

Über genetisch und umweltbedingte Variation bei Aspen

I. Keimung und Gewicht der Samen

Von L. A. GALLO¹⁾

Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft,
Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung,
Sieker Landstr. 2, 2070 Großhansdorf, B. R. Deutschland

(Eingegangen 7. Februar 1985)

Summary

The genetic and environmental variation of the seed weight, the germination capacity, the germination rate and the "pre- und postgermination abnormalities" were investigated in 49 fullsib families of a complete factorial crossing design of aspen and hybridaspens. The phenotypic and genetic correlations among the different traits and with the height of the plants the third month after sowing and the first (5th month after sowing) and second growth period were estimated. As "normally germinated seed" Simak's criterion was used. It seems to be adequate for aspen seeds since the results of the germination capacity in the laboratory trial coincided with those of the germination under nursery conditions. In all traits a great dominance variance component was found, which represented more than 40% of the total phenotypic variation. In the germination capacity as well as in the pre- and the post-germination abnormalities the maternal variance component was clearly greater than the paternal one. But this difference was not found in the seed weight nor in the germination rate. The former, the latter and the germination capacity were correlated only with the height of the plants at the third month of growth. An early selection of the vigorous families according to these traits would not be possible. The two types of abnormalities showed relatively great differences between them in the variance and correlation analysis. The great dominance variance and the early independence of the height from the seed weight, germination rate and germination capacity would help in pioneer species as aspen to maintain a high genetic variability in the natural formation of new stands.

Key words: *Populus tremula*, *Populus tremuloides*, genetic and environmental variation, seed weight, germination rate, germination capacity, abnormalities, genetic variability.

Zusammenfassung

Die genetisch und umweltbedingte Variation des Tausendkornengewichtes, der Keimfähigkeit, der Keimgeschwindigkeit und der „Vor- und Nachkeimungsabnormalitäten“ wurde bei 49 Vollgeschwisterfamilien eines vollständigen faktoriellen Kreuzungsplans von Aspen und Hybridaspens untersucht. Phänotypische und genetische Korrelationen zwischen diesen Merkmalen und mit der Höhe der Pflanzen am Ende des dritten Monats nach der Aussaat und am Ende der ersten (5. Monat nach der Aussaat) und zweiten Vegetationsperiode wurden geschätzt. Zur Definition von „normal gekeimten Samen“ wurde Simaks Kriterium als Grundlage verwendet. Es erscheint für Aspensamen besonders geeignet, da die Ergebnisse der Keimfähigkeit im Laborversuch mit den Beobachtungen der Keimung unter Baumschulbedingungen übereinstimmen. Die Variation der untersuchten Merkmale erscheint sehr stark genetisch

bedingt. Bei allen Merkmalen wurde eine große Dominanz-Varianzkomponente gefunden, die mehr als 40% der gesamten phänotypischen Variation erklärt. Die mütterliche Varianzkomponente war bei der Keimfähigkeit sowie den Vor- und Nachkeimungsabnormalitäten deutlich größer als die der Väter. Beim Tausendkornengewicht und bei der Keimgeschwindigkeit war dies aber nicht der Fall. Das Tausendkornengewicht, die Keimgeschwindigkeit und die Keimfähigkeit waren nur mit der Höhe am Ende des dritten Monats korreliert. Eine Frühauslese der wüchsigen Familien wäre anhand dieser Merkmale nicht möglich. Die hier willkürlich definierten Abnormalitätstypen waren nach den Varianz- und Korrelations-Analysen auffällig verschieden voneinander. Die große Dominanz-Varianz und die im frühen Alter bereits vom Tausendkornengewicht, von der Keimgeschwindigkeit und von der Keimfähigkeit unabhängige Keimlings-Höhe würden bei Pionier-Baumarten wie Aspen bei der Erhaltung der genetischen Vielfältigkeit bei der natürlichen Entstehung neuer Bestände vorteilhaft sein.

1. Einleitung

Von der Transkription der genetischen Information bis zur Ausprägung eines Merkmals vergeht bei Baumarten in der Regel viel Zeit, in der der Einfluß von Umweltfaktoren eine große Bedeutung auf den künftigen Phänotyp hat. Dies gilt bei Waldbäumen insbesondere für wirtschaftlich wichtige Merkmale, wie das Höhenwachstum oder die Holzproduktion. Die Umweltbedingungen während des Ausreifens des Samens wirken auch auf die physiologische Konstitution des reifen Samens. Sogar die Ereignisse vor der Befruchtung und Bildung der Gametophyten (Bildung der Blüte, Nährstofftransport in der Mutterpflanze, u.s.w.) haben Einfluß auf den künftigen Samen (EVENARI, 1984). Die Bildung der Samen und ihre nachfolgende Keimung sind aber physiologische Phänomene, die, im Vergleich mit anderen und gerade bei schnellwüchsigen Baumarten mit Samen ohne Endosperm, einen relativ kurzen Zeitraum bis zur phänotypischen Ausprägung benötigen. Dabei ermöglichen kontrollierte Umweltbedingungen eines Keimungsversuches eine große Homogenität, wodurch genetische Wirkungen bei der Keimung deutlicher zu erkennen sind.

Bei Pionierarten wie *Populus tremula* L. und *Populus tremuloides* Michx. ist die Keimung als erster bestimmender Wachstumsprozeß von großer ökologischer Bedeutung (STERN u. ROCHE, 1974). Deshalb spielt ihre genetisch und umweltbedingte Variation, vor allem bei natürlicher Verjüngung, eine entscheidende Rolle bei der Begründung neuer Bestände und für deren genetische Konstitution. Für die künstliche Vermehrung ist die Variation der Keimung nicht weniger wichtig, da hierbei die Möglichkeit einer direkten Auslese oder einer indirekten Frühauslese besteht.

Herrn Dr. G. H. MELCHIOR zum 60. Geburtstag.

¹⁾ Adresse: 34 No 309—1900, La Plata, Argentina

Die genetisch und umweltbedingte Variation der Keimung und des Samengewichtes in 49 Vollgeschwisterfamilien von Aspen und Hybridsaspen wird hier für einen vollständigen faktoriellen Kreuzungsplan untersucht und anhand der Ergebnisse dargestellt.

2. Material und Methoden

2.1. Ausgangsmaterial

Als Ausgangsmaterial wurden acht Bäume der Art *Populus tremula* L. und sechs der Art *Populus tremuloides* Michx. verwendet (Tab. 1). Die kontrollierten Kreuzungen wurden im Februar und März 1983 im beheizten Gewächshaus an in Wasserkultur gehaltenen Zweigen (WETTSTEIN, 1933) nach dem in Tab. 1 angegebenen Kreuzungsschema durchgeführt. Es wurde frischer Pollen (geerntet 1983) benutzt, ausgenommen vom Vater W 66 (geerntet 1976), der nach der Methode von HERRMANN (1969 u. 1976) in evakuerten Glasampullen bei etwa -18°C gelagert worden war. Nach dem Ausreifen wurden mehrere Tausend Samen pro Kreuzung geerntet. Von 46 Familien wurden sie nach Entfernen des aus dem Funiculus hervorgehenden Haarkranzes im Exsikkator bei einer Temperatur von etwa 0°C und einer Luftfeuchtigkeit von 2–3% gelagert. Von den Familien W 51 \times T 141, W 95 \times T 141 und IHL 3 \times T 141 wurden Samen von 1982 benutzt, die unter den gleichen Bedingungen wie oben erwähnt, gelagert worden waren. Drei Monate nach der Ernte der Samen wurden ihr Gewicht und ihre Keimung untersucht. Zusätzlich wurde ein Teil des geernteten Saatgutes im Gewächshaus ausgesät und ein Baumschulversuch angelegt.

2.2. Bestimmung des Tausendkorngewichtes

Für die Bestimmung des Tausendkorngewichtes wurden von jeder Familie vier Proben von 100, nach äußerem Aussehen vollen Samen verwendet. Die Proben jeder Wieder-

holung wurden jeweils in zufallsmäßiger Reihenfolge dem Exsikkator entnommen. Auf diese Weise sollten systematische Fehler bei der Ermittlung des Samengewichtes als Folge zunehmender Luftfeuchtigkeit während der Bearbeitungszeit einer Wiederholung ausgeschaltet werden. Die Wiederholungen wurden zeitlich getrennt durchgeführt. Die Wägung erfolgte auf 0,01 mg genau und wurde für die Bestimmung des Tausendkorngewichtes mit 10 multipliziert.

2.3. Keimungsversuch

Für den Keimungsversuch wurden pro Familie und Wiederholung 50 nach äußerem Aussehen volle Samen verwendet und auf feuchtem Filterpapier in Petrischalen symmetrisch ausgelegt. Die 49 Petrischalen jeder Wiederholung wurden randomisiert in einem Klimaraum verteilt und in einem Zeitraum von 10 Tagen bei einer Temperatur von 25°C , bei einer Lichtintensität von 1200 Lux während 16 Stunden pro Tag und bei einer Luftfeuchtigkeit von 80–100% gehalten (ISTA, 1976).

Die nach ersten Beobachtungen „normal gekeimten Samen“ wurden am 1., 2., 3., 4. und 7. Tage gezählt. Erst am 10. Tag konnten jedoch die wirklich normalen Keimlinge festgestellt werden. Zu diesem Zwecke wurde jeder Keimling vorsichtig vom Substrat abgenommen und untersucht, ob er alle Organe besaß und ob diese normal ausgebildet waren. Ferner wurde am 10. Tag die Anzahl der nicht gekeimten Samen sowie die Anzahl der abnormen Keimlinge festgestellt. Aus diesen Beobachtungen ließen sich folgende vier samenkundlichen Merkmale ermitteln, die jeweils in Prozent der Gesamtzahl der verwendeten Samen angegeben werden:

Keimfähigkeit: Anteil normaler Keimlinge am 10. Tag des Versuches.

Keimgeschwindigkeit: Anteil der am 1. Tag „normal gekeimten“ Samen.

Tabelle 1. — Kreuzungsschema mit Angabe der im Kreuzungsplan verwendeten Eltern und ihr Ursprung.

<i>Populus tremula</i>		<i>Populus tremuloides</i>	
<i>Beschriftung</i>	<i>Ursprung</i>	<i>Beschriftung</i>	<i>Ursprung</i>
Brauna 11	Sachsen, DDR	Ihlendieksweg 1	Ontario, Canada
Groß-Dubrau 1	Sachsen, DDR	Ihlendieksweg 3	Ontario, Canada
Wedesbüttel 51	Ostpreußen, USSR	Ihlendieksweg 5	Ontario, Canada
Wedesbüttel 52	Ostpreußen, USSR	T 428	Ontario, Canada
Wedesbüttel 66	Ostpreußen, USSR	T 44-60	Upper Michigan, USA
Wedesbüttel 95	Ostpreußen, USSR	T 141	New Hampshire, USA
CVS 52	Luborec, CSSR		
C 61	Raztochno, CSSR		

	♀	♂	W 52	W 66	CVS 52	IHL 1	T 44-60	T 428	T 141
BRAUNA 11			x	x	x	x	x	x	x
GR.DUB. 1			x	x	x	x	x	x	x
W 51			x	x	x	x	x	x	x
W 95			x	x	x	x	x	x	x
C 61			x	x	x	x	x	x	x
IHL 3			x	x	x	x	x	x	x
IHL 5			x	x	x	x	x	x	x

Vorkeimungsabnormitäten: Anteil der am 10. Tag nicht gekeimten Samen.

Nachkeimungsabnormitäten: Anteil der am 10. Tag abnormen Keimlinge.

Die 2940 beobachteten Nachkeimungsabnormitäten wurden näher untersucht und hierzu ein Klassifizierungsschlüssel aufgestellt. Wie beim Tausendkorngewicht wurden die vier Wiederholungen dieser Keimungsmerkmale zeitlich getrennt untersucht.

2.4. Baumschulversuch

Die Samen wurden auf einer sterilisierten Mischung mit gleichen Anteilen von Torf, Sand und Perlite ausgesät, ohne Auslese pikiert, unter Glas angezogen und dann im Feld mit einem Abstand von 15×20 cm gepflanzt. In dieser Weise konnten die Daten der Keimfähigkeit im Keimungsversuch mit denen der Beobachtung des praktischen Verfahrens in der Baumschule verglichen werden. Außerdem ermöglichte der vollständig randomisierte Baumschulversuch mit vier Wiederholungen die Schätzung der genetischen Korrelationen zwischen den Daten des Keimungsversuchs und dem Wachstum der Sämlinge in den ersten Monaten.

2.5 Transformation der Daten und statistisches Modell

Die Daten in Prozent wurden nach der Winkeltransformation $Y_{ijk} = \arcsin \sqrt{P_{ijk}}$ zur Stabilisierung der Varianz und zur Normalisierung transformiert, wobei Y_{ijk} der transformierte und P_{ijk} der prozentuale Anteil der berücksichtigten Samen bzw. Keimlinge ist. Bei allen untersuchten Merkmalen wurden die Versuche als vollständig randomisierte Blöcke mit vier Wiederholungen durchgeführt und mittels Varianzanalyse nach dem Modell

$$Y_{ijk} = u + F_i + M_j + FM_{ij} + B_k + E_{ijk}$$

analysiert.

Hierbei ist

Y_{ijk} : Beliebige Parzellenbeobachtung in einer Kreuzung des i-ten Mutterbaumes mit dem j-ten Vater in der k-ten Wiederholung,

u : Allgemeiner Mittelwert,

F_i : Effekt der i-ten Mutter,

M_j : Effekt des j-ten Vaters,

FM_{ij} : Effekt der Wechselwirkung der i-ten Mutter mit dem j-ten Vater

B_k : Effekt der k-ten Wiederholung,

E_{ijk} : Effekt der möglichen Wechselwirkung zwischen der ij-ten Familie und der k-ten Wiederholung, Effekt der Individuen und nicht kontrollierte Effekte. Hier ist bei den Keimungsversuchen auch der binomiale Effekt der transformierten Daten eingeschlossen.

Alle Effekte wurden als Zufallsvariable angenommen. Die statistische Auswertung wurde mit Hilfe des Programmpaketes GLIM (BAKER und NELDER, 1978) durchgeführt.

2.6. Genetische Analyse

Kreuzungen zwischen diesen Baumarten sowie zwischen den erhaltenen interspezifischen Hybriden sind schon seit vielen Jahren mit Erfolg durchgeführt worden (s. JOHNSSON, 1947; MELCHIOR und SEITZ, 1966; HATTEMER und SEITZ, 1967; u. a.). Hinsichtlich der genetischen Voraussetzungen wird also angenommen, daß es sich bei *P. tremula* und *P. tremuloides* um eine „biologische Art“ (METTLER und GREGG, 1969) handelt. Die meisten der im Kreuzungsplan benutzten Eltern wurden nach gutem Wachstum ausgelesen. Für die hier berücksichtigten Merkmale konnten die Eltern also

als randomisierte Mitglieder einer Population angenommen werden. Außerdem wurden die mit dem Gewicht der Samen und mit der Keimung verbundenen Gene im Hardy-Weinberg Gleichgewicht angenommen, damit die geschätzten Varianzkomponenten eine genetische Interpretation erfahren konnten. Ferner wurde angenommen, daß es keine Umweltkorrelationen zwischen Verwandten gibt und daß die epistatischen Effekte zwischen diesen Genen vernachlässigt werden können. Die Komplexität der verschiedenen genetischen Faktoren bei Merkmalen, die durch mehrere Genloci kontrolliert sind, ist so groß, daß bei solchen Fällen die üblichen Annahmen der angenommenen vereinfachten Modelle der quantitativen Genetik fast nie zutreffen. Trotzdem werden hier der Form halber diese Annahmen formuliert. Für eine ausführliche Diskussion über die

Tabelle 2. — Samenkundliche Daten der 49 Kreuzungsfamilien: Nachkeimungsabnormitäten (Typen nach Abb. 2), Vorkeimungsabnormitäten (VKA), Keimfähigkeit (KF) und Tausendkorngewicht (TKG).

Familien	TKG (mg)	Nachkeimungsabnormitäten (%)									VKA (%)	KF (%)		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9				
Mütter	Väter													
W 52	90,7	0,5	0,5	1,0	0,5	---	1,0	1,0	9,0	7,5	21,0	2,0	77,0	
W 66	148,0	---	1,5	---	---	---	---	---	2,5	2,0	6,0	0,5	93,5	
CVS 52	114,3	---	2,5	---	---	1,0	1,0	0,5	7,5	6,0	18,5	3,5	78,0	
Brauna	Ihl 1	125,0	---	2,0	0,5	0,5	---	1,0	---	2,0	9,0	15,0	1,0	84,0
11	T 44-60	90,0	0,5	3,0	1,0	1,5	1,5	0,5	---	12,0	13,5	33,5	4,5	62,0
	T 428	94,4	---	4,5	---	1,0	1,5	0,5	---	8,0	11,5	27,0	1,0	72,0
	T 141	95,0	---	3,5	---	0,5	---	1,0	---	9,0	10,0	24,0	3,0	73,0
W 52	70,9	---	2,5	16,0	0,5	4,5	---	---	3,5	7,0	34,0	61,0	5,0	
W 66	122,6	---	2,0	---	0,5	2,0	0,5	1,5	15,0	4,5	26,0	0,5	73,5	
CVS 52	43,7	---	---	1,0	0,5	3,5	1,0	---	---	21,5	27,5	46,0	26,5	
Gr.Dub.	Ihl 1	116,5	0,5	8,0	1,0	3,0	1,0	0,5	---	7,5	21,0	42,5	9,0	48,5
1	T 44-60	81,7	1,5	0,5	0,5	1,5	1,0	---	17,5	8,5	31,0	2,0	67,0	
	T 428	97,5	0,5	4,5	5,0	5,5	1,0	0,5	1,0	7,0	12,0	37,0	21,5	41,5
	T 141	39,6	---	2,0	10,0	7,5	1,0	---	---	18,5	39,0	55,5	5,5	
W 52	81,9	---	1,5	4,0	0,5	---	1,0	---	---	3,5	10,5	87,5	2,0	
W 66	120,3	2,0	11,5	3,0	---	5,0	2,5	---	3,5	13,0	40,5	28,5	31,0	
CVS 52	101,4	---	2,0	---	---	---	1,0	---	3,5	5,0	11,5	0,5	88,0	
W 51	Ihl 1	137,1	---	3,0	---	0,5	0,5	---	1,0	1,5	13,0	19,5	1,0	79,5
	T 44-60	102,0	---	4,0	---	---	0,5	1,0	12,0	7,0	24,5	0,5	75,0	
	T 428	104,8	---	3,5	---	0,5	2,5	1,5	1,0	3,0	8,0	20,0	4,0	76,0
	T 141	55,6	---	6,0	3,5	1,5	2,0	0,5	0,5	8,0	16,5	38,5	11,5	50,0
W 52	116,3	---	6,0	1,5	1,0	6,0	0,5	---	2,0	22,0	39,0	17,5	43,5	
W 66	94,2	---	9,0	2,0	1,0	0,5	1,5	---	---	4,5	18,5	50,5	31,0	
CVS 52	100,6	---	5,0	4,5	1,0	---	2,0	---	9,0	5,5	27,0	3,0	70,0	
W 95	Ihl 1	152,8	---	3,5	0,5	---	1,5	1,0	---	1,0	9,5	17,0	1,5	81,5
	T 44-60	119,4	---	4,5	1,0	0,5	---	0,5	4,5	21,0	32,0	18,0	50,0	
	T 428	121,6	---	14,0	4,5	3,0	0,5	0,5	---	2,0	5,0	29,5	58,5	12,0
	T 141	68,9	---	9,5	---	2,0	1,5	2,5	---	6,0	27,5	49,0	23,0	28,0
W 52	63,3	---	---	2,0	---	1,0	---	---	---	1,5	4,5	95,5	0,0	
W 66	118,3	0,5	12,0	---	1,5	5,0	0,5	2,0	6,0	4,0	31,5	12,0	56,5	
CVS 52	51,5	---	---	---	1,5	---	0,5	---	---	3,5	5,5	94,5	0,0	
C 61	Ihl 1	117,8	---	10,5	1,5	1,5	3,0	---	2,5	13,5	32,5	8,5	59,0	
	T 44-60	79,8	---	5,0	4,5	6,0	1,0	0,5	---	9,0	26,0	52,0	40,5	7,5
	T 428	102,0	0,5	9,5	2,0	0,5	2,5	---	0,5	4,0	11,5	31,0	7,0	62,0
	T 141	88,6	---	16,0	4,0	3,0	2,0	---	---	3,0	16,0	44,0	25,0	31,0
W 52	98,4	2,5	6,0	8,0	3,0	2,5	---	---	0,5	12,0	34,5	50,0	15,5	
W 66	121,0	1,5	8,0	1,5	1,5	2,0	4,0	---	1,5	30,0	50,0	24,5	25,5	
CVS 52	104,4	0,5	5,0	6,0	1,5	---	1,5	---	2,0	28,5	45,0	15,5	39,5	
Ihl 3	Ihl 1	98,0	---	8,5	4,0	5,5	2,0	---	1,5	15,0	36,5	34,5	29,0	
	T 44-60	101,9	0,5	10,5	11,0	5,0	1,5	1,0	---	10,5	40,0	35,5	24,5	
	T 428	114,9	2,0	12,0	3,0	6,0	---	2,5	---	23,0	51,0	32,0	17,0	
	T 141	67,0	---	9,5	5,5	0,5	1,0	0,5	2,0	18,0	37,0	46,5	16,5	
W 52	78,9	---	2,5	6,0	7,5	0,5	---	---	1,5	10,0	28,0	71,5	0,5	
W 66	84,0	---	7,0	9,5	4,0	0,5	---	0,5	2,5	9,5	33,5	63,5	3,0	
CVS 52	63,7	---	1,0	2,0	4,0	2,0	0,5	---	---	11,5	21,0	78,5	0,5	
Ihl 5	Ihl 1	82,9	1,0	4,5	4,0	7,0	0,5	3,0	---	14,0	34,0	57,0	9,0	
	T 44-60	105,2	0,5	1,0	7,0	4,0	2,0	---	0,5	2,0	7,5	24,5	15,0	
	T 428	61,1	---	2,5	4,5	12,5	---	---	1,5	19,5	40,5	52,0	7,5	
	T 141	77,0	---	3,0	2,0	2,0	1,0	1,0	2,5	7,0	19,5	52,5	28,0	

$$\bar{x} = 95,63 \quad 0,30 \quad 4,89 \quad 3,17 \quad 2,41 \quad 1,39 \quad 0,79 \quad 0,27 \quad 4,10 \quad 12,4 \quad 29,69 \quad 29,15 \quad 41,16$$

Tabelle 3. — Zusammenfassung der Varianzanalyse. Signifikanz der Mittelquadrate (**: $\alpha = 0,01$, *: $\alpha = 0,05$) und Anteil (%) der verschiedenen Varianzkomponenten (VK) an der gesamten phänotypischen Varianz.

Variation Ursachen	F.G.	Tausendkorn- gewicht		Keimfähigkeit		Keimgeschwin- digkeit		Vorkeimungs- abnormitäten		Nachkeimungs- abnormitäten	
		M Q	V K	M Q	V K	M Q	V K	M Q	V K	M Q	V K
Familien	48	2610 **	---	0,552 **	---	0,215 **	---	0,543 **	---	0,089 **	---
Mütter	6	4419 **	15,7	1,864 **	35,5	0,378 *	12,2	1,620 **	30,9	0,224 **	17,8
Väter	6	8615 **	36,9	0,668 ns	8,1	0,481 *	17,4	0,780 *	10,9	0,093 ns	3,1
Mütter x Väter	36	1308 **	45,9	0,314 **	48,3	0,144 **	46,0	0,324 **	52,6	0,065 **	41,1
Rest	144	10,3	1,5	0,013	8,1	0,017	24,2	0,009	5,7	0,012	38,0

Tabelle 4. — Phänotypische (rp) und genetische (ra) Korrelationskoeffizienten zwischen einigen untersuchten Merkmalen. Signifikanz (**: $\alpha = 0,01$, *: $\alpha = 0,05$).

	Tausendkorn- gewicht	Keimfähigkeit	Keimgeschwin- digkeit	Vorkeimungs- abnormitäten	Nachkeimungs- abnormitäten	3. Monat	Hohe der Pflanzen 1. Jahr	2. Jahr
Tausendkorn- gewicht	---	rp 0,63 ** ra 0,63	rp 0,53 ** ra 0,49	rp -0,60 ** ra -0,58	rp -0,11 ns ra -0,19	rp 0,34 * ra 0,46	rp -0,009 ns ra -0,11	rp -0,05 ns ra -0,03
Keimfähigkeit	---	---	rp 0,88 ** ra 0,88	rp -0,96 ** ra -1,0	rp -0,21 ns ra 0,46	rp 0,44 ** ra 0,62	rp 0,13 ns ra 0,09	rp -0,003 ns ra 0,045
Keimgeschwin- digkeit	---	---	---	rp -0,92 ** ra -0,90	rp -0,006 ns ra -0,27	rp 0,28 * ra 0,27	rp 0,26 ns ra 0,50	rp 0,15 ns ra 0,40
Vorkeimungs- abnormitäten	---	---	---	---	rp -0,01 ns ra 0,38	rp -0,41 ** ra -0,56	rp -0,19 ns ra -0,21	rp -0,07 ns ra -0,15
Nachkeimungs- abnormitäten	---	---	---	---	---	rp -0,19 ns ra -0,42	rp 0,18 ns ra 0,75	rp 0,24 ns ra 0,64

Gültigkeit der nötigen Annahmen eines panmiktischen Reproduktionssystems siehe z. B. MÜLLER-STARCK *et al.* (1982).

Die genetische Interpretation der Varianzkomponenten wurde wie beim Kreuzungsplan II von COMSTOCK und ROBINSON (1948, 1952) berücksichtigt. Die phänotypischen Korrelationen nach PEARSON (rp) und die genetischen Korrelationen (ra) zwischen den Merkmalen sowie die allgemeine (AKE) und die spezifische Kombinationseignung (SKE) der Eltern für die Keimfähigkeit wurden geschätzt.

3. Ergebnisse

3.1. Tausendkorngewicht

Die Variationsbreite im Tausendkorngewicht reichte von 39,6 mg bis 152,8 mg bei einem arithmetischen Mittel von 95,6 mg (Tab. 2). Wie Tabelle 3 ausweist, war der F-Test für Familien hoch signifikant. Auch die drei Varianzkomponenten von Familien, nämlich zwischen Müttern, zwischen Vätern und die Wechselwirkung beider, zeigten hoch signifikante F-Werte. Bei den untersuchten Aspensamen waren die Mittelquadrate der mütterlichen und väterlichen Wirkungen nicht signifikant voneinander verschieden. Die Varianzkomponente von Vätern war allerdings mehr als doppelt so groß wie die von Müttern und stellte fast 37% der gesamten phänotypischen Varianz dar (Tab. 3). Vor allem fällt das große Gewicht der Wechselwirkung in der phänotypischen Varianz auf. Sie macht fast 46% aus. Wir haben hier also eine große additive Varianzkomponente, aber auch eine besonders große Dominanz-Varianzkomponente. Demnach besteht sowohl eine signifikante allgemeine als auch eine signifikante spezifische Kombinationseignung der Eltern.

Das Gewicht der hier bearbeiteten Aspensamen war nur mit der Höhe der Pflänzchen im Baumschulversuch bis

drei Monate nach der Aussaat schwach phänotypisch korreliert ($rp = 0,34^*$). Die Korrelation mit der Höhe am Ende des vierten Monats war schon nicht mehr signifikant und blieb auch so bei späteren Höhenmessungen (Tabelle 4). Das Gewicht der Samen war aber mit der Keimgeschwindigkeit, Keimfähigkeit und den Vorkeimungsabnormalitäten korreliert. Schwere Samen keimen also schnell und weisen einen größeren Anteil normal gekeimter sowie einen kleineren von nicht gekeimten auf. Die Abnormalitäten, die nach der Keimung beobachtet wurden, waren aber nicht mit dem Gewicht der Samen korreliert. Abnormale Keimlinge können sowohl aus schweren als auch aus leichten Samen entstehen. Werden die phänotypischen und die genetischen Korrelationskoeffizienten des Samengewichtes mit den anderen untersuchten Merkmalen verglichen, dann stellt man fest, daß beide dasselbe Vorzeichen und fast immer dieselbe Größenordnung besitzen.

3.2. Keimfähigkeit

Die Keimfähigkeit schwankte zwischen den einzelnen Familien zwischen 0 und 94% bei einem arithmetischen Mittelwert von 41,2%. Im allgemeinen stimmten die Werte der Keimfähigkeit des im Labor durchgeföhrten Keimungsversuches mit denen der beobachteten Keimung in der Baumschule überein. Auch die Familien, die im Keimungsversuch im Labor Keimfähigkeitswerte gleich 0% hatten (Tab. 2), ergaben im Baumschulverfahren Werte um (0,02 oder 0,005%). Ein Blick über die Werte aller Familien (Tab. 2) läßt uns dazu feststellen, daß nur 14 von ihnen eine Keimfähigkeit über 66% hatten, 11 zwischen 33 und 66% und 24 (die Hälfte unseres Kollektives) unter 33%. Zusätzliche Stichproben von frei abgeblühten Familien ergaben ähnliche Mittelwerte.

Die große Variation zwischen den Familien konnte statistisch gesichert werden (Tab. 3). Eine ausführliche Analyse der Variations-Ursachen läßt die Variation zwischen Müttern und die Wechselwirkung zwischen Müttern und Vätern als hoch signifikant beschreiben. Der F-Test für Väter hatte einen nicht signifikanten Wert. Berücksichtigen wir den Anteil jeder Varianzkomponente an der gesamten phänotypischen Variation, dann finden wir, daß diejenige von Müttern 35,5% betrug, während die von Vätern nur 8% ausmachte. Dieser vermutliche Einfluß des mütterlichen Genotypes auf die Keimfähigkeit ist an den kumulativen Keimungskurven zu erkennen (Abb. 1). Es wird klar, daß die verschiedenen Mütter auf verschiedene Weise bei denselben Vätern wirken. Brauna 11 ergibt hohe Keimfähigkeitswerte und eine kleine Variation zwischen den Vätern. IHL 3 und IHL 5 zeigen kleine Variation zwischen den Vätern (obwohl bei IHL 5 der Keimfähigkeitswert des Vaters T 44—60 weit von den anderen Werten abweicht), aber niedrige Keimwerte. W 51 ergibt eine große Variation, aber mit einem deutlichen Überwiegen von hohen Werten. Die anderen Mütter zeigen eine große Variation zwischen den Vätern, in der sowohl hohe als auch niedrige Keimfähigkeitswerte gefunden werden können (Tab. 2).

Die Werte der allgemeinen Kombinationseignungen (AKE, Tab. 5) zeigen auch, daß der Unterschied zwischen den Müttern größer als zwischen den Vätern ist. Brauna 11 hatte die größte AKE. Mit ihrer Verwendung als Mutterbaum wäre es für diese Population, im Vergleich zum Populationsmittelwert, möglich, im Mittel 36% mehr an Keimfähigkeit zu gewinnen. Andere nach ihrer AKE geeignete Eltern sind z. B. W 51 und IHL 1. Das Mittelquadrat für die Wechselwirkungen zwischen Mutter- und Vaterbäumen war hoch signifikant. Seine Varianzkomponente, die unter unseren genetischen Annahmen ein Viertel der Dominanz-Varianz darstellen würde, repräsentierte 48% der gesamten phänotypischen Varianz (Tab. 3). Die spezifischen Kombinationseignungen hatten deshalb hohe Werte (Tab. 5). Sogar in Abb. 1 können die Familien mit den größten SKE für Keimfähigkeit leicht festgestellt werden. Zum Beispiel weicht Familie IHL 5 \times T 44—60 weit von den Werten der anderen Familien derselben Mutter ab. Diese Kreuzung hat einen Keimfähigkeitswert, der über 36% höher liegt als man aufgrund der AKE der entsprechenden Eltern erwarten kann.

Wie Tab. 4 zeigt, besteht eine phänotypische und genetische Korrelation mit der Höhe im dritten Monat nach der Aussaat, aber keine mit der Höhe am Ende der ersten Vegetationsperiode (fünfter Monat nach der Aussaat) und auch nicht mit der am Ende der zweiten. Ausgenommen von den Nachkeimungsabnormalitäten waren die phänotypischen und genetischen Korrelationskoeffizienten der Keimfähigkeit mit den anderen Merkmalen sowohl in ihrem Vorzeichen als auch in ihrer Größenordnung sehr ähnlich. Die hohen Werte der Korrelationskoeffizienten der Keimfähigkeit mit den Vorkeimungsabnormalitäten weisen auf eine sehr enge Beziehung zwischen beiden Merkmalen hin, die im Zusammenhang mit den Nachkeimungsabnormalitäten nicht zu finden war.

Im Zusammenhang mit den Keimfähigkeitsmittelwerten der verschiedenen Eltern ist interessant anzumerken, daß der Vater W 66 zu diesem Kreuzungsplan mit 7 Jahren altem Pollen beitrug, der nach besonderen Lagerungsbedingungen konserviert wurde (HERRMANN, 1969 u. 1976). Dieser Vater besetzte den dritten Rang in der allgemeinen Kombi-

Tabelle 5. — Spezifische (SKE) und allgemeine (AKE) Kombinationseignung für die Keimfähigkeit (%).

	W 52	W 66	CVS 52	IHL 1	T 44—60	T 428	T 141	AKE der Mütter
BRAUNA 11	20,63	12,77	-1,08	-7,65	-23,37	-5,01	3,99	35,87
GR.DUB.1	-12,52	31,62	-13,75	-4,30	20,48	3,34	-24,66	-2,98
W 51	-34,66	-30,02	28,63	7,56	9,34	18,70	0,70	16,16
W 96	19,06	-17,80	22,85	21,78	-3,44	-6,80	-9,08	3,94
C 61	-10,16	21,98	-32,87	13,56	-31,66	31,20	8,20	-10,34
IHL 3	12,27	-2,09	13,56	-9,51	7,73	-6,87	0,63	-17,27
IHL 5	5,63	-16,32	-17,08	-21,15	36,63	-8,01	20,49	-25,63
AKE der Väter	-20,07	3,66	2,01	14,58	8,30	-0,06	-8,06	

Gesamter Mittelwert = 41,2 %

nationseignung der Väter und hatte, gekreuzt mit Brauna 11, den besten Wert des gesamten Versuches (93,5%).

3.3. Keimgeschwindigkeit

Schon 20 Stunden nach dem Auslegen der Samen auf das feuchte Substrat konnten etwa 50% gekeimte Samen gezählt werden, von denen etwa 3/5 als „normal gekeimte Samen“ identifiziert werden konnten. Abb. 1 zeigt, daß für die meisten Familien der größte Teil ihrer normalen Keimung am ersten Tag stattfand. Die Definition der Keimgeschwindigkeit für die normal gekeimten Samen wurde deshalb auf diesen Tag bezogen. Bei anderen Familien keimte der größte Teil der Samen erst am zweiten oder dritten Tag. Mehrere von ihnen haben als Vater die Bäume W 52 oder W 66 oder als Mutter IHL 5. Sie hatten auch eine niedrigere Keimfähigkeit.

Die Varianzanalyse zeigte hoch signifikante F-Werte für Familien (Tabelle 3), signifikante für Mütter und für Väter und hoch signifikante für ihre Wechselwirkung. Die Anteile der Varianzkomponenten an der gesamten phänotypischen Varianz für Mütter ($V_f = 12,2\%$) und für Väter ($V_m = 17,4\%$) sind nicht sehr unterschiedlich. Die Varianzkomponente für die Wechselwirkung (V_{fm}) ergibt aber 46% der phänotypischen Variation. Wichtig ist auch der große Anteil der Restvarianz (24%), der u. a. die Umweltvariation einschließt.

Die kumulativen Keimungskurven (Abb. 1) zeigen, daß die Familien mit der schnelleren Keimung die größte Keimfähigkeit hatten. Die phänotypische Korrelation zwischen beiden Merkmalen war hoch signifikant ($rp = 0,88^{**}$) und hatte dieselbe Größenordnung wie die genetische Korrelation ($ra = 0,88$). Außerdem war, wie es beim Samengewicht und bei der Keimfähigkeit erwähnt wurde, die Keimgeschwindigkeit nur mit der Höhe im dritten Monat phänotypisch korreliert. Spätere Höhenmessungen zeigten aber ziemlich hohe genetische Korrelationskoeffizienten ($ra = 0,50$ am Ende der ersten, $ra = 0,40$ am Ende der zweiten Wachstumsperiode). Die kumulativen Keimungskurven steigen bis zum dritten oder vierten Tag an. Dann zeigte eine große Anzahl Keimlinge, die am Anfang der Keimung als normal gezählt worden waren, verschiedene Abnormalitäten, die ein Absinken der Kurve verursachten.

3.4. Abnormalitäten

Unter den 2940 abnormen Keimlingen konnten am 10. Tag des Keimungsversuches verschiedene Typen von Nachkeimungsabnormalitäten beobachtet werden. Es wurden alle von SIMAK (1980) beschriebenen abnormen Keimlinge, sowie zwei weitere Typen gefunden. Diese Abnormalitätstypen wurden nach einem einfachen Diskriminierungskriterium, das von dem Simak's verschieden ist, klassifiziert

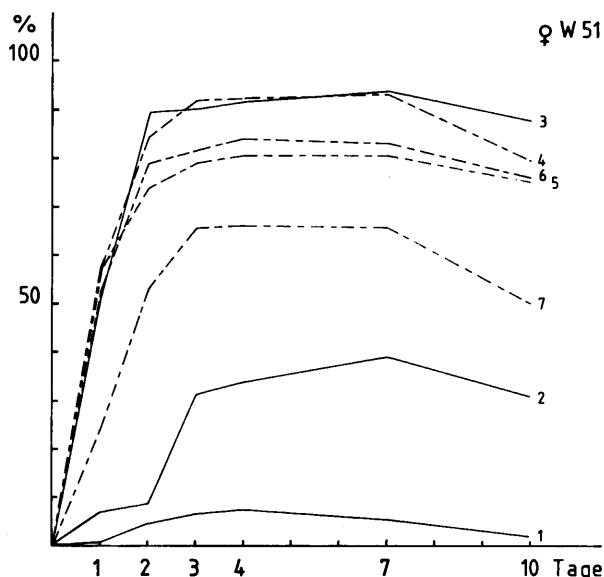
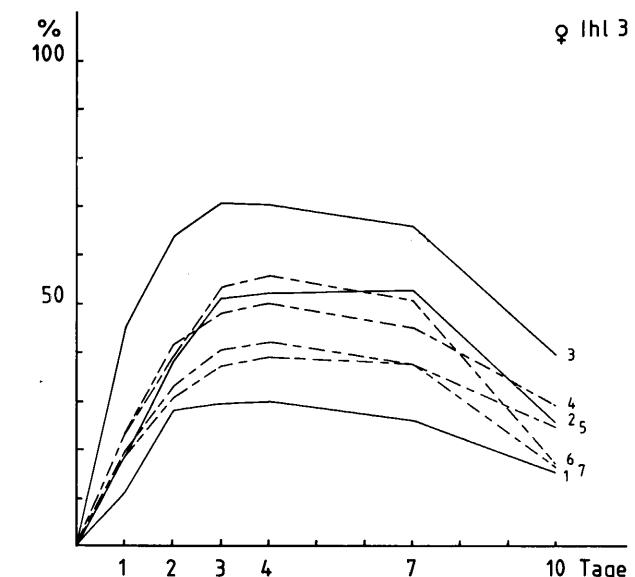
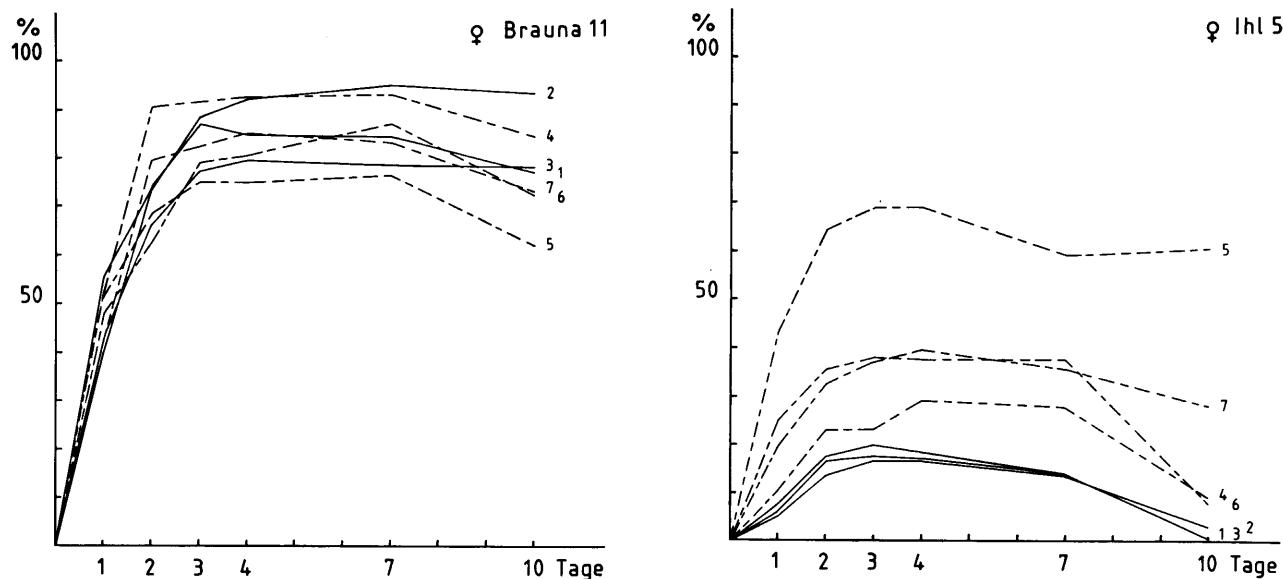


Abbildung 1. — Mittlere kumulative Keimungskurven von Vollgeschwisterfamilien, dargestellt nach mütterlichen Halbgeschwisterfamilien. Die Väter werden mit Nummern ausgewiesen: 1: W 52,

2: W 66 und 3: CVS 52, 4: IHL 1, 5: T 44—60, 6: T 428 und 7: T 141. Durchgezogene Linien stellen *P. tremula*-, gestrichelte Linien *P. tremuloides*-Väter dar.

(Abb. 2) und ihre Häufigkeiten bei den verschiedenen Familien geschätzt (Tab. 2). Sie waren zwischen Familien in ihren Anzahlen und Typen unterschiedlich. Die Familien *P. tremula* \times *P. tremula*, z. B., zeigten im allgemeinen weniger Variation als die anderen Familien. Andererseits besitzen einige mütterliche Halbgeschwisterfamilien weniger Abnormalitätstypen und/oder in geringerer Häufigkeit, wie dies bei Brauna 11 der Fall ist. Der Abnormalitätstyp 9 (aufgerichtetes Hypokotyl, festgesetzt auf dem Substrat, aber ohne Radikula) erschien am häufigsten, gefolgt vom Abnormalitätstyp 2 (umgekehrte Keimung). Da besonders dieser erste Abnormalitätstyp erst am 10. Tag genau identifiziert werden konnte, fallen die kumulativen Keimungskurven an diesem Tag in ihren Werten ab (Abb. 1).

Wie Tab. 3 zeigt, erklären die Varianzkomponenten für die Wechselwirkung zwischen Müttern und Vätern bei beiden Abnormalitätstypen einen großen Anteil der gesamten

phänotypischen Varianz. Bei Nachkeimungsabnormalitäten repräsentiert diese Varianzkomponente etwa 41% der phänotypischen Varianz, während die von Müttern etwa 18% und die von Vätern nur etwa 3% betragen. Bei Vorkeimungsabnormalitäten stellt Vfm. ca. 53%, Vf etwa 31% und Vm nur 11%. Bei beiden Abnormalitätstypen, besonders bei Nachkeimungsabnormalitäten, sind also die Vf deutlich größer als die Vm. Die Signifikanz ihrer Mittelquadrate ist auch verschieden. Außerdem ist der Anteil der Restvariation bei jedem Abnormalitätstyp unterschiedlich: etwa 6% bei Vor- und 38% bei Nachkeimungsabnormalitäten.

Die phänotypische Korrelation zwischen beiden Abnormalitätstypen war nicht signifikant und der Koeffizient hatte ein anderes Vorzeichen und einen deutlich niedrigeren Wert als die genetische Korrelation (Tab. 4). Betrachten wir außerdem die phänotypischen Korrelationen beider Abnormalitäten mit der Keimfähigkeit, Keimgeschwindigkeit

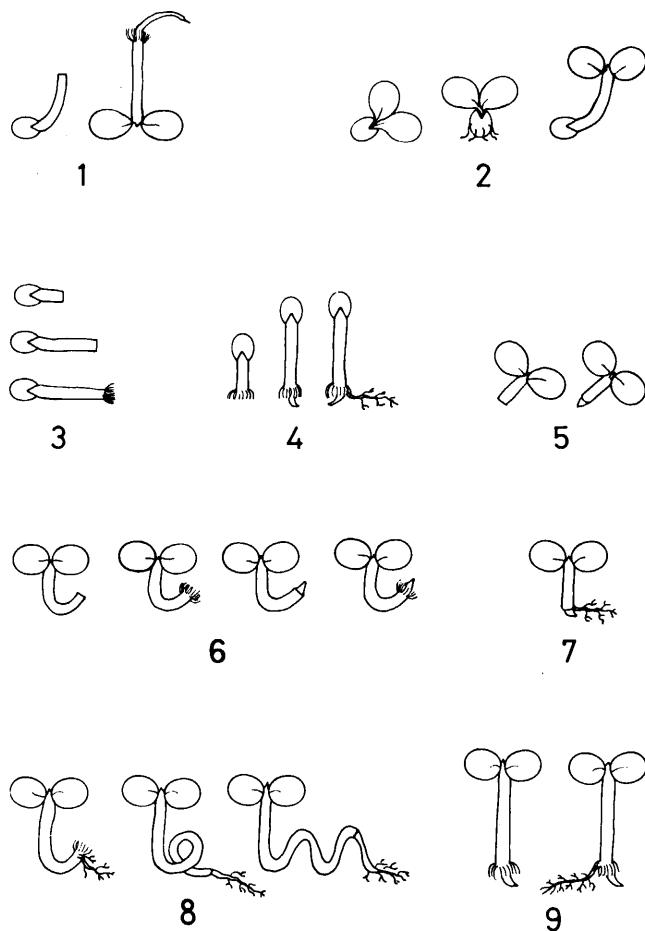
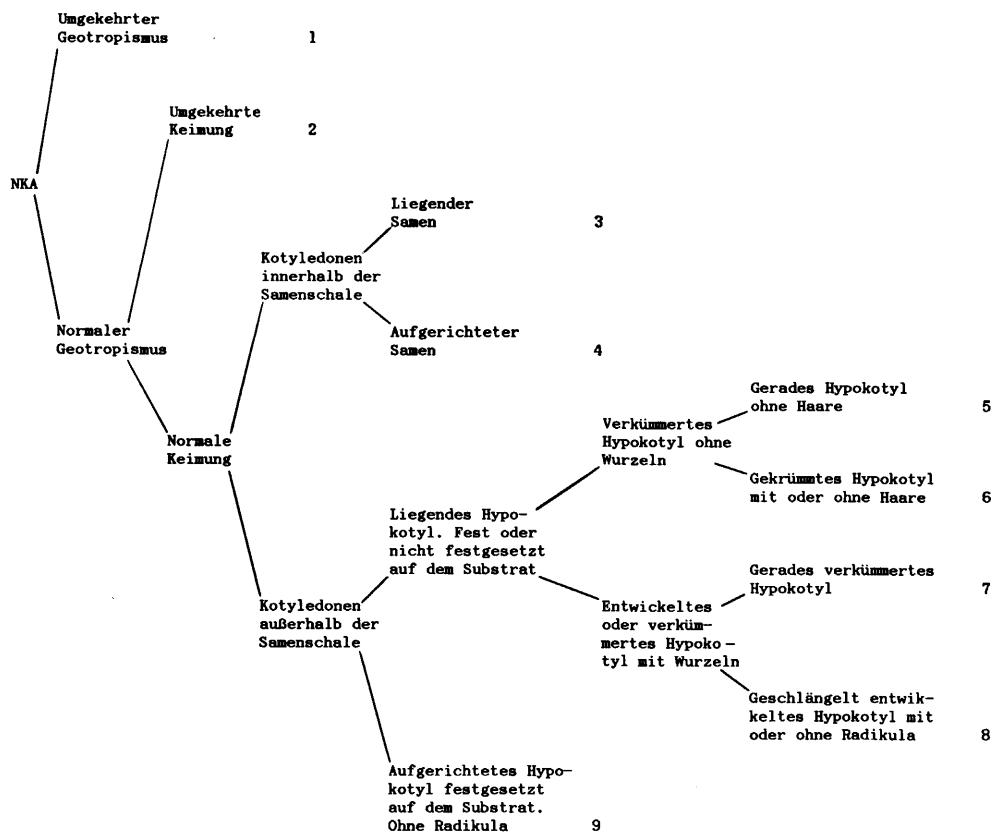


Abbildung 2. — Klassifizierung der Nachkeimungsabnormalitäten (NKA) am 10. Tag des Keimungsversuches.

und Höhe der Pflänzchen am Ende des dritten Monats, dann finden wir, daß nur die Vorkeimungsabnormalitäten mit diesen Merkmalen korreliert sind, aber nicht die Nachkeimungsabnormalitäten. Die genetische Korrelation mit der Keimfähigkeit ist auffallend hoch beim ersten Abnormalitäts- typ und stimmt im Vorzeichen und Wert mit der phänotypischen Korrelation überein, während bei den Nachkeimungsabnormalitäten weder das Vorzeichen noch die Größenordnung des Koeffizienten übereinstimmten. Es ist interessant, daß die genetischen Korrelationen der Nachkeimungsabnormalitäten mit der Höhe der Pflanzen hoch waren. Sie betragen am Ende des dritten Monats $ra = -0,42$, am Ende der ersten Wachstumsperiode (5. Monat) $ra = +0,75$ und am Ende der zweiten Wachstumsperiode $ra = +0,64$. Die phänotypischen Korrelationskoeffizienten, obwohl nicht signifikant, zeigten auch diesen Unterschied durch das Vorzeichen an.

4. Schlußfolgerungen und Diskussion

4.1. Samengewicht

Die Samen von Aspen enthalten, wie die anderen *Salicaceae* auch, hauptsächlich einen von einer dünnen Schale bedeckten großen Embryo. Das Endosperm ist, von wenigen Zellen ausgenommen, nicht vorhanden (HAKANSSON, 1954). Die Größe des Embryos und der Samenschale bestimmen also das Gewicht des Samens, wobei die letztere nur etwa 20% des gesamten Gewichtes darstellt (GREHN, 1952/53). Dies bedeutet, daß das Gewicht der Samen überwiegend vom Gewicht des Embryos abhängt. Es sollte deshalb hauptsächlich von beiden, mütterlichen und väterlichen Genotypen abhängen. Die Existenz mütterlicher Wirkungen wurde im Gewicht der Samen vieler Baumarten gefunden und wird im allgemeinen als mögliche Abweichung der genotypischen Einflüsse betrachtet (z. B. BIROT, 1978). In vorliegendem Fall wurde aber diese Wirkung nicht gefunden. Gleiche Ergebnisse fand auch GREHN (1952/53) bei Kreuzungen verschiedener Arten der *Populus*-Sektion Leuce. Das Fehlen von Endosperm könnte bei Aspen und wahrscheinlich bei anderen *Salicaceae* die Ursache der Abwesenheit von solchen mütterlichen Wirkungen sein.

Das Gewicht der Samen hat bei vielen Baumarten einen starken Einfluß auf das anfängliche Wachstum der Keimlinge. Die Dauer dieses Einflusses ist je nach Baumarten verschieden. Bei *Pinus monticola* DOUGL. kann zum Beispiel noch am Ende der dritten Wachstumsperiode das Samengewicht mit der gesamten Höhe der Pflänzchen korreliert sein (SQUILLACE *et al.*, 1967). Bei *Populus deltoides* BARTR. steht das anfängliche Wachstum mit der Größe der Samen im Zusammenhang (FARMER u. BONNER, 1967). Bei Kreuzungen innerhalb der *Populus*-Sektion Leuce berichtete GREHN (1954), daß das Samengewicht einen deutlichen Zusammenhang mit den Wachstumsleistungen solcher Kreuzungen in der ersten Wachstumsperiode zeigte. Dieser Zusammenhang besteht in unserem Fall nur bis zum Ende des dritten Monats nach der Aussaat. Eine im relativ frühen Alter beginnende Unabhängigkeit des Wachstums der Pflanzen vom Gewicht der Samen sollte bei Samen ohne Endosperm erwartet werden.

4.2. Keimfähigkeit

SIMAK (1980) beschreibt ausführlich die Entwicklung der Keimung bei *Populus tremula* und versucht ein geeignetes Kriterium von „normal gekeimten Samen“ zu geben. SIMAK's Kriterium wurde hier verwendet. Es erscheint für Aspen geeignet, da die Ergebnisse vom Keimungsversuch im Labor im allgemeinen mit der Praxis übereinstimmen.

Die als abnorm bezeichneten Keimlinge überleben nicht unter Baumschulbedingungen und würden auch in der Natur nicht überleben. Würde die Keimfähigkeit durch eine der üblichen Definitionen von gekeimten Samen ausgedrückt, z. B.: „Herauskommen des Embryos aus den Samen“ (BEWLEY u. BLACK, 1983), dann hätten wir für den gesamten Versuch einen Mittelwert von rund 72% statt des praxisnäheren Mittelwertes von 41,2%. Die üblichen Definitionen für „gekeimte Samen“ reichen also bei Aspe nicht aus, um eine korrekte Interpretation der praktischen Bedeutung der Keimung deutlich zu machen. Sie reichen auch nicht aus, um eine richtige genetische Interpretation der Keimung hinsichtlich ihrer ökologischen und züchterischen Aspekte abzuleiten. Deshalb ist es für Aspen und sehr wahrscheinlich für viele andere Baumarten notwendig, ein realistischeres Kriterium für den Begriff „normal gekeimte Samen“ zu finden, um eine ökologische, genetische und praktische Anwendung der verschiedenen Keimungsergebnisse möglich zu machen.

Der Mittelwert der Keimfähigkeit unseres Kollektives (41,2%) ist viel niedriger als der, der im allgemeinen für diese Arten angegeben wird (85—100% GUZINA, 1981, 99% EINSPÄHR u. WINTON, 1977). Die Ursache dieser Diskrepanz mit den in der Literatur angegebenen Mittelwerten liegt wahrscheinlich darin, daß

1. — bei den meisten Keimungsversuchen die Fähigkeit des Embryos, eine normale Pflanze zu entwickeln (ISTA, 1976), nicht berücksichtigt wird.
2. — die stark genetisch bedingte Variation für die Keimungsmerkmale, besonders ihre große Dominanz-Varianzkomponente, zwischen verschiedenen Kreuzungen sehr unterschiedliche Keimungsergebnisse liefern kann.

Ein überwiegender mütterlicher Einfluß auf die Keimfähigkeit wurde schon bei verschiedenen Baumarten beobachtet. Zum Beispiel wird von *Pinus virginiana* MILL. (BRAMLETT *et al.*, 1983) berichtet, daß die Keimfähigkeit einen großen mütterlichen Einfluß hat. Auch bei *Pseudotsuga menziesii* (MIRB) FRANCO wurde ein stark mütterlicher Einfluß gefunden (GREATHOUSE, 1966). Sogar in der Keimfähigkeit verschiedener Ramets desselben Klons bei *Picea mariana* MILL. konnte eine wesentliche Variation nachgewiesen werden (VERHEGGEN u. FARMER, 1983), die auch einen Hinweis auf die mütterlichen Wirkungen darstellen könnte. Der Einfluß der Mütter auf die Keimfähigkeit der Samen wird in der Regel bei Koniferen als eine Folge des Einflusses des mütterlichen Gametophyten erklärt. Bei Angiospermen und besonders bei Samen ohne Endosperm, wie bei der Aspe, kann diese Erklärung allerdings nicht zutreffen. Bei diesen Arten könnte der Einfluß der Umweltbedingungen am weiblichen Elter vor und während des Ausreifens der Samen entscheidend sein. Er könnte nicht genetische Unterschiede zwischen den verschiedenen Müttern verursachen. In unserem Fall wurden die Unterschiede im Einfluß dieser Umweltbedingungen während des Ausreifens der Fruchtknoten und der Samen allerdings dadurch vermindert, daß die Blütenzweige aller Mutterbäume im Gewächshaus unter den gleichen Umweltbedingungen gehalten wurden. Diese Homogenität der Umweltbedingungen sollte die genetisch bedingte Variation in Keimungsmerkmalen deutlicher erkennen lassen. Die mütterlichen Einflüsse könnten jedoch auch durch die Anteile der Vor- und Nachkeimungsabnormalitäten auf die Keimfähigkeit gewirkt haben, da beide Abnormalitätstypen eine große mütterliche Variation zeigen.

4.3. Keimgeschwindigkeit

Die Anteile der verschiedenen Varianzkomponenten bei der Keimfähigkeit und bei der Keimgeschwindigkeit weisen auf deutliche Unterschiede zwischen beiden Merkmalen hin. Die Keimgeschwindigkeit, im Gegensatz zu der Keimkapazität, zeigte eine relativ große Restvariation, die u. a. eine große Umweltvariation erklären könnte. Nach ROHMEDER (1962) wird die Keimgeschwindigkeit viel stärker durch zahlreiche Umweltfaktoren als durch Erbanlagen beeinflußt. Solche Feststellungen können wir aber nach unseren Ergebnissen nicht machen. MELCHIOR (im Druck) fand bei *Populus tremula* × *P. tremula*- und *P. tremula* × *P. grandidentata*-Kreuzungen, daß nach sechs-jähriger Lagerung der Samen im Exsikkator mit CaCl_2 bei einer Temperatur von -4 bis 0°C die Keimgeschwindigkeit stärker als die Keimfähigkeit abgenommen hatte. Dies könnte auch auf eine größere Umweltvariation bei der Keimgeschwindigkeit hinweisen. Eine große Variation der Keimgeschwindigkeit in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen während der Keimung wurde von FARMER und BONNER (1967) bei *Populus deltoides* BARTR. festgestellt. Nach diesen Autoren wäre diese Eigenschaft ökologisch von größerer Bedeutung als die Keimfähigkeit wegen der schnell wechselnden Umweltbedingungen an den für die Besiedlung durch *Populus deltoides* zur Verfügung stehenden offenen Arealen. Bei einigen Koniferen und Laubholzarten mit Samen mit Endosperm fand SCHELL (1960), daß die Keimgeschwindigkeit im allgemeinen mit der Lebenskraft und der Pflanzengrößen (sogar in der vierten Wachstumsperiode im Fall der Stieleiche) korreliert war. In unserem Fall war aber die Keimgeschwindigkeit weder mit den Nachkeimungsabnormitäten noch mit der Höhe der Pflanzen nach dem dritten Monat korreliert.

4.4. Abnormitäten

Die Anwesenheit von rezessiv letalen Genen wird als eine der wichtigen Ursachen für das Absterben von Embryonen angesehen, welches die Erhaltung eines Mindest-Niveaus von Heterozygotie zur Folge hätte (DE NETTANCOURT, 1977). Sie wurde u. a. bei *Pinus sylvestris* L. angenommen und als Ursache für ihre tauben Samen bezeichnet (JOHNSON, 1976). Die Auswirkung dieser rezessiven letalen Gene kann sich auch in verschiedenen Stufen der Embryoentwicklung ausprägen, wie das bei *Larix* spp. der Fall ist (HALL u. BROWN, 1977). Außerdem können Systeme von Inkompatibilitäten bei *Pinus* spp. durch die anfängliche Wechselwirkung zwischen dem Nucellus-Gewebe und dem Pollenkorn das Überleben der Eizellen während des Winters und dadurch die Entwicklung tauber Samen im nächsten Jahr ermöglichen (KORMUTAK, 1984). Dies bedeutet, daß überhaupt keine Bildung des Embryos stattfand. Bei sterilen Kreuzungen zwischen *Populus nigra* und *P. deltoides* fanden MELCHIOR und SEITZ (1968), daß die Embryosäcke kugel- und eiförmige Absterbestadien enthielten, die als Reste der Zygote betrachtet werden sollten. Sie fanden auch, daß in den wenigen Früchten, die nach der Bestäubung eine gewisse Größe erreichten, zur Reifezeit nur der Pappus und kleine Schüppchen, Reste der rückgebildeten und abgestorbenen Samenanlagen, entstanden waren. Solche Schüppchen sind von den „vollen Samen“ deutlich unterscheidbar und wurden bei unseren Untersuchungen nicht gezählt. Bei Samen ohne Endosperm, wie bei Aspen, würde die Entwicklung „voller Samen“ ohne die Entwicklung vollständiger Embryonen kaum vorstellbar sein. Die Ursache zur Entstehung tauber Samen bei Aspe müßte also erst nach der

vollen Entwicklung des Embryos wirksam werden, zum Beispiel durch den Befall von Insekten oder Pilzen. Die so befallenen Samen können im allgemeinen einfach von den gesunden Samen getrennt werden. Unter dieser Annahme könnte also das Verhalten der „vollen Samen“ während der Keimung, die nicht zu normalen Keimlingen werden, als Folge von Störungen der Embryo-Entwicklung betrachtet werden. Sie prägen sich vor der Keimung aus. Hier wurde diese Abnormität willkürlich als Vorkeimungsabnormität bezeichnet und bei Ausprägung nach der Keimung als Nachkeimungsabnormität.

Die hier als „Typ 9“ bezeichnete Nachkeimungsabnormität war auch bei SIMAK's Untersuchung (1980) die häufigste. Besonders dieser Abnormitätstyp kann nur nach dem Abnehmen vom Substrat durch genaue Beobachtung als solcher identifiziert werden. Dies ist ein wichtiger Grund, um die Bedeutung des Begriffes „normal gekeimte Samen“ und die Größenordnung der möglichen Fehler bei den Keimfähigkeitswerten zu verstehen.

Der große Anteil der Restvariation bei den Nachkeimungsabnormitäten, die etwa sechs Mal größer als die der Vorkeimungsabnormitäten war, würde auch für eine große Umweltvariation sprechen. Die genetische Ursache der Vor- und Nachkeimungsabnormitäten könnte auch, wie bei anderen Baumarten erwähnt, das homozygote Auftreten von rezessiv letalen Genen sein. Würden allerdings mehrere rezessive letale Gene in den Populationen angenommen werden, dann müßte die spezifische Kombinationseignung gering sein (JOHNSON, 1976). Dies war aber hier nicht der Fall. Außerdem wird deutlich, wenn alle relevanten Beziehungen, die Tab. 4 ausweist, berücksichtigt werden, daß die Nachkeimungsabnormitäten von den übrigen Keimungsmerkmalen (einschließlich Samengewicht) durch Vorzeichen und Größe auffällig abweichen. Obwohl also die genetische Ursache dieser beiden Abnormitätstypen dieselbe sein könnte, ist ihre Ausprägung nach unserer Varianz- und Korrelationsanalyse sehr unterschiedlich.

4.5. Züchterische und ökologische Bedeutung

Wenn wir alle untersuchten Merkmale betrachten, sehen wir, daß die Variation von Keimung und Gewicht der Samen dieses vollständigen 7×7 faktoriellen Kreuzungsplans bei Aspen und Hybridsaspenfamilien im allgemeinen stark genetisch bedingt ist, besonders durch nicht additive Varianzkomponenten. Dies wurde auch beim Merkmal Höhe an diesem und anderem Material gefunden (GALLO et al., in Vorbereitung). Ein starker genetischer Einfluß auf das Samengewicht und die Keimung wurde auch bei anderen Arten beobachtet (GREHN, 1952/53; GREATHOUSE, 1967; BRAMLETT et al., 1983; GLEWEN u. VOGEL, 1984, u. a.). Sowohl die hohe AKE als auch die hohe SKE einiger Eltern könnten in Auslesemethoden benutzt werden. Allerdings stellt die Dominanz-Varianzkomponente den größten Anteil der gesamten phänotypischen Varianz bei allen hier untersuchten Merkmalen dar. Diese große Dominanzvarianz würde auf relativ wenige an diesen Merkmalen beteiligte Genloci hinweisen. Eine Auslesemethode, die diese Dominanzvarianz nutzen würde (z. B. Wiederholung der besten Vollgeschwisterfamilien), würde im Fall einer direkten Auslese oder einer indirekten Frühhauslese den größten genetischen Gewinn ergeben. Allerdings spielt eine direkte Auslese nach diesen Keimungs-Merkmalen im Rahmen waldbaulicher Belange neben anderen wichtigeren Eigenschaften, wie Wachstum und Resistenz, nach denen zuerst ausgelesen werden sollte, nur eine sekundäre Rolle. Außerdem erscheint eine indirekte Frühhauslese der

besten Familien oder Eltern nach diesen Merkmalen nicht möglich, denn es besteht schon am Ende der ersten Wachstumsperiode weder eine phänotypische noch eine genetische Korrelation mit der Höhe. Interessant sind aber die ziemlich hohen Werte bei den genetischen Korrelationskoeffizienten zwischen Nachkeimungsabnormitäten und der Höhe am Ende der ersten und zweiten Wachstumsperiode. Diese Beziehungen sollten weiter untersucht werden.

Eine im frühen Alter von Samengewicht, Keimgeschwindigkeit und Keimfähigkeit unabhängige Keimlingshöhe würde eine ausgeglichene Beteiligung verschiedener Genotypen an der genetischen Konstitution neuer Bestände zur Folge haben. Nehmen wir beispielsweise das Samengewicht. Eine solche Unabhängigkeit wäre bei diözischen Pionierbaumarten wie Aspen zu erwarten. Wäre bei solchen Baumarten ein lang andauernder Einfluß des Samengewichtes auf das Wachstum der Pflanzen bei der durch generative Vermehrung erfolgten Begründung neuer Bestände zugrunde zu legen und wäre dieser Einfluß mütterlich bedingt, wie dies bei vielen Baumarten der Fall ist, dann hätten manche Genotypen nur eine geringe Chance, um an der genetischen Zusammensetzung dieser neuen Bestände mitzuwirken. Nach STERN und ROCHE (1974) besitzen Pionierarten die Fähigkeit, viele Samen schnell und über große Flächen zu verteilen und Sämlinge zu produzieren. Bei Aspen wäre diese Naturverjüngung nur während ihrer ersten Entwicklung (Keimgeschwindigkeit, Keimfähigkeit und erstes Wachstum) durch dieselben Ursachen stark genetisch beeinflußt. Außerdem wäre durch die Keimgeschwindigkeit die Möglichkeit gegeben, in entsprechender Weise auf die schnell wechselnden Umweltbedingungen zu reagieren, wie es auch bei *Populus deltoides* angenommen wird (FARMER u. BONNER, 1967). Das spätere Wachstum der Sämlinge wäre von dieser Anfangsentwicklung unabhängig. Die Art könnte sich so neben einer ständigen Verbreitungsmöglichkeit eine große genetische Vielfalt erhalten. Langsam und schlecht keimende Familien hätten so die Möglichkeit, innerhalb kurzer Zeit die schnell und gut keimenden zu überholen. Die Beteiligung der verschiedenen Genotypen, sogar der schlecht keimenden, am neuen Bestand wäre sicherer. Eine starke Dominanz-Varianz, wie sie hier gefunden wurde, könnte auch auf die Anwesenheit epistatischer Varianz hinweisen (COMSTOCK und ROBINSON, 1948). Diese nicht additive genetische Varianz wäre in diesem Zusammenhang besonders zweckmäßig. Nehmen wir an, nur additive Gene würden an der Ausprägung der Keimungs-Merkmale mitwirken, dann hätten die für die betreffende Eigenschaft unterlegenen Genotypen bei einer stark genetisch bedingten Variation nur geringe Möglichkeiten, sich an der genetischen Zusammensetzung des künftigen Bestandes beteiligen zu können. Wenn aber die Dominanz-Varianz groß ist, dann besteht für bestimmte Kreuzungen durch die Abweichung von der allgemeinen Kombinationseignung der entsprechenden Eltern eine Basis, um am Bestandesaufbau beteiligt zu sein. Eine große nicht additive Varianz im Rahmen einer genetisch stark bedingten Variation würde also bei der Keimung von Pionierarten für eine größere genetische Vielfältigkeit vorteilhaft sein. Das im frühen Alter von Keimgeschwindigkeit und Keimfähigkeit unabhängige Keimlingswachstum würde in die gleiche Richtung wirken.

Danksagung

Die Herstellung eines größeren kompletten Diallels mit verschiedenen Aspenarten war nur durch die Hilfsbereitschaft von

Herrn Dr. D. EINSPÄHR, Forest Biology Division, The Institute of Paper Chemistry, P.O. Box 1039, Appleton, Wisconsin S 4912, und Herrn Dr. ZSUFFA, Faculty of Forestry, University of Toronto, Ontario, möglich, welche in verschiedenen Jahren frischen Pollen von *P. tremuloides* zur Verfügung stellten. Frau G. WILICH und Frau C. THIESEN führten präzise, mit großem persönlichen Einsatz und Enthusiasmus die Kreuzungsarbeiten, Ernte und Einlagerung des Saatgutes durch. Herr Dr. G. H. MELCHIOR und Herr Dr. H.-J. MUHS überließen mir die Kreuzungsfamilien. Herr Dipl. Phys. D. KRUSCHE wies mich in den Rechner, die Benutzung des Computerprogramms und die statistische Auswertung ein. Herr Dr. A. KÖNIG, Herr Dr. G. H. MELCHIOR und Herr Dr. B. R. STEPHAN waren ständig diskussionsbereit und halfen mir durch ihre Anregungen und bei der Überarbeitung des Manuskripts. Ihnen, sowie allen anderen Mitarbeitern des Instituts für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung, die mir durch ihre freundschaftliche Hilfsbereitschaft die Einarbeitung und Durchführung meiner Arbeiten leicht machten, gilt mein besonderer Dank. Dem Deutschen Akademischen Austauschdienst, Kennedyallee 50, D-5300 Bonn-Bad Godesberg, der meinen Aufenthalt am o. a. Institut durch ein Stipendium finanziell ermöglicht hat, bin ich zu großem Dank verpflichtet.

5. Literatur

- BAKER, R. J. and NELDER, J. A.: The GLIM system (General Linear Interactive Modelling). Release 3. The Royal Statistical Society. Oxford (1978). — BEWLEY, J. D. u. BLACK, M.: Physiology and Biochemistry of Seeds. Vol. 1. 306 p. (1982). — BIROR, Y.: Variabilité géographique du poids de la graine de *Pinus contorta*. *Silvae Genetica* 27, 32—40 (1978). — BRAMLETT, D. L., DELL, T. R. and PEPPER, W. D.: Genetic and maternal influences on Virginia Pine seed germination. *Silvae Genetica* 32, 1—4 (1983). — COMSTOCK, R. E. and ROBINSON, H. F.: The composition of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. *Biometrics* 4, 254—266 (1948). — COMSTOCK, R. E. and ROBINSON, H. F.: Estimation of average dominance of genes. In *Heterosis*. Edited by JOHN W. GOWEN. Iowa State College Press. 552 p. (1952). — EINSPÄHR, D. W. and WINTON, L. L.: Genetics of Quaking Aspen. Forest Service U.S.D.A., Res. Pap. WO-25, 23 p. (1977). — EVENARI, M.: Seed Physiology: From ovule to maturing seed. *The Botanical Review*, vol. 50, No. 2, 143—170 (1984). — FARMER, JR., R. E. and BONNER, F. T.: Germination and initial growth of Eastern Cottonwood as influenced by moisture stress, temperature and storage. *Bot. Gaz.* 128 (3—4), 211—215 (1967). — GLEWEN, K. L. and VOGEL, K. P.: Partitioning the genetic variability of seedling growth in Sand Bluestem into its seed size and seedling vigor components. *Crop Science*, vol. 24, 137—141 (1984). — GREATHOUSE, T. E.: Inheritance of germinative energy and germinative capacity in Douglas-Fir. Joint Proc. 2nd Genetics Workshop of the SAF and the 7th Lake States For. Tree Impr. Conf., Oct. 21—23 (1965). Published as U.S.D.A. For. Serv. Res. Pap. NC-6: 60—62 (1966). — GREHN, J.: Das Samengewicht bei Kreuzungen innerhalb der Sektion *Populus Leuce* als Funktion des weiblichen und männlichen Partners. *Z. Forstgenetik*, Bd. 2, 8—16 (1952/53). — GREHN, J.: Samenentwicklung und Jugendwachstum bei Kreuzungen in der Sektion *Populus Leuce*. *Berichte des II Kongress des Internationalen Verbandes Forstlicher Forschungsanstalten*. Rom 1953., 447—459 (1954). — GUZINA, V.: The Genetics of European Aspen (*Populus tremula* L.). *Annales Forestales* 9/1, 38 p. (1981). — HAKANSSON, A.: Endosperm formation in *Salix*. *Botaniska Notiser* 3, 326—332 (1954). — HALL, J. P. and BROWN, I. R.: Embryo development and yield of seed in *Larix*. *Silvae Genetica* 26, 2—3 (1977). — HATTEMER, H. H. und SEITZ, F. W.: Einige Ergebnisse von Testanbauten mit Aspenhybriden. 2. Kreuzungen der Jahre 1953 und 1958. *Silvae Genetica* 16, 6—13 (1967). — HERRMANN, S.: Practical method to conserve pollen of forest trees under vacuum. 2nd. World Consult. on Forest Tree Breeding, Washington, FAO/IUFRO, FO-FTB-69-11/10, 1381—1389 (1969). — HERRMANN, S.: Verfahren zur Konservierung und Erhaltung der Befruchtungsfähigkeit von Waldbäumpollen über mehrere Jahre. *Silvae Genetica* 25, 223—228, 5—6 (1976). — ISTA: International rules for seed testing. Rules 1976. As-NLH, Norway, (1976). — JOHNSSON, H.: Tio års aspförädling vid Föreningen för växtförädling av skogsträd Meddel. Föreh. Växtförädl. av Skogsträd. Nr. 46, 9 p. (1947). — JOHNSSON, H.: Contributions to the genetics of empty grains in the seed of pine (*Pinus silvestris*). *Silvae Genetica* 25, 10—15 (1976). — KORMUTAK, A.: Some cytological and biochemical aspects of interspecific incompatibility in Pines (*Pinus* sp.). *ACTA Dendrobiologica*, 76—83 (1984). — MELCHIOR, G. H. und SEITZ, F. W.: Einige Ergebnisse bei Testanbauten mit Aspenhybriden. 1. Kreuzungen des Jahres 1951. *Silvae Genetica* 15, 127—133

(1966). — MELCHIOR, G. H. und SEITZ, F. W.: Interspezifische Kreuzungssterilität innerhalb der Pappelsektion *Aigeiros*. *Silvae Genetica* 17, 88—93 (1968). — MELCHIOR, G. H.: Genetic differences inability of Aspen families to sustain longterm storage of seeds. Im Druck. — METTLER, L. E. und GREGG, T. G.: Population genetics and evolution. Prentice-Hall Inc., New Jersey, 212 p. (1969). — MÜLLER-STARCK, G., ZIEHE, M., BERGMANN, F., GREGORIUS, H.-R. und HATTEMER, H. H.: Die Samenplantage als Instrument der Vermehrung von Waldbäumen. *Allg. Forst. u. J.-Ztg.* 153, 12, 220—229 (1982). — NETTANCOURT, DE, D.: Incompatibility in Angiosperms. Springer Verlag, Berlin, 230 p. (1977). — ROHMEDE, E.: Die Bedeutung der Keimschnelligkeit bei Forstlichen Samenarten. *Proc. Int. Seed Test. Ass.*, Vol. 27, No. 3, 657—671 (1962). — SCHELL, G.: Die Abhängigkeit der Lebenskraft und der Pflanzengröße von der Keimschnelligkeit. *Forst-Wiss. Centralblatt*, 105—126 (1960). — SIAK, M.: Germination and storage of *Salix caprea* L. and *Populus tremula* L. seeds. IUFRO Working party: S2.01.06 "Seeds problems", International Symposium on Forest Tree Seed Storage, Petawawa Nat. For. Inst., Canada — Sep. 23—27 (1980). — SQUILLACE, A. E., BINGHAM, R. T., NAMKONG, G. u. ROBINSON, H. F.: Heritability of juvenile growth rate and expected gain from selection in Western White Pine. *Silvae Genetica* 16: 1—13 (1967). — STERN, K. u. ROCHE, L.: Genetics of forest ecosystems. Ecological Studies 6. Springer Verlag. 330 p. (1974). — VERRHAGEN, F. J. and FARMER JR., R. E.: Genetic and environmental variance in seed and cone characteristics of Black Spruce in a northwestern Ontario seed orchard. *Forestry Chronicle*, 191—193 (1983). — WETTSTEIN, W., von: Die Kreuzungsmethode und Beschreibung von F1-Bastarden bei *Populus*. *Zeitschrift f. Züchtung, Reihe A*, Band 18, 597—626 (1933).

Viability Selection at an Allozyme Locus During Development in European Beech (*Fagus sylvatica* L.)

By Z.-S. KIM¹⁾

Abteilung für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung
der Georg-August-Universität Göttingen,
Büsgenweg 2, 3400 Göttingen-Weende,
Federal Republic of Germany.

(Received 18th March 1985)

Summary

The genetic structures at one leucine aminopeptidase locus (LAP-A) of nuts, seedlings raised in the greenhouse and seedlings raised in the forest, all originating from the two beech provenances Germany and Rumania, were investigated and compared. In many pairwise comparisons, significant differences in genotypic structures as well as genic structure were ascertained between different developmental stages. In both provenances, the allele A_2 seems to have an advantage in the seedlings raised under both types of conditions. Homozygous carriers of the allele A_2 survived best in the greenhouse, while heterozygous carriers possessed great viability under more variable environmental conditions. Since distinctly different genetic backgrounds were present in the two base populations, the identical effect of the allele A_2 confirms the adaptive role of this locus. With the aid of measures such as the viability parameter and genetic distance, the character of occurred viability selection is further explained. The possible significance of this locus at this early stage is discussed under the aspect of the adaptation of this long-lived tree species to a heterogeneous environment.

Key words: *Fagus sylvatica*, genic structure, genotypic structure, enzyme gene-locus, viability selection, seed, seedlings, genetic distance, environmental heterogeneity.

Zusammenfassung

Viabilitätsauslese an einem Enzym-Genlocus während der Entwicklung der europäischen Buche (*Fagus sylvatica* L.).

Die genetischen Strukturen an einem für Leucinaminopeptidase kodierenden Genlocus (LAP-A) an Buchekern sowie im Gewächshaus bzw. im Bestand angezogenen Sämlingen einer deutschen und einer rumänischen Her-

kunft wurden untersucht und verglichen. In vielen paaren weisen Vergleichen wurden signifikante Unterschiede sowohl der genotypischen als auch der genischen Struktur verschiedener Entwicklungsstadien festgestellt. In beiden Herkünften scheint der Besitz eines Allels A_2 für Sämlinge unter beiden Anzuchtbedingungen einen Vorteil zu haben. Homozygote Träger von A_2 überlebten im Gewächshaus am besten, während heterozygote Träger unter variablen Umweltbedingungen hohe Viabilität besaßen. Da die beiden Ausgangspopulationen unterschiedlichen genetischen Hintergrund hatten, bestätigt der in beiden identische Effekt von A_2 die adaptive Rolle dieses Genlocus. Der Charakter der aufgetretenen Viabilitätsauslese wird mit Hilfe von Maßen wie dem Viabilitätsparameter und dem genetischen Abstand im einzelnen erklärt. Die mögliche Bedeutung dieses Genlocus in diesem frühen ontogenetischen Stadium wird unter dem Aspekt der Anpassung dieser langlebigen Baumart an eine heterogene Umwelt diskutiert.

1. Introduction

Recent investigations using isozyme analysis have shown large amounts of genetic variation within and between populations of flowering plants (for reviews see NEVO 1978, BROWN 1979, HAMRICK *et al.* 1979). Long-lived woody plants seem to possess higher levels of genetic variation than do other species (HAMRICK *et al.* 1979), although further investigations of many different enzyme systems are necessary to confirm this. GREGORIUS *et al.* (1979) presented a testable hypothesis that the genic diversity of each individual is important for trees exposed to temporally and spatially heterogeneous environments during their long lives. The environmental situations of a tree could be quite different for each developmental stage. The influence of the ecological factors at a given stage on the loci active at this stage also varies over the carriers of different genes and genotypes. In order to cope with these demands, i. e. for survival of these carriers, as many of these loci as possible should be heterozygous.

¹⁾ Present address: Department of Forestry, Korea University, Seoul, Korea.

This study was supported by a grant from German Academic Exchange Service (DAAD).