32*	0,09	0,01	0,17	0,47***	0,40**	0,32*	0,08		11
c) Klonmittelwerte - partielle Korrelationen ($n = 50$)												
Höhe 73-Austrieb ohne	-0,56***	-0,33*	-0,08	-0,06	-0,03	-0,14	-0,43**	-0,06	-0,14	-0,03		9
Veg. Abschlüß	+0,48***	+0,44***	+0,31*	+0,07	+0,01	+0,15	+0,37**	+0,40**	+0,40**	+0,10		6
Höhe 73-Veg. Zeit ohne Austrieb												

* signifikant auf 5 % Niveau

** signifikant auf 1 % Niveau

*** signifikant auf 0,1 % Niveau

Paarvergleiche: Signifikanzschwelle 5 % Niveau

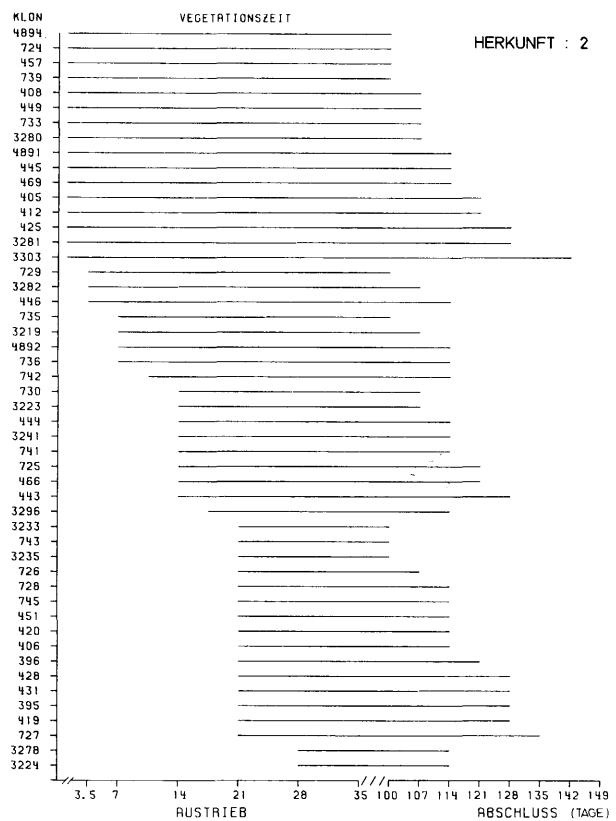


Abb. 1. — Austrieb und Vegetationsabschluß der Klone am Beispiel einer Herkunft.

Flushing and bud set of the 50 clones from one provenance.

Bei Zweigwinkel und Tropismus konnten auf der Herkunftsebene für $n = 150$ und $n = 50$ keine signifikanten Abhängigkeiten mit den anderen Merkmalen errechnet werden, während sich für Baumform mit Höhe 1972, Höhe 1973, Stammdurchmesser

und Zweiglänge erwartungsgemäß (da sich die Baumformbonitur aus diesen Merkmalen ergibt) die meisten Korrelationskoeffizienten auf dem 0,1%-Niveau statistisch sichern ließen. Die negativen Korrelationskoeffizienten Nadelanzahl mit Zweiglänge sind für die Herkunftsgebiete mit 2 Ausnahmen bei 5%, 1% und 0,1% gesichert von Null verschieden. Die Nadelanzahl wurde immer von einem 5 cm langen Zweigstück entnommen, so daß aus diesem Ergebnis deutlich zu sehen ist, daß kürzere Zweige auf gleicher Länge eine größere Nadelanzahl tragen.

Einige andere Korrelationen, auf deren tabellarische Darstellung verzichtet wurde, sollen kurz besprochen werden:

Die Nadelfarbe hängt bei fast allen Herkünften vom Stickstoffgehalt ab, während die anderen Elemente kaum einen Einfluß auf die Farbe zu haben scheinen. Nadelstellung, Form der Nadelspitze und das Auftreten von Widerhaken sind auf Herkunftsebene nicht mit anderen Merkmalen korreliert. Nadelänge und Nadelbreite ergaben miteinander gar keine signifikanten Korrelationen, beide Merkmale scheinen auch andere Merkmale kaum zu beeinflussen.

Die chemischen Eigenschaften haben mit allen übrigen Merkmalen auf Herkunftsebene nur sehr geringe bzw. gar keine Abhängigkeiten gezeigt. Stickstoff und Phosphor sind miteinander mehr oder weniger stark korreliert, obwohl auch hier die Vorzeichen wechseln können, ebenso trifft dies auch für Stickstoff-Kalium zu. Bei den übrigen Elementen treten nur zwischen Calcium und Magnesium positive Abhängigkeiten auf, die aber nicht immer statistisch gesichert sind.

Vom forstwirtschaftlichen Standpunkt wird es für die Zusammenstellung von Sorten für den praktischen Anbau immer notwendig sein, Kenntnis über die physiologischen Eigenschaften der Klongemische zu besitzen. Austriebsverhalten, die Johannistriebbildung und der Zeitpunkt des Vegetationsabschlusses sind nicht nur von theoretischem Interesse, sondern auch in ihren Auswirkungen auf die ertragsbildenden Merkmale

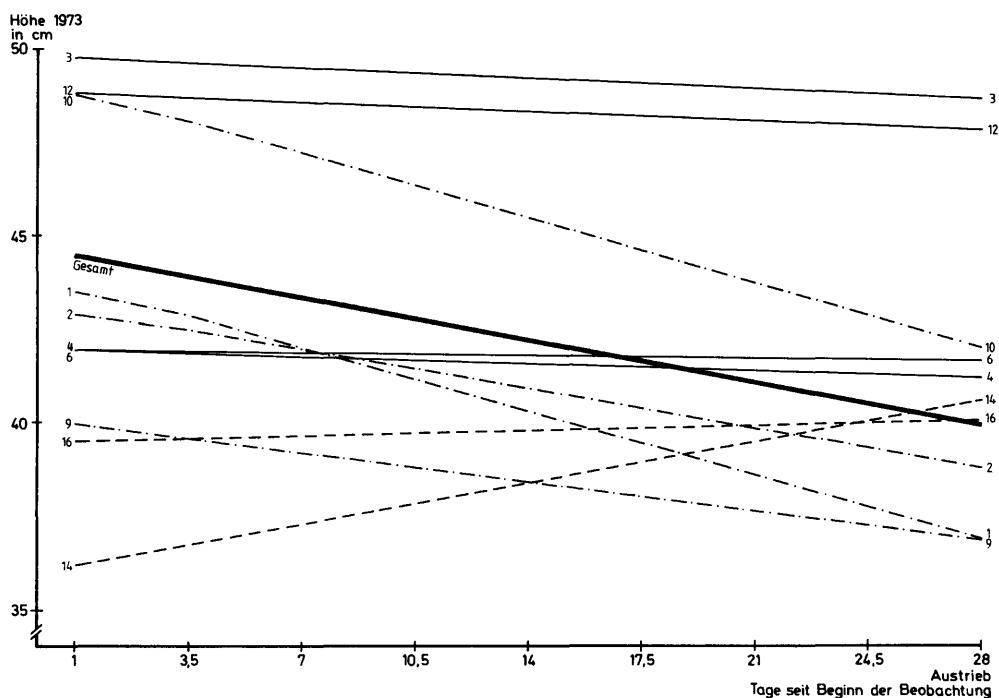


Abb. 2. — Regression Austrieb — Höhe 1973 für 10 Herkünfte (aus je 50 Klonen)
 Regression flushing — height 1973 for 10 provenances (each calculated from 50 clones)

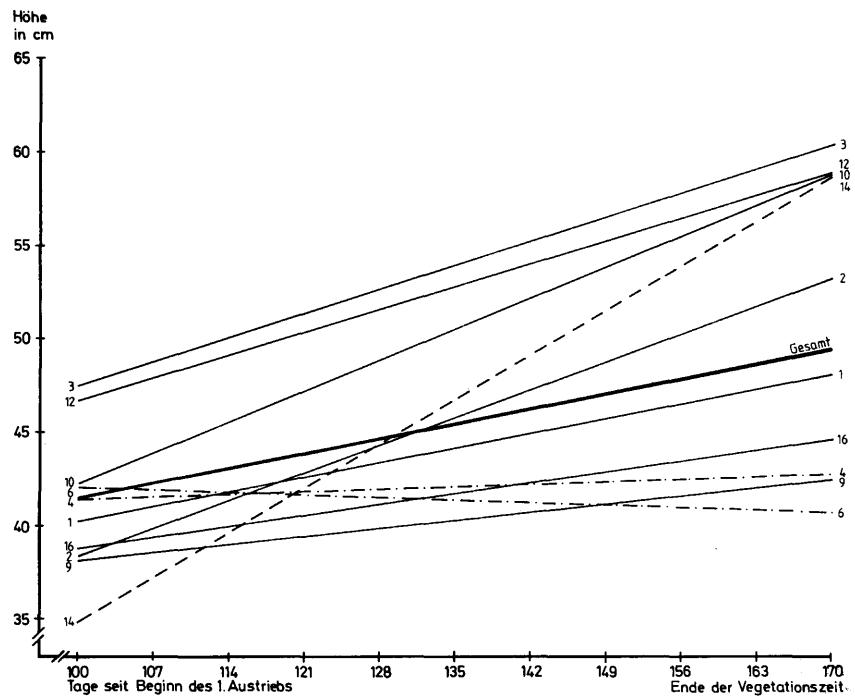


Abb. 3. — Regression Vegetationsabschluß — Höhe 1973 für 10 Herkünfte (aus je 50 Klonen)

Regression bud set — height 1973 for 10 provenances (each calculated from 50 clones)

von Bedeutung. In Tab. 2 sind Korrelationskoeffizienten, nach Herkünften getrennt, für diese Merkmale aufgeführt. Besonders interessant erscheint hierbei, daß offenbar nicht immer ein früher Austrieb auch eine größere Höhe ergeben muß. In früheren Untersuchungen war dies sonst meist eindeutig. Die Gründe für diese Abweichungen lassen sich zum Teil darin finden, daß das für die Untersuchung zur Verfügung stehende Material auf das Merkmal Höhe vorselektiert war, d. h. die Stecklinge stammen von besonders gutwüchsigen Mutterpflanzen und die Variabilität in der Höhenwuchsleistung ist bis zu einem gewissen Grad eingeschränkt. Zum anderen sind Austrieb und Abschluß nur schwach korreliert ($r = 0,35$), so daß unterschiedlicher Abschluß der Klone gleichen Austriebsverhaltens die Abhängigkeiten beeinflussen muß (Abb. 1). Während bei den Herkünften 1 bis 12 früh treibende Klone größere Höhen erreichten, auch wenn die Korrelationen nicht immer statistisch signifikant gesichert sind, schienen die Herkünften 14 und 16 sich umgekehrt zu verhalten. Dies wird für Abb. 2, auf der die Regressionsgeraden für Austrieb - Höhe 1973 dargestellt sind, noch deutlicher. Da die Höhenentwicklung neben dem Austriebsbeginn ebenso vom Ende der Vegetationszeit bestimmt wird, schien es sinnvoll, partielle Korrelationskoeffizienten zu errechnen. Wird das Merkmal Vegetationsabschluß als unabhängige Variable betrachtet, so erklärt die partielle Korrelation die beiden abhängigen Variablen:

Austrieb und Höhe 1973. Die Ermittlung der partiellen Korrelationskoeffizienten läßt deutlich erkennen, daß sich das Vorzeichen der Abhängigkeit zwischen Austriebsbeginn und Höhe 1973 auch bei den Herkünften 14 und 16 nicht von den anderen unterscheidet (Tab. 2), wobei die Korrelationskoeffizienten herkunftsbedingt zwischen $r = 0,03$ bis $r = 0,56$ variieren. Ähnlich liegen die Verhältnisse beim Vegetationsabschluß.

In Abb. 2 wird bei der Darstellung als Regressionsgerade das unterschiedliche Verhalten der Klone aus den verschie-

denen Herkunftsgebieten sehr anschaulich. Frühreibende Klone der Herkünfte 1, 2, 9 und 10 haben unter den gegebenen Klima- und Standortbedingungen das größere Wachstumspotential und nutzen dies auch aus, während bei den Herkünften 3, 4, 6 und 12 auch die spät austreibenden Klone ähnlich gute Wuchsleistungen erbringen wie die fröhreibenden der gleichen Herkunft. Bei den Herkünften 14 und 16 zeigen dagegen die früh austreibenden Klone eine geringere Wuchsleistung als die spät austreibenden Klo-

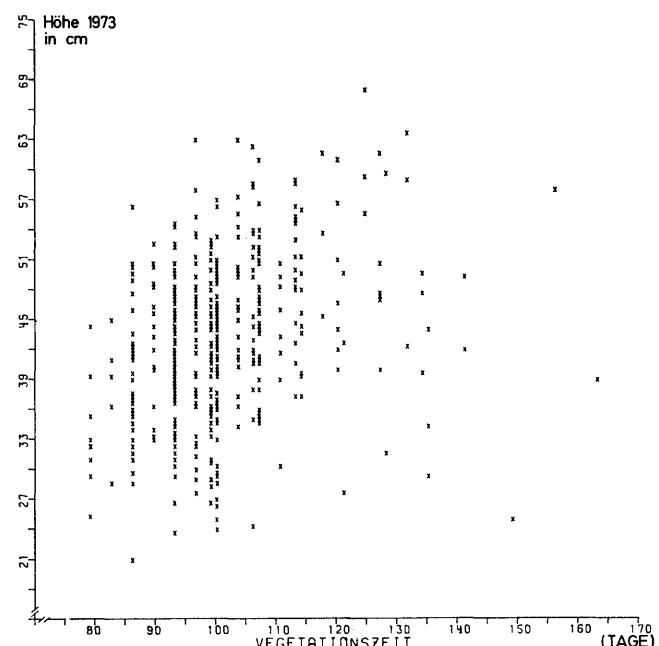


Abb. 4. — Abhängigkeit der Höhenwuchsleistung der 500 Klone von der Vegetationszeitdauer

Correlation between height and length of vegetation period for 500 clones

ne. Da vor dem Beginn der Untersuchungen die Klone nur nach ihrer Zugehörigkeit zu einer Herkunft und nicht nach phänologischen Merkmalen ausgesucht wurden, und zudem die Klone auf der Versuchsfläche zufällig verteilt waren, zeigt dieses Ergebnis recht klar den unterschiedlichen Beitrag der Einzelkomponenten für die Anpassung und Wuchsleistung der Populationen an die Anbaubedingungen.

Für das Ende der Vegetationszeit und Höhe 1973 zeigt Abb. 3 deutlich, daß die Herkünfte 3 und 12 die größten Höhen erreichen, aber auch 2, 10 und 14 liegen über dem Mittel des Gesamtmaterials bei bester Wuchsleistung der Klone mit langer Vegetationszeit. Herkunft 6 scheint allein eine Ausnahme zu bilden: Klone mit frühem Vegetationsabschluß sind im Mittel besser im Zuwachs als diejenigen, die ihre Vegetationszeit später beenden. Der partielle Korrelationskoeffizient für Höhe 1973 und Vegetationsabschluß unter Konstanthaltung des Austriebsbeginns zeigt jedoch für diese Herkunft keinen Einfluß der Vegetationszeitlänge auf die Wuchsleistung.

Die Länge der Vegetationszeit (Differenz-Abschluß - Austrieb) zeigt für die Gesamtheit der Klone ($n = 50$) eine gesicherte — allerdings geringe — positive Korrelation ($r = 0,32$) (Abb. 4) mit der Höhenwuchsleistung. Betrachtet man jedoch die einzelnen Herkünfte, so zeigen sich hier drastische Unterschiede. Während bei einer Herkunft die Abhängigkeit mit $r = 0,56$ vergleichsweise eng ist, zeigt die Wuchsleistung bei einer anderen Herkunft gar keine Abhängigkeit von der Länge der Vegetationszeit ($r = 0,01$). Dabei ist interessant, daß diese engere Abhängigkeit meist bei Herkünften besteht, deren Herkunftsart dem Anbauort von Klima und Höhenlage stärker entspricht, während insbesondere bei Herkünften aus höheren Lagen die Abhängigkeit zwischen Vegetationszeitlänge und Höhenwuchsleistung unter den Anbaubedingungen in tieferen Lagen geringer ist. Hier spielen für die Wuchsleistung in jungen Alter zumindest andere Anpassungsvoraussetzungen eine größere Rolle als die Länge der Vegetationszeit.

Mit Hilfe von multiplen Korrelationskoeffizienten wurde geprüft, inwieweit die Zielgröße „Höhe 1973“ von den übrigen Merkmalen bestimmt wird. In Tab. 3 sind die Koeffizienten „R“ für Herkünfte, Klon-Mittelwerte und Einzelpflanzen in der Reihenfolge ihrer Einflußnahme zusammengefaßt. Auf dem Herkunftslevel, mit $n = 10$, erklären 8 Einflußgrößen die Höhe 1973 zu 99%. Für Klon-Mittelwerte ($r = 0,87$) und Einzelpflanzen ($r = 0,85$) werden alle hier erfaßten Merkmale benötigt, ohne die Zielgröße voll

Tabelle 4. — Multiple lineare Regressionsfunktion: $y = \text{Höhe 1973}$
für 10 Herkünfte

$$\hat{y} = a + b_1 x_1 + b_2 x_2 + \dots + b_8 x_8$$

$$\hat{y} = -76.8081 - 1.4737 x_1 - 165.2219 x_2 + 44.2979 x_3 + 4.4469 x_4 + 4.3156 x_5 + 1.8703 x_6 + 7.2849 x_7 - 8.1774 x_8$$

(Variable 1-Stammdurchmesser, 2-Phosphor, 3-Kalium, 4-Zweiglänge, 5-Nadelänge, 6-Nadelbreite, 7-Stickstoff, 8-Calcium)

Herkunft	Höhe 1973 beobachtet	Höhe 1973 erwartet	Differenz
1	41.1200	40.8778	+ .2422
2	41.6141	41.8089	- .1948
3	49.8574	50.0248	- .1674
4	41.9524	41.3589	- .5936
6	42.0663	42.1314	- .0651
9	39.1471	39.1871	- .0400
10	45.5210	45.7291	- .2081
12	48.8768	48.6387	+ .2381
14	38.9725	39.3845	- .4120
16	39.9998	39.9862	+ .0136

zu beschreiben. Dabei ändert sich die Reihenfolge der Merkmale in ihrer Bedeutung für die Zielgröße etwas. Am stärksten wird die Höhe 1973 auf Einzelpflanzen-, Klon- und Herkunftslevel vom Stammdurchmesser beeinflußt.

In Tab. 4 ist die multiple lineare Regressionsfunktion für die Berechnung der Herkunftsmittelewerte der Höhe 1973 beispielhaft dargestellt. Nach dem Einsetzen der entsprechenden x -Werte für jede Variable ergeben sich die für die Höhe 1973 erwarteten Werte. Die Abweichungen von den tatsächlich beobachteten Werten sind gering.

Die multiplen Korrelationskoeffizienten Klonmittelwerte ($n = 500$) und Einzelpflanzen ($n = 1500$) zeigen, daß die Zahl der hier einbezogenen Merkmale nicht ausreicht, um mit einer multiplen linearen Regressionsfunktion die Höhe 1973 hinreichend exakt zu errechnen (Tab. 3).

Die Regressionsanalyse läßt sich in Form einer Varianzanalyse zusammenfassen. In Tab. 5 ist dies für die multiplen Regressionen auf Herkunfts-Klonmittel- und Einzelpflanzenebene geschehen. Für die Regressionsanalyse der Herkünfte ergibt sich ein F-Wert, der nicht signifikant von Null verschieden ist, während die F-Werte für die Regressionen aus Klonmittel- und Einzelpflanzenwerten hoch signifikant sind.

4. Folgerungen

Die Auswertung des Datenmaterials mit Hilfe der Regressionsanalyse erlaubt Folgerungen sowohl über die Eignung der Merkmale zu Identifikationszwecken als auch über die

Tabelle 3. — Multiple Korrelationskoeffizienten R für Herkünfte, Klone und Einzelpflanzen; Zielgröße: Höhe 1973

Herkünfte $n = 10$	Klon-Mittelwerte $n = 500$		Einzelpflanzen $n = 1500$		
	R	Einflußgröße	R	Einflußgröße	
Stammdurchmesser	.8735	Stammdurchmesser	.7470	Stammdurchmesser	.7353
Phosphor	.9183	Zweiglänge	.8304	Zweiglänge	.8184
Kalium	.9274	Nadelänge	.8389	Calcium	.8265
Zweiglänge	.9687	Calcium	.8444	Nadelänge	.8299
Nadelänge	.9885	Stickstoff	.8475	Stickstoff	.8326
Nadelbreite	.9937	Kalium	.8491	Kalium	.8338
Stickstoff	.9971	Nadelbreite	.8501	Magnesium	.8339
Calcium	.9972	Magnesium	.8502	Phosphor	.8339
		Phosphor	.8505	Nadelbreite	.8340
		Zweigwinkel	.8571	Zweigwinkel	.8405
		Baumform	.8634	Baumform	.8456
		Nadelstellung	.8675	Vegetationsabschluß	.8492
		Vegetationsabschluß	.8704	Nadelstellung	.8512
		Austrieb	.8717	Widerhaken	.8523
		Tropismus	.8722	Nadelfarbe	.8528
		Johannistrieb	.8725	Johannistrieb	.8531
		Widerhaken	.8728	Austrieb	.8536
		Nadelfarbe	.8731	Tropismus	.8539
		Nadelspitze	.8731	Nadelspitze	.8539
		Nadelanzahl	.8731	Nadelanzahl	.8539

Tabelle 5. — Multiple Regressionsanalyse

Variationsursache:	SQ	FG	MQ	F
<u>Herkunftsmittelwerte</u>				
Regression	134.57849	8	16.82231	22.34934 n.s.
Rest	.75270	1	.75270	
Gesamt	135.33119	9		
<u>Klonmittelwerte</u>				
Regression	23640.58639	20	1182.02932	76.84028***
Rest	7368.42792	479	15.38294	
Gesamt	31009.01431	499		
<u>Einzelwerte</u>				
Regression	88558.75546	20	4427.93777	199.13414***
Rest	32886.97787	1479	22.23596	
Gesamt	121445.73333			

Struktur natürlicher Populationen. Für die Identifikation sind alle nicht korrelierten Merkmale besonders gut geeignet. Dabei zeigen auf dem Klonniveau die biochemischen Merkmale und die Nährstoffgehalte besonders geringe Abhängigkeiten. Die sehr unterschiedlichen Korrelationskoeffizienten für Herkünfte, Klone und Einzelpflanzen zeigen, daß Populationen sehr viel stärker gleichgerichtet reagieren als ihre Einzelglieder das tun. Die Anpassungsstrategien können sehr unterschiedlich sein.

Für die praktische Forstwirtschaft und die Forstpflanzenzüchtung sind die ertragsbildenden Merkmale und deren Abhängigkeiten besonders interessant.

Höhe und Stammdurchmesser sind eng korreliert. Bei Einzelpflanzen und Klonmittelwerten werden rd. 50% der Variation in der Höhe durch Unterschiede im Stammdurchmesser erklärt, bei Herkünften rd. 75%. Allerdings können sich die Verhältnisse für die Klone in diesen Abhängigkeiten je nach Herkunft sehr deutlich unterscheiden. Das Bestimmtheitsmaß variiert hier zwischen rd. 0,2 und 0,7. Das zeigt auch, daß die Auslesemöglichkeiten für eine Veränderung der h/d (Höhe/Durchmesser) Verhältnisse in den verschiedenen Ausgangspopulationen sehr unterschiedlich sind. Da Wurzelhalsdurchmesser und Wurzeltrockensubstanz auf dem Klonniveau sehr eng korreliert sind (KLEINSCHMIT 1978) dürfte dies in gleicher Weise für eine Verbesserung im Merkmal Wurzelmasse gelten; das ist sicher für die Fichte von großer wirtschaftlicher Bedeutung, wenn hierdurch die Windwurfgefährdung verringert werden kann.

Da die phänologischen Merkmale für die Anpassungsfähigkeit besonders große Bedeutung haben und in früheren Untersuchungen auch meist deutliche Abhängigkeiten zwischen phänologischen Merkmalen und Wuchsleistung gefunden wurde, ist die Abhängigkeit der Höhe von den phä-

nologischen Variablen besonders interessant. Für das Gesamtmaterial zeigt sich eine deutliche Abhängigkeit der Höhenwuchsleistung der Herkünfte vom Austrieb (Tab. 1; $r = 0,69$). Für Klone und Einzelpflanzen dagegen ist diese Abhängigkeit ebenso gering, wie sie für die Beziehung Höhe - Vegetationsabschluß auf Herkunfts-, Klon- und Einzelpflanzenniveau ist (Tab. 1). In den Einzelherkünften verhalten sich die Klone sehr unterschiedlich. Es kann jedoch summarisch festgestellt werden, daß für die Wuchsleistung der Klone andere als die phänologischen Merkmale im Mittel größere Bedeutung haben (Tab. 3). Der Nährstoffgehalt (der hier weitgehend als unterschiedliche Fähigkeit der Klone bestimmte Nährstoffe aufzunehmen, interpretiert werden muß — s. auch EVERS 1979) sowie Nadel- und Zweigmerkmale liefern einen höheren Beitrag zur Erklärung der Variation in der Höhenwuchsleistung der Klone als es die phänologischen Merkmale tun. Bei ähnlicher Gesamtwuchsleistung der Herkünfte (z. B. 9, 14, 16) kann das Variationsmuster der Einzelklone dieser Herkünfte in den phänologischen Merkmalen sehr unterschiedlich sein (Abb. 1 u. 2).

Andererseits zeigen die Klone der beiden wüchsigesten Herkünfte (3 und 12) in ihrer Kovariation Höhe/Phänologie auffallend gleichsinniges Verhalten. Das läßt die Interpretation zu, daß es für bestimmte Umweltmuster optimale Anpassungsmuster der Herkünfte gibt, die anderen Variationsmustern überlegen sind. Die Verteilung der Klone auf mittlere Austriebstermine (Tab. 6) zeigt, daß diese beiden Herkünfte im Mittel früh austreiben, nur wenig Klone im mittleren Austriebsbereich haben und gar keine in den späten Austriebsklassen. Die Regressionsgerade gibt für diese Herkünfte den Sachverhalt nicht eindeutig wieder.

Für die Einzelpflanzenselektion nach der Höhe zeigt das Ergebnis (Tab. 1), daß nur eine geringe Verschiebung im Austriebs- oder Abschlußtermin eintritt, daß in diesen Merkmalen demnach fast die volle Variationsbreite erhalten bleibt. Deutlich verändert werden jedoch Johannistriebbildung, Zweiglänge, Nadelmerkmale und Baumform. Die Form wird durch Auslese auf Höhenwuchsleistung verbessert, die Zweige werden länger und die Nadeln größer. Die Veränderung der Zweigmerkmale kann Bedeutung haben, wenn Klongemische für Schneebrechlagen ausgewählt werden. Dieses Merkmal muß für solche Gemische in einem Selektionsindex berücksichtigt werden.

Alle anderen untersuchten Merkmale zeigen für die Klonmittelwerte so geringe Abhängigkeiten von der Höhe, daß eine Veränderung der Populationsstruktur durch Auslese auf Höhenwuchsleistung kaum eintreten kann.

Die Untersuchung wurde aus Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft gefördert, wofür auch hier Dank gesagt sei.

Tabelle 6. — Repräsentation der Einzelklone und Herkünfte in den verschiedenen Austriebsstufen

Aus- triebstag n. Beobachtungsbeginn	1.	2.	3.	4.	6.	9.	10.	12.	14.	16.	Σ
1.0	13	16	21	16	4	9	10	10	3	9	111
3.5	9	3	15	3	6	6	2	16	7	5	72
7.0	5	4	9	4	9	11	5	13	5	8	73
10.5 + 14.0	6	9	-	2	6	12	4	2	5	6	52
17.5	-	1	-	1	-	4	2	1	-	1	10
21.0	14	15	4	20	15	8	19	8	25	15	143
24.5	1	-	1	3	7	-	6	-	3	5	26
28.0	2	2	-	1	3	-	2	-	2	1	13
Σ	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	500

Literatur

EVERS, F. H.: Über bleibende Differenzierung im Mineralstoffgehalt der Nadeln bei verschiedenen Klonen der Fichte (*Picea abies* (L.) H. KARSTEN). Mitt. des Vereins für Forstliche Standortskunde und Forstpflanzenzüchtung 27, 60–65 (1979). — KLEINSCHMIT, J.: Vergleichende Wurzeluntersuchungen an Fichtensämlingen und Fichtenstecklingen. Forstarchiv 49, 69–74 (1978). — LIENERT, G. A.: Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. Bd. I. Anton Hain Verl. S. 322 ff. (1973). — NAMKOONG, G. V.: Introduction to Quantitative

Genetics in Forestry. U. S. Dept. of Agriculture, Forest Service Techn. Bull. No. 1588, 342 Seiten. (1979). — SACHS, L.: Statistische Auswertungsmethoden. Springer Verl. Berlin, Heidelberg, New York. S. 333 ff. (1971). — SAUER, A., KLEINSCHMIT, J. und LUNDERSTÄDT, J.: Charakterisierung von Fichtenklonen (*Picea abies* KARST.) mit Hilfe morphologischer, physiologischer und biochemischer Methoden. Silv. Gen. 22, 173–182 (1973). — SAUER-STEGMANN, A., KLEINSCHMIT, J. und LUNDERSTÄDT, J. K.: Methoden zur Charakterisierung von Fichtenklonen (*Picea abies* (L.) KARST.) Silv. Gen. 27, 109–117 (1978).

Isoenzyme variation among ten populations of *Populus trichocarpa* Torr. et Gray in the Pacific Northwest¹⁾

By J. C. WEBER and R. F. STETTLER²⁾

Received October 1980 / January 1981

Summary

Isoenzyme variation was analyzed among ten riparian populations of black cottonwood in the Pacific Northwest. Isoenzymes from 12 enzyme systems were extracted from root tips of rooted cuttings and separated by horizontal starch-gel electrophoresis.

Although the populations were geographically distinct, overall genetic similarity was very high and average within-population heterozygosity (H_S) was much greater than between-population heterozygosity (D_{ST}). Neighboring populations clustered together genetically, but no statistically significant relationship existed between geographic and genetic distance. Gene diversity, measured by both average heterozygosity per locus and the proportion of polymorphic loci, was generally greater in populations representing larger river drainages, although the differences were very slight. The frequencies of four alleles varied with latitude or longitude, but other allele frequencies appeared unrelated to these coarse gradients. Nearly 13% of the loci sampled did not fit Hardy-Weinberg proportions; most deviations were due to a deficiency of heterozygotes.

Results are discussed in terms of potential factors promoting genetic similarity and differentiation among natural populations of black cottonwood.

Key words: Isoenzyme, Geographic variation, Population differentiation, *Populus trichocarpa*

Zusammenfassung

In einer Studie wurde die Isoenzym-Variation von *Populus trichocarpa* in zehn Fluss-Auwäldern im Pazifischen Nordwesten untersucht. Zwölf verschiedene Enzym-Systeme wurden mittels Stärkegel-Elektrophorese analysiert. Zur Gewinnung der Enzyme eigneten sich Wurzelspitzen von frisch bewurzelten Stecklingen am besten.

Trotz geographischer Distanz war die genetische Ähnlichkeit der Populationen bemerkenswert, und die Hetero-

zygotie innerhalb der Populationen (H_S) war wesentlich höher als die zwischen ihnen (D_{ST}). Die genetische Ähnlichkeit war bei Nachbar-Populationen am höchsten, aber es bestand keine statistisch signifikante Beziehung zwischen geographischer und genetischer Distanz. Die Gen-Verschiedenheit, die sich sowohl durch die durchschnittliche Heterozygotie je Locus, als auch durch die Proportion polymorpher Loci ausdrückt, war im allgemeinen in Populationen aus ausgedehnten Fluss-Einzugsgebieten größer, obwohl die Unterschiede insgesamt gering waren. Die Häufigkeit von vier Allelen variierte im Zusammenhang mit geographischer Breite und Länge, aber andere Allelhäufigkeiten schienen von diesen groben Gradienten unabhängig zu sein. Nahezu 13% der erfaßten Loci zeigten Abweichungen vom Hardy-Weinberg Gleichgewicht, zumeist wegen eines Mangels an Heterozygoten.

Die Ergebnisse werden im Hinblick auf mögliche ökologische demographische Faktoren besprochen, die die genetische Differenzierung von natürlichen Populationen von *Populus trichocarpa* beeinflussen können.

Introduction

Black cottonwood (*Populus trichocarpa* TORR. et GRAY) is one of the most successful pioneer species of the West Coast. Large populations dominate many riparian communities from south-central Alaska to southern California and from the Pacific coast to the Rocky Mountains. Scattered individuals and small stands also occupy many disturbed upland sites that are only marginal for conifer growth.

The wide distribution of black cottonwood implies the presence of considerable genetic variation and/or phenotypic plasticity among genotypes. Breeding programs in other parts of the world have already taken advantage of variation in growth rate, rootability, site adaptability, disease resistance and combining ability in hybridization trials (reviewed in SCHREINER 1959, STEENACKERS 1969, WEISGERBER 1975, ZSUFFA 1973). A IUFRO-sponsored international provenance test, begun in 1973, is aimed at elucidating variation patterns in this species and identifying promising seed sources for specific growing areas. First results have shown significant genetic variation among sources from the Pacific Northwest in germination, seedling mortality (WEISGERBER 1976), growth rate, phenology and rust resistance (DIETERICH 1976). Notable variation in growth rate, wood

¹⁾ Research submitted by senior author as partial fulfillment of the M. S. degree in Forest Biology (Genetics) at the College of Forest Resources, University of Washington, Seattle, Washington. Supported by U. S. Department of Energy Grant #ET-78-G-01-3065.

²⁾ The authors are Research Assistant, Department of Forest Science, Oregon State University, Corvallis, Oregon; Professor of Forest Genetics, College of Forest Resources, University of Washington, Seattle, Washington.