

The suitability of the sites is quite different. There are however no clear regional trends which would allow an *a priori* site selection for testing.

### Acknowledgements

We want to thank HERBERT KUPFER for measuring the experiments, BERND SEELMANN for his efforts with the evaluations, HEIDRUN TERASA for layout of Tables and URSEL KERSTEN for typing.

### Literature

ALPERS, W.: Küstentanne und Bodenmelioration. Allgemeine Forstzeitschrift **15**: 89–94 (1960). — BERGEL, D.: Internal program of the Lower Saxony Forest Research Institute. (unpublished) (1972). — BURCHARD: Westfälische Erfahrungen mit der Großen Küstentanne. Allgemeine Forstzeitschrift **15**: 81–84 (1960). — FLETCHER, A. M.: IUFRO *Abies grandis* provenance experiments: Nursery stage results. Introduction. Forestry Commission Research and Development Paper, Edinburgh, 139, pp. 151 (1986). — HUEHN, M.: Beiträge zur Erfassung der phänotypischen Stabilität. I. Vorschlag einiger auf Ranginformationen beruhenden Stabilitätsparameter. EDV in Medizin und Biologie **10**: 112–117 (1979). — KLEINSCHMIT, J.: Grand-fir (*Abies grandis* LINDL.) in Germany. Proceed. IUFRO joint Meeting Douglas-fir, Lodgepole pine, Sitka spruce and *Abies* provenances, Vancouver, Canada. Vol. **II**: 391–

404 (1978). — KLEINSCHMIT, J.: Nursery results of the *Abies grandis* (LINDL.) provenance experiment in Northern Germany. Forestry Commission Research and Development Paper **139**: 39–58 (1986). — KLEINSCHMIT, J. and SVOLBA, J.: Die Große Küstentanne (*Abies grandis* LINDL.) in Deutschland. Allgemeine Forstzeitschrift **34**: 218–220 (1979). — KÖNIG, A.: Geographic Variation of *Abies grandis* provenance grown in Northwest Germany. Silvae Genetica **44**: 248–255 (1995). — KRAMER, W.: *Abies grandis* LINDLEY – Große Küstentanne. Der Forst- und Holzwirt **31**: 365–374 (1976). — LACAZE, J. F.: Le choix des provenances d'*Abies grandis* – Premières conclusions sur le stade pépinière. Revue Forestière Française **10**: 613–624 (1976). — LINES, R.: A preliminary trial with Grand-fir (*Abies grandis* LINDL.). Scottish Forestry **28**: 84–98 (1974). — RAU, H.-M., WEISGERBER, H., KLEINSCHMIT, J., SVOLBA, J., DIMPFLEMEIER, R. and RUETZ, W.: Preliminary experiences with Grand-fir provenances in Western Germany. Joint Meeting of Western Forests Genetics Association and IUFRO Working Parties Douglas-fir, Contorta pine, Sitka spruce and *Abies*. Olympia, Wash., USA, Aug. 1990: pp. 10 (1990). — RAU, H.-M., WEISGERBER, H., KLEINSCHMIT, J., SVOLBA, J., DIMPFLEMEIER, R. and RUETZ, W.: Vorläufige Erfahrungen mit Küstentannen-Provenienzen in Westdeutschland. Forst und Holz **46**: 245–249 (1991). — RÖHRIG, E. (Ed.): Grundlagen für den Anbau von *Abies grandis*. Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt, 54: pp. 95 (1978). — WRICKE, G.: Die Erfassung der Wechselwirkung zwischen Genotyp und Umwelt bei quantitativen Eigenschaften. Zeitschrift für Pflanzenzüchtung **52**: 127–138 (1965).

## Populationsgenetische Betrachtung eines Pilotprojektes zur intraspezifischen Kreuzung der Weißtanne (*Abies alba* MILL.) in Sachsen

Von L. LLAMAS-GÓMEZ

Institut für Waldbau, Technische Universität Dresden, Pienner Straße 8, D-01737 Tharandt

(Eingegangen am 5. Juli 1996)

### Zusammenfassung

Die Erhaltung der Weißtanne in Sachsen erfordert Maßnahmen zur künstlichen Überwindung der Isolation der Restvorkommen. Dazu zählen u. a. auch gelenkte Kreuzungen. 1994 wurde an der Sächsischen Landesanstalt für Forsten Graupa ein Pilotprojekt zur intraspezifischen Kreuzung der Weißtanne gestartet. Die gelenkten Kreuzungen wurden an einem isoliert stehenden weiblichen Partner durchgeführt. Neben der erzwungenen Selbstung wurde Pollen von 6 Tannen und ein Gemisch mit Pollen von 4 Tannen verwendet. Ferner wurde Saatgut aus freier Abblüte sowie von nicht isolierten, mit dem Pollengemisch bestäubten Makrostrobili gewonnen. Der Anteil voller Samen bei der Selbstung war im allgemeinen niedriger als bei der erzwungenen Fremdung. Dennoch machen die erzielten Vollkornanteile bei der freien Abblüte sowie bei der erzwungenen Selbstung die hohe Selbstfertilität der Tanne deutlich.

Mittels Isoenzymanalysen wurde der Genotyp der Kreuzungspartner bzw. ihrer Nachkommen an 10 Genloci festgestellt. Hinweise auf Segregationdistortionen bei den Einzelkombinationen wurden nicht gefunden. Über 35% der Nachkommen aus der Selbstung bzw. aus der freien Abblüte waren an keinem und 65% an lediglich einem Genort heterozygot. Von den Nachkommen aus der Bestäubung mit dem Pollen-

gemisch waren dagegen 85% heterozygot an 2 und mehr Genorten. Die Parentalanalyse an Saatgut aus dem freien Abblühen zeigte keine Unterschiede zwischen den Genotypen der erzwungenen Selbstung und der freien Abblüte. Die Anteile der Nachkommen aus dem Pollengemisch weichen signifikant von den Erwartungswerten ab. Es wurde festgestellt, daß Gameten, die in Einzelkombination einen relativ niedrigen Vollkornanteil haben, im Pollengemisch durchaus Selektionsvorteile aufweisen können. Die Zusatzbestäubung von frei abgeblühten Makrostrobili trug beim untersuchten Mutterbaum zu mindestens 85% der Nachkommen bei.

**Schlagwörter:** *Abies alba* (MILL.), Züchtung, kontrollierte Kreuzung, Isoenzyme, genetische Strukturen, Parentalanalyse.

**FDC:** 165.41; 165.3; 165.5; 174.7 *Abies alba*; (430).

### Abstract

The conservation of the residual populations of Silver fir (*Abies alba* MILL.) in Saxony requires activities to get over the isolation e.g. controlled crossings. In 1994, the Saxon State Institute for Forestry began first experiments to pollinate isolated Silver fir trees by controlled crossing. Isolated macrostrobili were pollinated with pollen from 6 single trees and a pollen mixture from 4 of them simultaneously with controlled

selfing. The pollen mixture was also applicated to macrostrobili without isolation. Seeds sired by the controlled selfing showed a lower proportion of filled seeds than by outcrossed combinations. Nevertheless, a relatively high self-fertility of Silver fir has been observed.

The genotyps of the parent trees and their offsprings, based on 10 gene loci, were determinated by means of isozyme analysis. Segregation distortion was not found in any of the single combinations. 35% of the progenies sired by selfing and free pollination were not heterozygous at any locus. 65% of these progenies were heterozygous at only 1 locus. Progenies derived from pollination with the pollen mixture showed 85% of heterozygous embryos at 2 or more gene loci.

The parental analysis indicates no differences between the progenies from selfing and free pollination. The proportion of seeds sired by each of the male parents in the polycross mixture differs from the expected value. It was found that gametes which produce a low proportion of filled seeds in certain combinations may have a selection advantage in the pollen mixture. The additional pollination of macrostrobili without isolation contributed to 85% of the progenies at least.

**Key words:** *Abies alba* (MILL.), breeding, isozymes, genetic structure, parental analysis.

## Einleitung

Untersuchungen an den sehr kleinen, in ihrer Vitalität stark beeinträchtigten Restvorkommen der Weißtanne in Sachsen deuten auf eine genetische Einengung hin (LLAMAS-GOMEZ und BRAUN, 1995). Die Isolation der Tannen führt zu gestörten Reproduktionsprozessen wie Selbstbefruchtung. Dies kann Inzuchterscheinungen zur Folge haben. Dazu zählen z. B. hohe Albinoanteile an den Nachkommen (KORPEL et al., 1982; LLAMAS-GOMEZ und BRAUN, 1995) und die Anhäufung von Letalallelen (MÜLLER-STARCK et al., 1982). Der Zustand der Weißtanne in Sachsen ist als äußerst kritisch zu beurteilen. Kenntnisse der Reproduktionsmechanismen, ihre Auswirkungen auf die genetische Diversität und der Änderungen dieser Diversität in Raum und Zeit bilden eine wichtige Grundlage zur Beurteilung der Stabilität von Waldökosystemen bzw. Waldbaumpopulationen (SCHOLZ und VENNE, 1992; MILLAR und WESTFALL, 1992; DEGEN und SCHOLZ, 1994). Die populationsgenetische Betrachtung von Reproduktionsprozessen wird daher sowohl von Vertretern des Naturschutzes (SCHINTTLER, 1993) als auch von Vertretern der Forstwirtschaft gefordert. So betrachtet BRAUN (1992) die Begleitung von züchterischen Maßnahmen durch genetische Analysen als eine wesentliche Aufgabe der Forstgenetik, da Züchtungsverfahren zu einer Veränderung der genetischen Struktur führen können (CHOI, 1993). Kreuzungen zwischen Populationen ökologisch unterschiedlicher Gebiete stellen aber auch einen künstlichen Genfluß dar und können zur Wiedereinführung verlorener Allele beitragen (ZIEHE und HATTEMER, 1989). So sehen STIMM und WOLF (1989) in der Schaffung neuer Genotypen durch Kombinationszüchtung und in der Erhöhung des Heterozygotiegrades eine Möglichkeit zur Erhaltung bzw. Erweiterung der genetischen Vielfalt.

Die Erhaltung der Weißtannenvorkommen in Sachsen erfordert in erster Linie Maßnahmen zur Überwindung der Isolation und zur künstlichen Erweiterung der Populationsgröße. Dazu zählen neben der Anlage von Erhaltungssamenplantagen auch gelenkte Kreuzungen (LLAMAS-GOMEZ und BRAUN, 1995). Gelenkte Kreuzungen und ihre populationsgenetische Begleitung stellen ein wertvolles Mittel dar, um in relativ kurzer Zeit Kenntnisse über Blühzeitpunkt, Kombinationseignung, Paarungspräferenzen, Vaterschaftsanteile sowie über Kreuzungsbarrieren zu erzielen. Unter diesen Gesichtspunkten wurde

1994 an der Sächsischen Landesanstalt für Forsten Graupa ein Pilotprojekt zur intraspezifischen Kreuzung der Weißtanne gestartet. Ziel war es, erste Erkenntnisse über die Blühbiologie und die Hybridisierung der Weißtanne zu gewinnen, sowie die Bestäubung in einer Samenplantage zu simulieren (Sächsische Landesanstalt für Forsten, 1994). Die gelenkten Kreuzungen wurden zunächst nur an einem weiblichem Partner durchgeführt. Die Ergebnisse besitzen daher vorläufigen Charakter. In der vorliegenden Arbeit wird über erste Ergebnisse der gelenkten Tannenkreuzungen unter besonderer Berücksichtigung populationsgenetischer Aspekte berichtet und Entscheidungshilfen für künftige Züchtungsprogramme angeboten. Folgende Fragestellungen standen im Vordergrund:

- Welchen Einfluß hat eine Zusatzbestäubung auf die genetische Variation insbesondere auf die Vielfalt und Heterozygotie der Nachkommen?
- Lassen sich Paarungspräferenzen bei der Bestäubung mit einem Pollengemisch erkennen?
- Ist eine Zusatzbestäubung frei abblühender Makrostrobili eine sinnvolle Maßnahme zur Verhinderung einer Selbstbestäubung?
- Welche Schlußfolgerungen ergeben sich für künftige Züchtungsprogramme?

## Material und Methoden

Die gelenkten Kreuzungen wurden im Frühjahr 1994 durch die Abteilung Saatgutwesen, Generhaltung und Züchtung der Sächsischen Landesanstalt für Forsten durchgeführt. Als Mutterbaum wurde ein vitaler verhältnismäßig isoliert stehender Altbaum (S-191) im Forstamt Neudorf (Westerzgebirge) mit reichlichem Blütenansatz ausgewählt. Als Pollenspender dienten 4 vitale Altbäume (S-211, S-216, S-217 und S-218) aus dem Forstamt Heinzebank (Mittleres Erzgebirge) sowie 2 Tannen aus dem Bayerischen Wald (BAY-A und BAY-B). Die Kreuzungen wurden als Einzelkombinationen einschließlich der erzwungenen Selbstung durchgeführt (Abb. 1). Ferner erfolgte ein Polycross-Versuch (Kombination S-191 x MIX) mit einem Gemisch aus Pollen der 4 sächsischen Tannen (S-211+S-216+S-217+S-218). Ein Teil der zur freien Abblüte vorgesehenen Makrostrobili wurden ebenfalls mit dem Pollengemisch bestäubt (Kombination: S-191 x FREI+MIX). Ein letzter Teil der weiblichen Blüten wurde zur freien Abblüte ohne Behandlung belassen (Kombination S-191 x FREI). Der Vollkornanteil wurde im Zusammenhang mit der Aufbereitung des Saatgutes für die genetischen Untersuchungen bestimmt.

## Genetische Untersuchungen

Um die Wirkung der kontrollierten Bestäubung auf die genetischen Strukturen des gewonnenen Saatgutes zu untersuchen,

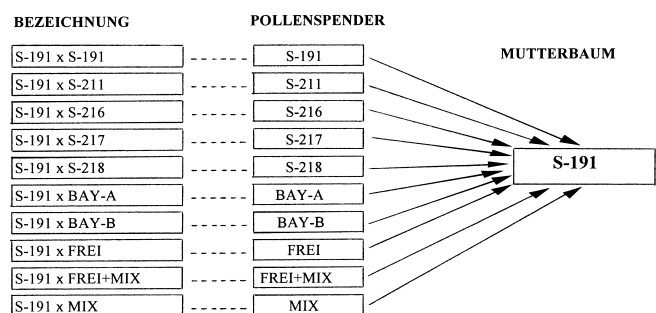


Abb. 1. – Kreuzungsschema des untersuchten Materials [Freies Abblühen (FREI); Pollengemisch (MIX)].

Crossing pattern of the analysed material [free pollinated (FREI); pollen mixture (MIX)].

wurde mittels Isoenzymanalysen der Genotyp der Kreuzungspartner bzw. ihrer Nachkommen ermittelt. Analysiert wurden 6 Enzymsysteme, die mindestens 10 Genorte kodieren (IDH-A, IDH-B, 6-PGDH-A, 6-PGDH-B, MDH-A, GOT-A, GOT-B, GOT-C, LAP-A, AAP-A). Die genetische Kontrolle dieser Genmarker wurde von KONNERT (1992) beschrieben. Zur Ermittlung des Genotyps des Mutterbaumes (S-191) wurden 15 Endospermen analysiert. Der Genotyp der Pollenspender und der Kreuzungsnachkommen wurde an Embryonalgewebe bestimmt. Die Analyse der Befruchtungsverhältnisse (Parentalanalyse) erfolgte für die Varianten S-191 x MIX; S-191 x FREI und S-191 x FREI+MIX. Die Vaterschaftsanteile an den Nachkommen wurden mit Hilfe von Allelen, die nur bei einem Elternteil vorkamen, bzw. über den Vergleich der Multilocus-Genotypen ermittelt. Mit Hilfe des  $\chi^2$ -Anpassungstests wurde die Allelverteilung der Nachkommen der einzelnen Kombinationen mit der erwarteten Verteilung einer MENDEL-Segregation verglichen. Die empirischen genetischen Strukturen bei den einzelnen Kombinationen wurde mittels G-Test auf Homogenität geprüft. Die Berechnung der genetischen Parameter erfolgte nach HATTEMER et al. (1993).

## Ergebnisse

Der *Vollkornanteil* variiert zwischen 13% bei der Kombination 191 x BAY-B und 51% bei der Kombination S-191 x S-211. Beim Saatgut der Polycross-Variante (S-191 x MIX) waren 50% der Körner voll, bei der erzwungenen Selbstung immerhin 20% (Tab. 1).

Tabelle 1. – Vollkornanteile des untersuchten Saatgutes.  
Proportion of filled seeds.

Mutterbaum	S-191 x ...								
Pollenspender	S-191	S-211	S-216	S-217	S-218	BAY-A	BAY-B	FREI	FREI+MIX
Vollkornanteil [%]	20	51	34	44	20	37	13	48	18
Probenumfang	100	100	50	50	100	100	100	137	300

## Test auf MENDELSche Spaltung

Zur Prüfung der Spaltung an den einzelnen Genorten wurden die ermittelten Allelhäufigkeiten mit den unter MENDELScher Spaltung zu erwartenden Häufigkeiten mittels  $\chi^2$ -Anpassungstests verglichen. Bei keiner der Einzelkombinationen und bei keinem untersuchten Genort wurden signifikante Unterschiede festgestellt.

## Genetische Strukturen und Kennzahlen der genetischen Variation

Während beim Mutterbaum (S-191) lediglich der Genort 6-PGDH-A heterozygot war, wiesen die Pollenspender 2 bis 5 heterozygote Genorte auf. Bei dem im Pollengemisch verwendeten Pollen war Baum S-211 als einziger am Genort 6-PGDH-B und Baum S-218 am Genort IDH-B polymorph (Tab. 2). Die Allelbesetzung widerspiegelt sich auch an der genetischen Variation ihrer Nachkommen (Tab. 3). Bei den Embryos aus der Kombination S-191 x MIX sind 60% der betrachteten Genorte polymorph und damit der Anzahl der Allele je Locus (A/L) am höchsten. Dieser relativ hohe Anteil polymorpher Genorte beeinflusst unmittelbar die maximale genotypische Vielfalt ( $G_p$ ). Können bei der freien Abblüte bzw. Selbstung lediglich 3 verschiedene Multilocus-Genotypen gebildet werden, so sind bei den Nachkommen aus S-191 x MIX 1458 Genotypen möglich. Die Werte für die gametische Multilocus-Diversität ( $V_{gam}$ ) bzw. für die Differenzierung ( $\delta_T$ ) betragen ein Vielfaches von denen der Selbstung.

Betrachtet man die Verteilung der Heterozygotie an den Nachkommen der Selbstung und an denen der Varianten, wo mehr als ein Pollenspender in Frage kommen, so stellt man

Tabelle 2. – Multilocus-Genotypen der Kreuzungspartner.  
Multilocus genotypes of the parent trees.

Kreuzungs- partner	Genort									
	IDH-A	IDH-B	6-PGDH-A	6-PGDH-B	MDH-A	GOT-A	GOT-B	GOT-C	LAP-A	AAP-A
S-191	22	33	12	11	11	22	11	22	11	22
S-211	23	33	12	12	11	22	11	13	11	12
S-216	22	33	11	11	11	22	11	13	11	12
S-217	23	33	12	11	11	22	11	22	11	22
S-218	23	23	12	11	11	22	11	12	11	22
BAY-A	12	22	11	11	11	22	11	22	11	12
BAY-B	22	23	11	11	12	22	11	11	11	22

Tabelle 3. – Kennzahlen der genetischen Variation der Nachkommen [Anteil polymorpher Genorte (P); Anzahl der Allele je Locus (A/L); maximale genotypische Vielfalt ( $G_p$ ); Genpool-Diversität ( $V_{pool}$ ); allelische Multilocus-Diversität ( $V_{gam}$ ) und Differenzierung ( $\delta_T$ )].

Parameters of the genetic variation of the offsprings [Proportion of polymorphic loci (P); Average number of alleles per locus (A/L); Potential genotypic multiplicity ( $G_p$ ); gene pool diversity ( $V_{pool}$ ); hypothetical gametic multilocus diversity ( $V_{gam}$ ) and intrapopulation differentiation ( $\delta_T$ )].

Kombination	P[%]	A/L	$G_p$	$V_{pool}$	$V_{gam}$	$\delta_T$	Stichprobe
S-191 x S-191	10	1,1	3	1,1	2,0	0,05	17
S-191 x S-211	50	1,6	486	1,3	25,1	0,24	20
S-191 x S-216	30	1,4	54	1,2	7,4	0,15	10
S-191 x S-217	20	1,2	9	1,1	2,8	0,08	15
S-191 x S-218	40	1,4	81	1,2	9,8	0,18	20
S-191 x BAY-A	40	1,4	81	1,2	6,8	0,15	33
S-191 x BAY-B	40	1,4	81	1,3	14,4	0,21	12
S-191 x FREI	10	1,1	3	1,1	1,9	0,05	60
S-191 x FREI+MIX	40	1,4	81	1,2	7,13	0,16	52
S-191 x MIX	60	1,7	1458	1,3	19,8	0,23	54

folgendes fest: Bei der Selbstung und beim freien Abblühen weisen 35% der Nachkommen an keinem und 65% an einem Genort Heterozygotie auf, gegenüber einer erwarteten Heterozygotenhäufigkeit aus der MENDEL-Segregation von jeweils 50%. Der Anteil der aus der Bestäubung mit dem Pollengemisch hervorgegangenen Embryonen mit mindestens 2 heterozygoten Genorten betrug hingegen 85% (Abb. 2), gegenüber einem erwarteten Anteil von 67%.

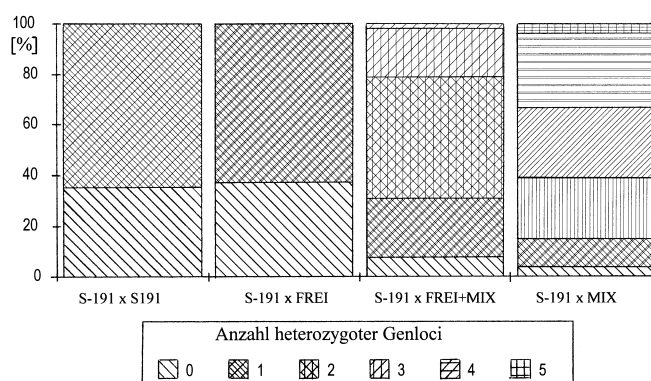


Abb. 2. – Verteilung der Heterozygotie bei den Nachkommen der Kombinationen mit mehr als einem potentiellen Pollenspender im Vergleich zur Selbstung.

Distribution of the individual heterozygosity in the offspring of the combinations with more than one potential male parent in comparison to selfing.

## Parentalanalyse beim freien Abblühen (S-191 x FREI)

Die Genotypen der Samen aus dem freien Abblühen zeigen Variation ausschließlich am Genort 6-PGDH-A und sind damit mit denen aus der erzwungenen Selbstung fast vollkommen identisch. Lediglich bei einem Embryo wurde ein anderer Pollenspender festgestellt, bei dem es sich für die untersuchten Genorte um den Pollenspender BAY-A handeln kann. Eine Kontamination mit Pollen von BAY-A während der Kreuzungsarbeiten kann nicht ausgeschlossen werden und daher wird dieser Nachkomme nicht weiter berücksichtigt. Der G-Test auf

Homogenität ergab keinen signifikanten Unterschied zwischen den allelischen Strukturen der Nachkommen aus der erzwungenen Selbstung (S-191 x S-191) und der freien Abblüte.

#### Parentalanalyse beim Polycross-Versuch (S-191 x MIX)

Aufgrund des hohen Anteils an monomorphen Genorten und des geringen Anteils von diskriminierenden Allelen war es nicht möglich, jeden einzelnen Embryo einem Pollenspender eindeutig zuzuordnen. Diese Embryonen wurden Gruppen von möglichen Pollenspendern zugeordnet. Auf eine zahlenmäßige Aufteilung dieser Embryonen auf die einzelnen Pollenspender wurde verzichtet.

Wegen des zu gleichen Teilen abgewogenen Pollengemisches war mit einem Vaterschaftsanteil von je 25% zu rechnen. Dominiert wird die Nachkommenschaft jedoch von den Pollenspendern S-211 und S-218. Von den untersuchten Embryonen waren 33% Träger des Allels IDH-B2. Diese stammen alle zwangsläufig vom Pollenspender S-218. Unter der Annahme regulärer Segregation und ohne den Einfluß von Selektion wäre daher ein Anteil von 66% bei diesem Pollenspender zu erwarten.

Bei 13 Embryos (24%) wurde das Allel 6-PGDH-B2 festgestellt, was auf S-211 als alleinigen Träger dieses Allels zurückzuführen ist (Abb. 3a). Analog zum vorherigen Genort wäre zu erwarten, daß der Pollenspender S-211 an 48% der Embryos beteiligt ist. Diesem Pollenspender konnte mit Hilfe der Multilocus-Genotypen 43% der untersuchten Embryos zugewiesen werden. Bei lediglich jeweils 11% bzw. 9% konnte nicht ausgeschlossen werden, daß diese von S-217 bzw. S-216 stammen.

#### Parentalanalyse bei der Kombination S-191 x FREI+MIX

An Hand des Vorhandenseins des Allels IDH-B2 wurden 17 Embryos (33%) dem Pollenspender S-218 zugeordnet (Abb. 3b). Im Gegensatz zur Kombination S-191 x MIX fehlt das Allel 6-PGDH-B2, als Indikator für den Pollenspender S-211 vollständig. Bei lediglich 15% der untersuchten Embryos dieser Kombination kann nicht ausgeschlossen werden, daß sie durch Selbstung entstanden sind. Bei keinem einzigen Embryo ist ausgeschlossen, daß er Nachkomme von S-218 ist.

#### Diskussion

Die Aussagekraft der vorliegenden Ergebnisse leidet möglicherweise unter dem verhältnismäßig kleinen Stichproben-

umfang. Dies ist besonders bei den Polycross-Versuchen nicht auszuschließen, da hier die Pollenbeiträge von mindestens 4 Pollenspendern abzuschätzen waren. Auch die Tatsache, daß die gelenkten Kreuzungen lediglich an einem Mutterbaum erfolgten, steht einer uneingeschränkten Verallgemeinerung der Ergebnisse entgegen. Im Mittelpunkt der Untersuchungen stand das Erkennen populationsgenetischer Zusammenhänge und deren Konsequenzen für weitere Züchtungsprogramme. Daher wird die Diskussion der vorläufigen Ergebnisse unter der Annahme durchgeführt, daß die untersuchte Stichprobe repräsentativ war.

Während der Anteil isolierter Blüten, die sich zu reifen Zapfen entwickelten, bei den einzelnen Kombinationen sehr stark variiert (Sächsische Landesanstalt für Forsten, 1995) schien die erzwungene Selbstung keinen Einfluß auf die Entwicklung reifer Zapfen ausgeübt zu haben. Im Gegensatz dazu steht der Vollkornanteil. Der Anteil voller Samen bei der Selbstung war, anders als bei MOULALIS (1986), im Durchschnitt niedriger als bei der erzwungenen Fremdbestäubung. Übereinstimmung mit den Ergebnissen von MOULALIS (1986) besteht jedoch in dem ebenfalls hohen Vollkornanteil beim freien Abblühen.

Der Prozentsatz der Vollkörner ist von großer Bedeutung für die Schätzung der Fertilität eines Baumes. Der Quotient aus dem Vollkornanteil nach Selbstung und dem Vollkornanteil nach Fremdbestäubung drückt nach MOULALIS (1986) die relative Selbstfertilität eines Baumes (R.Sf) aus. Betrachtet man den aus der Bestäubung mit dem Pollengemisch erzielten Vollkornanteil (0,50) im Verhältnis zur Selbstung (0,20) so errechnet sich ein R.Sf-Wert von 0,40. Das bedeutet, daß bei der Selbstung lediglich 40% der bei der Fremdbestäubung realisierten Vollkörner erreicht werden. Die festgestellte Selbstfertilität liegt damit wesentlich niedriger als von MOULALIS (1986) ebenfalls bei der Weißtanne (72%) bzw. von SORESENSEN et al. (1976) bei *Abies procera* (69%) gefunden wurde.

Bei der genetischen Analyse der Embryonen aus der freien Abblüte stellte sich heraus, daß sie ausschließlich durch Selbstung entstanden sind. Die erzielten Vollkornanteile bei der freien Abblüte sowie bei der erzwungenen Selbstung (48% bzw. 20%) machen die hohe Selbstfertilität der Tanne deutlich, die durchaus mit der Fremdung vergleichbar sein kann. Obwohl die Fremdbefruchtungsrate sowohl bei den einzelnen Mutterbäumen (SCHROEDER, 1989) als auch von Jahr zu Jahr

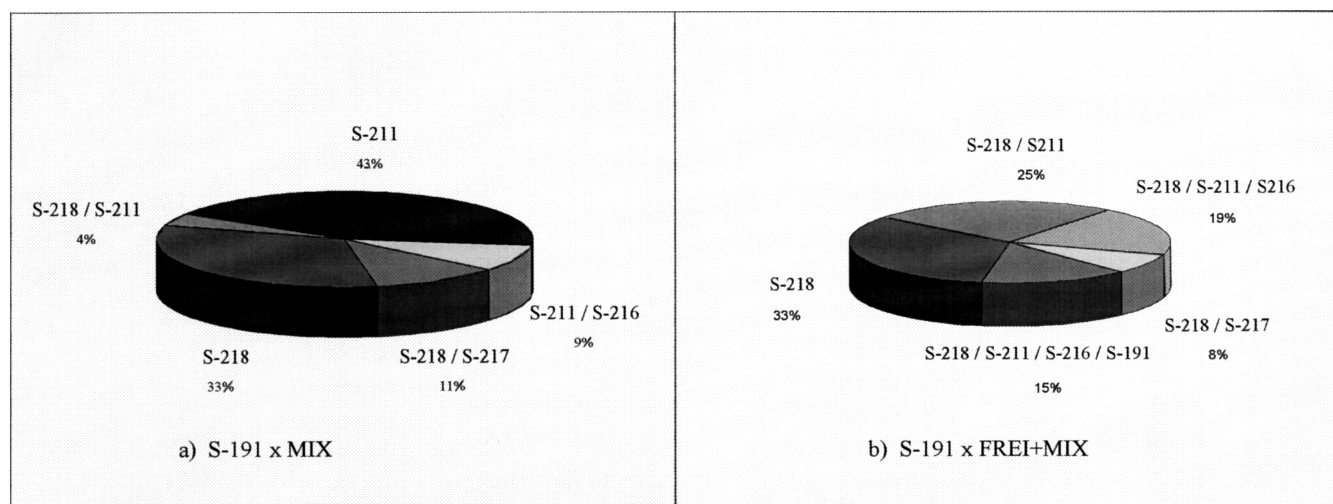


Abb. 3. – Vaterschaftsanteile der Pollenspender bei der Kombination (a) S-191 x MIX und bei der Kombination (b) S-191 x FREI + MIX. Proportion of seeds sired by each of the male parents in (a) S-191 x MIX and in (b) S-191 x FREI + MIX.

(BROWN et al., 1985) unterschiedlich sein kann, ist durch die gegebene Selbstfertilität der Tanne ein äußerst hoher Anteil von geselbstetem Saatgut bei der praxisüblichen Beerntung der Weißtanne in Sachsen zu vermuten. Um den Anteil von Saatgut aus Selbstungen zu minimieren wäre daher eine Beschränkung der Beerntung auf die größeren Vorkommen sinnvoll.

Die unterschiedlich großen Beiträge der einzelnen Pollenspenders können nicht ausschließlich durch den geringen Stichprobenumfang erklärt werden. Mindestens 80% der Embryos aus dem Polycross-Versuch stammen von S-211 bzw. S-218. Die Genotypen der restlichen Embryonen können ebenfalls von diesen beiden Pollenspendern gebildet werden. Eine genaue Zuordnung ist allerdings nicht möglich, da diese Genotypen auch von S-216 bzw. S-217 gebildet werden können. Der Anteil von Nachkommen der Pollenspenders S-216 und S-217 ist äußerst gering und nimmt insgesamt einen Wert zwischen 0% und maximal 20% ein. Die Ursachen für diesen niedrigen Anteil können vielfältig sein; z. B. Wechselwirkungen zwischen den weiblichen und männlichen Gameten wie Paarungspräferenzen bzw. Kombinationsbarrieren (SKRØPPA und LINDGREN, 1994). Aber auch Aspekte wie die Pollengröße (CARON und POWELL, 1995), Atmungsraten, relative Häufigkeit der einzelnen Pollen im Pollengemisch und Variation in der Fertilität bzw. Viabilität des Pollens können von Bedeutung sein. So betrug die Pollenkeimfähigkeit bei den weniger zur Geltung kommenden Pollenspendern 70% bzw. 80% gegenüber 90% bei S-211 und bei S-218 (Sächsische Landesanstalt für Forsten, 1995, unveröff.). KORMUTAK (1994) stellte ebenfalls eine positive Korrelation zwischen Pollenviabilität in vitro und ihrem Befruchtungserfolg im Pollengemisch fest. Schließlich kann nicht ausgeschlossen werden, daß der geringe Stichprobenumfang auch einen Einfluß auf die Ergebnisse hatte.

Während die Vollkornanteile bei den Einzelkombinationen S-191 x S-216 (34%) bzw. S-191 x S-217 (44%) auf einen hohen reproduktiven Erfolg hindeuten, ist der Anteil ihrer Nachkommen im Polycross-Versuch eher unbedeutend. Gruppiert man die Nachkommen des Pollenspenders S-211 mit den Nachkommen von S-218 einerseits und die Nachkommen von S-216 und S-217 andererseits, so ergibt ein  $\chi^2$ -Anpassungstest höchst signifikante Unterschiede (Irrtumswahrscheinlichkeit < 0,1%) zu ihren erwarteten Anteilen unter MENDEL-Segregation. Da bei den Nachkommen der Einzelkombination keine Hinweise auf Fertilitätsselektion bzw. Paarungspräferenzen vorlagen, ist dies ein Indiz auf Selektion zwischen den einzelnen Pollenspendern im Gemisch. Der Baum S-218, mit einem Vollkornanteil von 20% bei der Einzelkombination, dominiert bei den Vollkörnern der Variante S-191 x MIX. Daraus läßt sich konstatieren, daß Gameten, die in Einzelkombination einen niedrigen Zapfenerfolg und relativ niedrigen Vollkornanteil haben, im Pollengemisch durchaus Selektionsvorteile aufweisen können. Ähnliche Beobachtungen liegen für die Fichte von SKRØPPA und LINDGREN (1994) vor.

Als sehr interessant ist die Tatsache zu bewerten, daß der Heterozygotiegrad (40% bzw. 50%) bei den erfolgreichen Pollenspendern mehr als doppelt so hoch ist, wie bei den 2 kaum zur Geltung kommenden Pollenspendern mit je 2 heterozygoten Genorten. Ob jedoch ein signifikanter Zusammenhang zwischen dem individuellen Heterozygotiegrad und dem Reproduktionserfolg besteht, kann nicht ermittelt werden.

Die Zusatzbestäubung von frei abgeblühten Makrotröbilen wurde als Kompromiß zur Erzeugung genetisch wertvollen Kreuzungssaatgutes bei gleichzeitiger Einsparung von Kosten beim Isolieren der weiblichen Blütenstände betrachtet. Dabei sollte ein gewisser Anteil an Selbstbefruchtung in Kauf genom-

men werden. Die Schätzung des Anteils des tatsächlich durch Zusatzbestäubung entstandenen Saatgutes ist daher von besonderem Interesse. Während der Anteil des Allels IDH-B2 bei dieser Kombination genauso hoch wie bei S-191 x MIX war, fehlt das Allel 6-PGDH-B2, als Indikator für den Pollenspenders S-211 vollständig. Bei der Kombination S-191 x MIX war es an 24% der untersuchten Embryos vorhanden. Bei keinem einzigen Embryo der Kombination S-191 x FREI+MIX wurde ausgeschlossen, daß er Nachkomme von S-218 ist. Auch der G-Test zur Prüfung auf Homogenität der allelischen Strukturen der Kombinationen S-191 x S-218 und S-191 x FREI+MIX ergab weder an einzelnen Genloci noch im gesamten Genpool signifikante Unterschiede.

Von lediglich 15% der untersuchten Embryos aus Variante S-191 x FREI+MIX konnte nicht ausgeschlossen werden, daß sie durch Selbstung entstanden sind. Demzufolge waren mindestens 85% der Nachkommen durch Fremdung entstanden. Daraus läßt sich ableiten, daß die Zusatzbestäubung frei abblühender Makrotröbilen durchaus mit Erfolg eingesetzt werden kann.

Die erzielte höhere genetische Vielfalt beim Polycross-Versuch ist ein Hinweis auf die theoretisch höhere Anpassungsfähigkeit der Nachkommen. Das so erzeugte Saatgut erlaubt breitere Rekombinationsmöglichkeiten für die Folgegenerationen, und trägt auf diese Weise zu einem künstlichen Genfluß bei. Gelenkte Kreuzungen bieten daher ein durchaus lohnenswertes Verfahren zur Bereitstellung kleinerer Mengen genetisch wertvollen Saatgutes. Damit können neue Genotypen so häufig werden, daß sie dem Anpassungspotential der Restvorkommen zuzurechnen sind und dadurch zur Erhöhung der Anpassungsfähigkeit im Sinne von FINKELDEY (1993) einen Beitrag leisten. Die Saatguterzeugung mittels gelenkten Kreuzungen ist bekanntlich wesentlich kostspieliger als die traditionellen Ernteverfahren. Folglich erfordert ihre Anwendung nach Möglichkeiten zu suchen, die den Aufwand minimieren bzw. den Saatgutertrag erhöhen. Dazu können z.B. Düngungsmaßnahmen (BLEYMÜLLER, 1973; SCHNECK et al., 1994), waldbauliche Eingriffe (MOSANDL, 1991) aber auch neuere Bestäubungsverfahren (z. B. „liquid pollination“ nach SWEET et al., 1992, 1993) beitragen. Die erzielten Ergebnisse tragen zu einem besseren Verständnis möglicher Evolutions- bzw. der Reproduktionsprozesse der Weißtanne bei, und unterstreichen die Bedeutung populationsgenetischer Untersuchungen bei der Erzeugung von Saatgut.

## Danksagung

Die Isoenzymanalysen wurden im biochemischen Labor der Landesanstalt für Forsten Graupa durchgeführt. Für die Überlassung der Untersuchungen sowie für ihre wertvollen Hinweise und Kommentare möchte ich Frau U. TRÖBER, Herrn Dr. H. WOLF und Herrn Prof. Dr. habil. H. BRAUN danken.

## Literatur

- ARISTA, M. and TALAVERA, S.: Pollen Dispersal Capacity and Pollen Viability of *Abies pinsapo* BOISS. *Silv. Gen.* **43**: 155–158 (1994). — BERGMANN, F., LARSEN, J. B. and GREGORIUS, H.-R.: Genetische Variation in verschiedenen Arealen der Weißtanne (*Abies alba* MILL.). In: H.-H. HATTEMER (Ed.): Erhaltung forstlicher Genressourcen. Schriften aus der Forstl. Fakultät der Univ. Göttingen und der Niedersächsischen Forstl. Versuchsanstalt, Bd. **98**, 130–140 (1990). — BERGMANN, F. and SCHOLZ, F.: Selection Effects Of Air Pollution In Norway Spruce (*Picea abies*) Populations. In: SCHOLZ, F., GREGORIUS, H.-R. and RUDIN, D. (Eds.): Genetic Effects of Air Pollutants in Forest Tree Populations. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New-York, 143–160 (1989). — BLEYMÜLLER, H.: Blühstimulation. *Silv. Gen.* **22**: 45–50 (1973). — BRAUN, H.: Forstgenetik heute. *Der Wald Berlin* **42**: 208–210 (1992). — BROWN, A. H. D., BARRET, S. and MORAN, G. F.: Matting System Estimation in Forest Trees: Models, Methods and Meanings. *Lecture Notes in Biomathematics*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg. Vol. **60**: 32–49 (1985). —

CARON, G.-E. and POWELL, G. R.: Pollen Sizing in Jack Pine (*Pinus banksiana* LAMB.) with a Hemocytometer. *Silv. Gen.* **44**: 96–103 (1995). — CHOI, W.: Genetische Strukturen bei der Korea-Kiefer (*Pinus koraiensis* SIEB. et ZUCC.) und ihre Veränderung durch Züchtung. *Göttinger Forstgenetische Berichte*, Nr. 15. Lehrstuhl für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung, Göttingen. 125 S. (1993). — DEGEN, B. und SCHOLZ, F.: Wirkungen von Luftverunreinigungen auf Waldökosysteme – Ein systemanalytischer Ansatz aus der Sicht der ökologischen Genetik. In: KUTTLER, W. (Hrsg.): Immissionsökologische Forschung im Wandel der Zeit. *Essener Ökologische Schriften* **4**, 79–99 (1994). — FINKELDEY, R.: Die Bedeutung allelischer Profile für die Konservierung genetischer Ressourcen bei Waldbäumen. *Göttinger Forstgenetische Berichte*, Nr. 14. Lehrstuhl für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung, Göttingen. 176 S. (1993). — GREGORIUS, H.-R., ZIEHE, M. and ROSS, M. D.: Selection Caused By Self-Fertilization. I. Four Measures Of Self-Fertilization And Their Effects On Fitness. *Theor. Pop. Biol.* **31**: 91–115 (1987). — GREGUSS, L.: Das Züchtungsprogramm zur Erhöhung der Widerstandsfähigkeit der Tanne durch Hybridisation und seine Realisierung. 5. IUFRO-Tannensymposium, Zvolen. 168–177 (1988). — GUNIA, S. and SIMAK, M.: Effect of damaging resin viscidities in the seed coat on the germination of Silver Fir (*Abies alba* MILL.) seeds. *Proc. Internat. Symposium on Seed Physiology of Woody Plants, Kórnik*, 79–83 (1970). — HARTIG, M.: Zur Bedeutung der Weißtanne (*Abies alba* MILL.) in den sächsisch-thüringischen Mittelgebirgen. *Naturschutzarbeit in Sachsen* **28**: 33–42 (1986). — HATTEMER, H.-H. (Hrsg.): Erhaltung forstlicher Genressourcen. *Schriften aus der Forstl. Fakultät der Univ. Göttingen und der Niedersächsischen Forstl. Versuchsanstalt*, Bd. **98**, 180 S. (1990). — HATTEMER, H.-H., BERGMANN, F. und ZIEHE, M.: Einführung in die Genetik für Studierende der Forstwissenschaft. J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a/M. 492 S. (1993). — HENKEL, W.: Zum Ergebnis von Weißtannensaaten aus der Ernte 1992. *Mitt. der Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft. Thüringen-Forst*, Heft 6: 45–50 (1994). — KONNERT, M.: Genetische Untersuchungen in geschädigten Weißtannenbeständen (*Abies alba* MILL.) Südwestdeutschlands. *Mitt. d. Forstl. Ver. u. Forschungsanstalt Baden-Württemberg*, Freiburg, Heft 167, 119 S. (1992). — KORMUTAK, A., SALAJ, J. and VOKOVA, B.: Pollen Viability and Seed Set of Silver Fir (*Abies alba* MILL.) in Polluted Areas of Slovakia. *Silv. Gen.* **43**: 68–73 (1994). — KORPEL, S., PAULE, L. und LAFFERS, A.: Genetics And Breeding Of The Silver Fir (*Abies alba* MILL.). *Annales Forestales Anal. za Sumarstvo*, Zagreb **9**: 151–184 (1982). — KRIZO, M.: Pollination in Some Indigenous Conifers. *Slachtenie Lesnych Drevin v Meniacich sa Podmienkach Prostredia*. Zvolen, 109–111 (1994). — KRIZO, M., KORINEKOVA, R. and BIES, R.: Generative organs of the Silver Fir (*Abies alba* MILL.). 5. IUFRO-Tannensymposium, Zvolen, 201–210 (1988). — KRUSCHE, D. and GEBUREK, T.: Conservation Of Forest Gene Resources As Related To Sample Size. *Forest Ecology And Management*. Elsevier Science Publishers B. V., Amsterdam, 145–150 (1991). — LARSEN, J. B.: Das Tannensterben: Eine neue Hypothese zur Klärung des Hintergrundes dieser rätselhaften Komplexkrankheit der Weißtanne (*Abies alba* MILL.). *Forstwiss. Cbl.* **105**: 382–395 (1986). — LEONHARDT, U.: Zur Situation der Weißtanne (*Abies alba* MILL.) in Sachsen, Vorschläge für Maßnahmen der forstlichen Generhaltung. *Diplomarbeit*, Schwarzburg, 101 S. (1992). — LLAMAS-GOMEZ, L. und BRAUN, H.: Die Weißtanne in Sachsen unter besonderer Berücksichtigung ihrer genetischen Konstitution. *Genetik und Waldbau der Weißtanne. Schriftenreihe der Sächsischen Landesanstalt für Forsten*, Heft 5: 5–19 (1995). — MILLAR, C. I. and WESTFALL, R. D.: Allozyme Markers in Forest Genetic

Conservation. *New Forest* **6**: 347–371 (1992). — MOSANDL, R.: Das Konzept der Erhaltung forstlicher Genressourcen aus waldbaulicher Sicht. In: FRANKE, A.: *Waldbau – Forstpflanzenzüchtung – Forstgenetik – Forderungen und Angebote*. FVA Baden-Württemberg, Arbeitsbereich Forstpflanzenzüchtung, 53–63 (1991). — MOULALIS, D.: Selbstinkompatibilität und Inzucht bei der Weißtanne (*Abies alba* MILL.). *Forstwiss. Cbl.* **105**: 487–494 (1986). — MÜLLER-STARCK, G.: Survey of genetic variation as inferred from enzyme gene markers. In: MÜLLER-STARCK, G. and ZIEHE, M. (Eds.): *Genetic Variation In European Populations Of Forest Trees*. J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt/M., 20–30 (1991). — MÜLLER-STARCK, G., ZIEHE, M., BERGMANN, F., GREGORIUS, H.-R. and HATTEMER, H.-H.: Die Samenplantage als Instrument der Vermehrung von Waldbäumen. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **153**: 220–229 (1982). — PAUL, M.: Forstpflanzenzüchtung und naturnaher Waldbau. *Der Wald Berlin* **43**: 296–299 (1993). — ROHMEDEY, E.: Das Saatgut in der Forstwirtschaft. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. 273 S. (1972). — ROHMEDEY, E. und SCHÖNBORN, A.: Der Einfluß von Umwelt und Erbgut auf die Widerstandsfähigkeit der Waldbäume gegenüber Luftverunreinigungen durch Industrieabgase. *Forstwiss. Cbl.* **84**: 1–13 (1965). — Sächsische Landesanstalt für Forsten: *Jahresbericht 1994 der Sächsischen Landesanstalt für Forsten*, Graupa. 179 S. (1995). — Sächsische Landesanstalt für Forsten: *Jahresbericht 1995 der Sächsischen Landesanstalt für Forsten*, Graupa. 158 S. (1996). — SCHNECK, V., FIEDLER, H., BEHM, A., DIMPLMEIER, R., DIETRICH, H., EIFLER, I., MATSCHKE, J. and KLEINSCHMIT, J.: Versuche zur Blühstimulierung in Samenplantagen. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **166**: 48–60 (1994). — SCHOLZ, F. and BERGMANN, F.: Selection Pressure by Air Pollution as Studied by Isoenzyme-Genesystems in Norway Spruce Exposed to Sulphur Dioxide. *Silv. Gen.* **33**: 238–241 (1984). — SCHOLZ, F. und VENNE, H.: Experimentelle Untersuchungen über Immissionswirkungen auf Reproduktionsvorgänge bei Waldbäumen. *Abschlußbericht. F+E-Vorhaben „Waldschäden Luftverschmutzung“*, Nr. 10803046/25. Bundesforschungsanstalt für Forst- u. Holzwirtschaft, Hamburg. 76 S. (1992). — SCHROEDER, S.: Outcrossing Rates And Seed Characteristics In Damaged Natural Populations Of *Abies alba* MILL. *Silv. Gen.* **38**: 185–189 (1989). — SKRÖPPA, T. and LINDGREN, D.: Male fertility variation and non-random segregation in pollen mix crosses of *Picea abies*. *Forest Genetics* **1**: 13–22 (1994). — SORESENSEN, F. C., FRANKLIN, J. F. and WOOLLARD, R.: Self-Pollination Effects on Seed and Seedling Traits. *Forest Science* **22**: 155–159 (1976). — STIMM, B. und WOLF, H.: Was unternimmt die Forstpflanzenzüchtung gegen das drohende Aussterben der Weißtanne? *Forstwiss. Cbl.* **108**: 212–217 (1989). — SWEET, G. B., DICKSON, R. L., DONALDSON, B. D. and LITCHWARK, H.: Controlled Pollination without Isolation – a New Approach to the Management of Radiata Pine Seed Orchards. *Silv. Gen.* **41**: 95–98 (1992). — SWEET, G. B., DICKSON, R. L., BUDI SETIAWATI, Y. G. and SIREGAR, I. Z.: Liquid Pollination in *Pinus*. *Forest Genetic Resources Information*, No. 21: 2–5 (1993). — WOLF, H.: Untersuchungen zur genetischen Variation des Monoterpenmusters im Nadelharz der Weißtanne (*Abies alba* MILL.). *Schriftenr. d. Forstw. Fak. der Univ. München u. d. Bayer. Forstl. Vers. u. Forschungsanstalt*, Heft 116, 201 S. (1992). — YAZDANI, R. and LINDGREN, D.: The Impact of Self-Pollination on Production of Sound Selfed Seeds. In: FINESCHI, S., MALVOLTI, M. E., CANNATA, F. and HATTEMER, H.-H. (Eds.): *Biochemical markers in the population genetics of forest trees*. 143–147 (1991). — ZIEHE, M. and GREGORIUS, H.-R.: Selection Caused By Self-Fertilization. *J. Evol. Biol.* **1**: 233–253 (1988). — ZIEHE, M. and HATTEMER, H.-H.: Genetische Variation und Züchtung von Waldbäumen. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **159**: 88–92 (1989).