

Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 120 (1969)

Heft: 12

Artikel: Über einige Aspekte der Variation und Auslesezüchtung bei Waldbäumen

Autor: Marcet, E.

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-767758>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 17.03.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Über einige Aspekte der Variation und Auslesezüchtung bei Waldbäumen¹

Von *E. Marcet*

Oxf. 165.4:174

(Aus dem Institut für Waldbau der ETH, Zürich)

Die Erscheinungsform der Bäume kann durch Manipulation sowohl der Umwelt als auch des Erbgutes in gewissem Umfang beeinflußt werden. Mit der zweckmäßigen Gestaltung der (äußeren und inneren) Umwelt befaßt sich der Waldbau, mit der Manipulation des Erbgutes im weiteren Sinne die Züchtung.

Voraussetzung für jede züchterische Tätigkeit ist die natürliche, genetisch bedingte Variation, wie sie auf den verschiedenen biologisch-systematischen Stufen (Individuum, Rasse, Art, Gattung usw.) vorliegt. Im folgenden sollen kurz einige neuere Erkenntnisse und aktuelle Probleme im Zusammenhang mit der züchterischen Auslese aus verschiedenen Variationsstufen aufgezeigt werden.

Eine gewisse «vorzüchterische» Auslese aus der genetischen Variation der *Art*-Stufe trifft der Waldbauer insofern bereits bei der Baumartenwahl, als er sich dabei für ein Erbgut entscheidet, das ihm auf dem gegebenen Standort die erwünschten Baumeigenschaften am ehesten verspricht. Aus der interspezifischen Variation zwischen den Arten unserer Baumgattungen ergeben sich dabei im allgemeinen kaum größere praktische Schwierigkeiten. Immerhin können die Artgrenzen etwa durch hybridogene Zwischenformen verwischt sein, wie zum Beispiel zwischen Aspen und Weißpappeln oder zwischen Waldföhren und Bergföhren, welche durch fertile Hybridschwärme fast lückenlos miteinander verbunden sein können, so daß oft nicht zu sagen ist, wo die eine Art aufhört und die andere beginnt. Wesentlich kritischere Arten kommen indessen in anderen Gebieten vor, wie etwa in Mexiko, Zentralamerika und Südostasien, wo zum Beispiel manche Föhrenarten mit Hilfe der herkömmlichen, beschreibenden Taxonomie überhaupt nicht auseinandergehalten werden können und auf welche das klassische Art-Konzept nicht mehr anwendbar ist. In solchen Fällen führen nur experimentelle taxonomische Methoden weiter. Hier wird besonders deutlich, daß die durch Abstraktion gewonnene Kategorie der Spezies nichts Statistisches und Un-

¹ Vortrag an der Abteilung für Forstwirtschaft der ETH anlässlich des Jubiläums ehemaliger Polytechniker.

veränderliches beinhaltet, sondern gewissermaßen nur eine Momentaufnahme aus dem Evolutionsstrom darstellen kann.

Von großer praktischer Bedeutung ist die züchterische Auslese auf der nächsttieferen Stufe der Variation, also derjenigen der *Rasse* oder *Subpopulation*. Seit dem Beginn der klassischen Provenienzversuche im letzten Jahrhundert sind unsere Kenntnisse über die Differenzierung einer Baumart in Rassen beträchtlich erweitert worden. Als wesentliche Ursachen dieses Differenzierungsprozesses sind die folgenden Evolutionsfaktoren bekannt:

- *Mutation*: Durch spontane Entstehung von Gen-Allelen wird ein neues genetisches Material geschaffen.
- *Neukombination*: Bei der Kreuzung werden verschiedene Eigenschaften neu kombiniert.
- «*Crossing over*»: Während der Reifeteilung erfolgt ein Chromosomenumbau und damit ein Gen-Austausch zwischen homologen Chromosomen.
- *Isolation*: Durch Absonderung wird die zufällsmäßige Paarung und die Populationsgröße eingeschränkt.
- *Migration*: Zwischen benachbarten Populationen werden Gene ausgetauscht.
- *Selektion*: Durch die natürliche Auslese wird die Häufigkeit bestimmter Genotypen verändert.

Im Zusammenhang mit Variation und Auslese interessiert uns von diesen sechs Evolutionsfaktoren hier namentlich der Selektionsprozeß: Aus der Variation innerhalb der Art werden dabei durch das jeweilige Milieu die nicht geeigneten Erbtypen herausgefiltert, so daß nur der zur Anpassung (Adaption) befähigte Teil der Artpopulation übrigbleibt. Vorausgesetzt, daß überhaupt Erbtypen mit positivem Selektionswert vorhanden sind, wirkt Selektion also immer adaptiv. Im Unterschied zur ökologischen Adaption eines Individuums (das sich im Verlaufe seines Lebens bestimmten Wuchsbedingungen anpassen kann), betrifft die genetische Adaption also immer ein Kollektiv (Population). Ein Individuum, das eine Selektion übersteht, ist genetisch nach wie vor dasselbe. Dagegen ist eine Population nach erfolgter Selektion genetisch nicht mehr dieselbe, da die Häufigkeit, mit der bestimmte Genotypen in ihr vorkommen, verändert worden ist. Die Populationsglieder sind nun aber keineswegs genetisch uniform. Gemeinsam ist ihnen nur die adaptive Eignung für das gegebene Milieu, während sie sich in selektionsneutralen Eigenschaften durchaus unterscheiden können. Da es sich zudem bei den Adaptionsmerkmalen vorwiegend um physiologische Eigenschaften handelt, sind die morphologischen und habituellen Unterschiede zwischen Baumrassen meist nicht besonders auffällig.

Einerseits bewirkt die Selektion also eine Anhäufung von Erbelementen, die ihre Träger unter den gegebenen Bedingungen begünstigen, andererseits

tritt aber auch eine Genverarmung und damit ein Verlust an Plastizität ein. Je extremer die Standortbedingungen sind, um so radikaler erfolgt die Selektion, so daß hochspezialisierte Rassen entstehen können. Da die Selektion jedoch rein opportunistisch verläuft, also nicht vorausplant, sondern nur auf die augenblickliche Situation gerichtet ist, ergeben sich unter Umständen auch Sackgassen. Bei Änderung des Milieus, zum Beispiel bei Weiterwanderung, fehlt dann die erforderliche Variabilität. Ein bekanntes Beispiel für diese Situation stellen die Fichten in Südschweden dar, welche für die nacheiszeitliche Rückwanderung die «Nordroute» über Finnland, Nord- und Mittelschweden benützen mußten, wo sie jedoch einer so scharfen Selektion ausgesetzt waren, daß ihnen schließlich für die Adaption in Südschweden nur noch beschränkte Möglichkeiten zur Verfügung standen. Aus deutschen Mittellagen eingeführte «Kontinent-Fichten» weisen hier denn auch eine beträchtliche Massen- und vor allem Wertüberlegenheit (60%) auf. Dieses Beispiel ruft uns in Erinnerung, daß sich die Waldbäume bei uns ja nicht ungestört an Ort und Stelle aus der tertiären Flora entwickeln konnten, sondern postglazial einwanderten. Bei einer Wanderung spielen jedoch so viele äußere Umstände («Zufälle») eine Rolle, daß immer damit gerechnet werden muß, daß die Adaption einer lokalen Population mangels geeigneter Erbtypen nicht optimal ist und eine fremde Population hier unter Umständen ein höheres Adaptionsniveau erreichen und mehr leisten könnte.

Entscheidend für die Veränderung der innerartlichen Variation durch Selektion ist nicht nur die Stärke der selektionswirksamen Umweltfaktoren, sondern auch deren Variationsmuster, welches seinerseits das Muster der genetischen, innerartlichen Variation prägt. Am Beispiel des Klimas als dem wohl wichtigsten Umweltfaktor kommt dieser Sachverhalt deutlich zum Ausdruck: Da die verschiedenen Klimakomponenten wie Durchschnittstemperatur, Tageslänge usw. kontinuierlich ändern, müssen auch diejenigen Eigenschaften einer Population, welche dadurch einer Selektion unterworfen werden, entsprechend kontinuierlich variieren, also in Form eines Gradienten. Eine solche graduelle Merkmalsprogression wird nach Julian Huxley seit 1938 als «cline» (deutsch: Klin) bezeichnet. Gut 30 Jahre vorher hat jedoch bereits Engler das Vorhandensein klimatisch-klinaler Variationen bei Baumarten nachgewiesen. Klinal variiert zum Beispiel der Phototropismus der Föhre in Mitteleuropa, indem er von Ost nach West zunimmt (bei gleichzeitiger Zunahme der Grobastigkeit und Krummwüchsigkeit) oder die Winterfrostresistenz der Föhre in Schweden, welche (mit dem Trockensubstanzgehalt der Nadeln) von Süden nach Norden zunimmt. Erschwerend für den Nachweis klinaler Variation wirkt sich unter Umständen die Überschneidung verschiedener, am selben physiologischen Merkmal angreifender Kline aus.

Nun ist aber nicht jede adaptive Variation kontinuierlich, denn wo edaphische oder biotische Milieukomponenten abrupt ändern, wo also etwa

standörtliche Grenzwerte (zum Beispiel der Tageslänge) erreicht werden, muß auch ein entsprechend diskontinuierlich variierendes Muster bei den Rassen selber entstehen. Im Unterschied zu kliner handelt es sich hier also um ökotypische Variation. In diesen Zusammenhang gehört auch die ökologische Korrelation zwischen Bodeneigenschaften und adaptiv entstandenen physiologischen Populationseigenschaften. Diese sogenannten Bodenrassen spielen zum Beispiel in der Landwirtschaft bei verschiedenen annuellen und perennierenden Pflanzen (Kartoffel, Gerste, Erdbeere, Tabak, Rebe) eine bedeutende Rolle. Bei Waldbäumen konnte dagegen die Existenz von Bodenrassen (zum Beispiel Kalk- und Wassereschen) bisher nie einwandfrei erwiesen werden. Sicher gibt es jedoch auch bei Bäumen Bodenrassen, nur ist es schwierig, die einzelnen Einflüsse getrennt zu analysieren. Zudem muß damit gerechnet werden, daß die untersuchten Eigenschaften «umsetzen». — Ganz andere Verhältnisse liegen dagegen bei unterschiedlicher Reaktion verschiedener Pappelklone auf bestimmte Bodeneigenschaften vor. Da der Klon genetisch keine Population, sondern ein Kollektiv erblich identischer Kopien eines einzigen Individuums darstellt, entspricht ein Unterschied zwischen Klonen effektiv nur einem solchen zwischen Individuen.

Außer der adaptiven Variation, deren beide Formen (klinal und ökotypisch) übrigens in der gleichen Population, wenn auch an verschiedenen Merkmalen wirksam sein können, gibt es schließlich auch noch Fälle von nicht durch Anpassung entstandener Variation, wenn nämlich die Genhäufigkeit innerhalb der Art rein zufällig verändert wird. Nicht adaptive Variation kann etwa entstehen, wenn benachbarte Gebiete zu verschiedenen Zeiten oder aus unterschiedlichen Einwanderungsrichtungen (zum Beispiel aus verschiedenen Refugien) von verschiedenen Populationen besiedelt werden. Die unterschiedlichen Genhäufigkeiten dieser benachbarten Populationen sind in diesem Fall also nicht durch Anpassung an das Milieu entstanden.

Die von der Baumrassenforschung ermittelten Grundlagen können wesentlich beitragen, die natürliche Variation innerhalb der Art durch zweckmäßige Auslese im Hinblick auf Produktionssteigerung oder Stabilität sinnvoll auszunützen. Bei jeder künstlichen Auslese ist aber zu bedenken, daß sich unsere Kriterien dabei stets nur auf einige wenige Merkmale beschränken. Beim natürlichen Ausleseprozeß ist die «Eignung» hingegen etwas sehr Komplexes und umfaßt eine ganze Anzahl verschiedener Merkmale und Merkmalskombinationen.

Wertvolle Zuchtmöglichkeiten bietet schließlich auch die Auslese aus der Variation auf der Stufe des *Individuums*. Die große individuelle Variation bei unseren Waldbäumen geht hauptsächlich darauf zurück, daß es sich in der Regel um Fremdbefruchter handelt, deren Nachkommen hochgradig erbungleich ausfallen. Da der Erbanlagebestand der Bäume Tausende von Genen umfassen dürfte, ergeben sich durch die freie Neukombination bei der Befruchtung unzählige Möglichkeiten.

Der praktische Züchterfolg einer Auslese nach dem Phänotyp (Plusbaumauslese), wie sie etwa im Hinblick auf die Samengewinnung durchgeführt wird, hängt nun entscheidend von der Eigenschaft ab, welche der Auslese zugrunde gelegt wird. Relativ sicher sind dabei manche wertbestimmende, morphologische Eigenschaften anzusprechen, wie Stamm- und Kronenform, Astdicke und -länge, Zwieselwuchs, Drehwuchs usw. Eine summarische Plusbaumauslese kann hier durchaus zu einem züchterischen Fortschritt in der nächsten Generation führen, wenn auch die betreffende Eigenschaft bei den Nachkommen infolge der Fremdbestäubung nicht mehr so ausgeprägt in Erscheinung tritt wie beim Mutterbaum. Ferner kommt hinzu, daß verschiedene forstlich wichtige Eigenschaften quantitativen Charakters nicht lehrbuchmäßig «mendeln», da sie durch mehrere Gene gesteuert werden. Die Nachkommen zeigen dann keine ausgesprochen diskontinuierliche Variation in Form einer Mendelspaltung, sondern eine mehr kontinuierliche Merkmalsprägung mit fließenden Übergängen.

Viel schwieriger als eine Ansprache von Formeigenschaften ist dagegen, aus der vorliegenden Wuchsleistung der Bäume im Bestand direkt, das heißt ohne Nachkommenschaftsprüfung, auf die Wuchsveranlagung zu schließen, weil gerade die Wuchsleistung außerordentlich stark von zufallsmäßigen Umweltskonstellationen abhängt. Alle diesbezüglichen Untersuchungen von Fabricius, Kiellander, Lücke, Münch, Rohmeder und anderen ergaben denn auch, daß eine summarische Plusbaumauslese der massenreichsten und höchsten Bäume nicht zu einer Steigerung in der nächsten Generation führt, und daß eine Auslese nach Wuchsleistung nur sinnvoll ist, wenn eine Nachkommenschaftsprüfung eingeschaltet wird. So ergaben zum Beispiel die Nachkommen gleichaltriger Fichten aus den drei oberen Kraftschen Baumklassen für alle Klassen die gleichen Mittelwerte, und zwar auch noch nach 20 Jahren. Dabei müßte, wie Untersuchungen über die Bestäubungswahrscheinlichkeit zwischen den verschiedenen Baumklassen zeigten, die Wuchsüberlegenheit der Klasse I unbedingt auch in ihren Nachkommen zum Ausdruck kommen, wenn sie tatsächlich genetisch bedingt wäre.

Dieser wichtige Sachverhalt muß konsequenterweise auch bei der waldbaulichen Auslese in Betracht gezogen werden: Die Plenterung und Ausleседurchforstung kann demnach keine Maßnahme zur Vergrößerung der Massenleistung auf genetischer Grundlage darstellen, wohl aber zur Verbesserung von Form- und Werteigenschaften. Aus dieser Erkenntnis heraus richtet sich denn auch die waldbauliche Auslese nach morphologischen Merkmalen. Problematisch muß der züchterische Effekt einer Auslese nach Wüchsigkeit ebenso in früheren Stadien, insbesondere eines natürlich entstandenen, aus ungleichmäßig und ungleichzeitig aufgekommenem Jungwuchs hervorgegangenen Waldes sein. Infolge der unterschiedlichen Standortverhältnisse und der mit der Bestandesdichte ständig wechselnden Konkurrenzverhältnisse werden sich hier kaum nur die anlagemäßig besonders

wüchsigen Individuen durchsetzen. Hat eine durch Zufall begünstigte Pflanze einmal einen Vorsprung errungen, unterdrückt sie unter Umständen während Jahrzehnten ihre Nachbarn, selbst wenn diese bessere Anlagen besitzen.

Wesentlich günstigere Voraussetzungen für einen züchterischen Ausleseeffekt bestehen jedoch in Kulturen, wo die Pflanzen rascher, unter gleichmäßigeren Klimabedingungen und in regelmäßigeren Abständen aufwachsen als in Naturverjüngungen, so daß hier sicher in manchen Fällen phänotypische Wuchsunterschiede nicht nur zufallsmäßig, sondern auch genetisch bedingt sein dürften.

Bei der Beurteilung individueller Wuchsunterschiede ist schließlich noch zu berücksichtigen, daß der Wachstumsgang «umsetzen» kann. Bei jugendwüchsigen Individuen in Pflanzgärten oder Kulturen wissen wir daher zunächst nicht, ob es sich dabei um Frühkulminierer handelt oder ob ihre Wüchsigkeit während längerer Zeit anhalten wird. Besonders interessant sind in diesem Zusammenhang zum Beispiel Schröcks Stammanalysen bei Föhren, aus welchen hervorgeht, daß viele im Alter herrschende Bäume in ihrer Jugend langsamwüchsig gewesen sein müssen. Mit andern Worten würden also in der Jugend oft ausgerechnet diejenigen Bestockungsglieder eliminiert bzw. in eine zukunftslose soziologische Stellung abgedrängt, welche später eine nachhaltige Ertragsleistung des Bestandes gewährleisten könnten. Dieses Problem stellt sich also besonders in ungepflegten Jungwüchsen und Dickungen und weist damit ausdrücklich auf die Notwendigkeit früher waldbaulicher Ausleseeingriffe.