

KATHRIN BENDIXEN

Zum Reproduktionssystem des Feldahorns (*Acer campestre* L.)

- Blühphänologie und genetische Untersuchungen -

Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung
der Universität Göttingen

Zum Reproduktionssystem des Feldahorns (*Acer campestre* L.)

- Blühphänologie und genetische Untersuchungen -

DISSERTATION

zur Erlangung des Doktorgrades
der Fakultät für Forstwissenschaft und Waldökologie
der Georg-August-Universität Göttingen

vorgelegt von

KATHRIN BENDIXEN

geboren in Hamburg

Göttingen 2001

D 7

1. Gutachter: Prof. Dr. H. H. HATTEMER
2. Gutachter: Prof. Dr. F. GRUBER

Tag der mündlichen Prüfung: 24. August 2001

Diese Arbeit wurde durch die Niedersächsische Staats- und Universitätsbibliothek, Platz der Göttinger Sieben, 37073 Göttingen, unter folgender Internet-Adresse veröffentlicht:

<http://webdoc.sub.gwdg.de/diss/2001/bendixen/index.html>

Danksagung

Die vorliegende Arbeit entstand am Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Universität Göttingen unter der Anleitung von Prof. Dr. H. H. Hattemer. Ihm gebührt mein besonderer Dank nicht nur für die Überlassung und die sehr gute Betreuung des Themas, sondern auch für seinen sportlichen Einsatz und seine Aufmerksamkeit seiner Umwelt gegenüber, wodurch er bei seinen Radtouren auf einen der beiden hier untersuchten Feldahorn-Bestände aufmerksam wurde.

Bei den Mitarbeitern und Mitarbeiterinnen des Instituts möchte ich mich für die gute Zusammenarbeit und die gute Arbeitsatmosphäre bedanken, die zum Gelingen dieser Arbeit ganz erheblich beigetragen hat. Prof. Dr. H.-R. Gregorius verdanke ich viele Anregungen zu inhaltlichen Fragen und Dr. E. Gillet die stets bereitwillige Beantwortung meiner Fragen in mathematischen Dingen. Wenn immer mein Computer anders wollte als ich, war Priv. Doz. Dr. Martin Ziehe zu Rettungsaktionen bereit. Bei Dr. Ludger Leinemann möchte ich mich für die sehr gute Zusammenarbeit in gemeinsamen Projekten, die Beratung in Angelegenheiten des Labors und den Spaß bei der Arbeit bedanken. An Martin Fromm und Dr. Barbara Vornam konnte ich mich stets mit meinen Fragen zu Labor- und Computerproblemen wenden. Bei meinem Laborkollegen Thomas Seliger möchte ich mich für seine Hilfe bei verschiedenen Beerntungsaktionen und bei August Capelle für seine Hilfe bei Kartierungsarbeiten bedanken. Kein Arbeitstag konnte richtig beginnen, ohne zunächst bei Herrn Krakuhn vorbeigeschaut zu haben. All diesen und den vielen hier namentlich nicht erwähnten Kollegen sei an dieser Stelle nochmals herzlichst gedankt.

Tom Ledig, Senior Scientist am Institute of Forest Genetics in Placerville, Californien, verdanke ich die ersten Berührungspunkte mit der Forstgenetik und die Herstellung des ersten Kontaktes zum hiesigen Institut.

Ganz besonders möchte ich mich bei meiner Familie und allen Freunden und Bekannten für ihre Unterstützung und Freundschaft bedanken. Diejenigen unter diesen, die mich während der Zeit des Entstehens dieser Arbeit an das Tauchen herangeführt und mit mir die Faszination verschiedenster Unterwasserwelten geteilt haben, ermöglichten mir das Abtauchen aus dem Alltag und damit das oftmals benötigte gedankliche Pausieren von der Arbeit. Danke!

1 Einführung	1
1.1 Motivation und Fragestellung	1
1.2 Der Feldahorn (<i>Acer campestre</i> L.)	1
1.3 Stand der Forschung	3
2 Versuchsbestände	6
2.1 Bestand „Forstbotanischer Garten“	6
2.2 Bestand „Gartetal“	7
3 Genetische Inventuren an Enzymgenloci	8
3.1 Vererbungsanalyse von Enzymsystemen	8
3.1.1 Vererbungsanalyse von Enzymsystemen bei Angiospermen	9
3.1.2 Vererbungsanalyse von Enzymsystemen bei <i>A. campestre</i>	9
3.1.2.1 Material	10
3.1.2.2 Ergebnisse der Vererbungsanalyse und Beschreibung der Enzymsysteme	11
3.1.3 Zusammenfassung	16
3.1.4 Diskussion	17
3.2 Genetische Strukturen der Versuchsbestände	19
3.2.1 Charakterisierung der genetischen Strukturen der Bestände	19
3.2.1.1 Material und Methode	19
3.2.1.2 Ergebnisse	20
3.2.2 Vergleich der genetischen Strukturen von Nachkommen in zwei Vegetationsperioden	23
3.2.2.1 Material und Methode	23
3.2.2.2 Ergebnisse	24
3.2.3 Zusammenfassung	28
3.2.4 Diskussion	28

4 Untersuchungen zum Reproduktionssystem	30
4.1 Morphologie der Blüten und Blühverlauf	30
4.1.1 Morphologie der Blüten und Blütenstände und Blühverlauf innerhalb von Blütenständen	31
4.1.1.1 Morphologie der Blüten.....	31
4.1.1.2 Aufbau der Blütenstände und Blühverlauf innerhalb von Blütenständen	32
4.1.2 Blühverlauf in einem Feldahorn-Bestand in zwei Vegetationsperioden	34
4.1.2.1 Material und Methode	34
4.1.2.2 Blühverlauf im Frühjahr 1999.....	34
4.1.2.3 Blühverlauf im Frühjahr 2000.....	36
4.1.2.4 Vergleich der Blühperioden 1999 und 2000	37
4.1.3 Beobachtungen zur Sexualfunktion von Individuen und ihrer Effektivität auf Bestandesebene	37
4.1.3.1 Methode	38
4.1.3.2 Intensität individueller männlicher und weiblicher Blühphasen	38
4.1.3.3 Blühintensität und Effektivität auf der Ebene des Bestandes.....	39
4.1.4 Zusammenfassung	41
4.1.5 Diskussion	41
4.2 Pollenübertragung	45
4.2.1 Pollenvektoren, Selbstbestäubung und Apomixis	45
4.2.1.1 Material und Methode	46
4.2.1.2 Ergebnisse	48
4.2.2 Zusammenfassung	51
4.2.3 Diskussion	51

4.3 Genfluß durch Pollen innerhalb von Beständen	53
4.3.1 Transportweiten effektiven Pollens	54
4.3.1.1 Vaterschaftsanalyse.....	55
4.3.1.1.1 Material und Methode.....	55
4.3.1.1.2 Ergebnisse.....	56
4.3.1.2 Vergleich identifizierter Polleneltern in zwei Vegetationsperioden	57
4.3.1.2.1 Material und Methoden.....	58
4.3.1.2.2 Ergebnisse.....	58
4.3.1.3 Verbreitung seltener Allele in Nachkommenschaften und Pollenwolken	61
4.3.1.3.1 Material und Methode.....	61
4.3.1.3.2 Ergebnisse.....	62
4.3.1.4 Auswirkungen eingeschränkter Pollentransportweiten auf abgeleitete genetische Parameter.....	66
4.3.2 Genetische Strukturen von Samen in verschiedenen Kronenbereichen	67
4.3.2.1 Material und Methode	67
4.3.2.2 Ergebnisse	68
4.3.3 Zusammenfassung	69
4.3.4 Diskussion	70
4.4 Charakterisierung des Paarungssystems	76
4.4.1 Schätzung individueller Selbstbefruchtungsraten	76
4.4.1.1 Multilocus-Ausschlußverfahren.....	77
4.4.1.1.1 Methode.....	77
4.4.1.1.2 Ergebnisse.....	78
4.4.1.2 Verfahren nach RITLAND und JAIN.....	79
4.4.1.2.1 Methode.....	79
4.4.1.2.2 Ergebnisse.....	79

4.4.1.3 Verfahren auf der Basis einmaliger oder seltener Allele	81
4.4.1.3.1 Methode	81
4.4.1.3.2 Ergebnisse	81
4.4.1.4 Pollenwolken-Methode.....	82
4.4.1.4.1 Theoretische Darstellung der Pollenwolken-Methode.....	83
4.4.1.4.2 Schätzung maximaler individueller Selbstbefruchtungsraten und maximaler Pollenbeiträge potentieller Polleneltern	87
4.4.1.5 Vergleich der Methoden zur Schätzung individueller Selbstbefruchtungsraten	89
4.4.2 Selbstbefruchtungsraten und Hohlkornanteile	92
4.4.3 Nachweis bevorzugter Paarung	94
4.4.3.1 Strukturen individueller effektiver Pollenwolken	94
4.4.3.1.1 Methode	95
4.4.3.1.2 Ergebnisse	95
4.4.3.2 Individuelles Blühverhalten und Paarungserfolg	100
4.4.4 Einfluß von Blühverhalten und Abstand zwischen Paarungspartnern auf den Paarungserfolg.....	101
4.4.4.1 Material und Methode	101
4.4.4.2 Ergebnisse	102
4.4.5 Methoden zur Beschreibung von Determinanten des Paarungssystems	105
4.4.5.1 Minimale Anzahl zu einer Pollenwolke beitragender Polleneltern.....	105
4.4.5.1.1 Methode.....	106
4.4.5.1.2 Ergebnisse.....	109
4.4.5.2 Genpool-Abstand zwischen beobachteten und konstruierten effektiven Pollenwolkenstrukturen	112
4.4.5.2.1 Methode.....	112
4.4.5.2.2 Ergebnisse.....	113

4.4.6 Zusammenfassung	116
4.4.7 Diskussion	117
5 Schlußfolgerungen für die Praxis der Samenernte.....	127
Zusammenfassung	130
Summary	133
Literaturverzeichnis.....	136
Anhang	143
Anhang I: Ergebnisse der Vererbungsanalyse von Enzymsystemen	143
Anhang II: Maximale Beiträge von Polleneltern zur Pollenwolke verschiedener Sameneltern im Bestand „Forstbotanischer Garten“ (Kurvenverläufe) ..	149
Anhang III: Labormethoden	151

1 Einführung

1.1 Motivation und Fragestellung

Während insbesondere für die wichtigsten Waldbaumarten grundlegende Untersuchungen zur genetischen Struktur von Populationen vorliegen, sind solche Arbeiten über forstwirtschaftlich weniger bedeutende Arten die Ausnahme und für den Feldahorn (*Acer campestre*) bislang nicht durchgeführt worden. Der Feldahorn ist eine charakteristische Pflanze von Waldrändern und Feldgehölzgesellschaften und ist im Garten- und Landschaftsbau auch wirtschaftlich von Bedeutung. Obwohl die Vermehrung in der Praxis ausschließlich über Samen vorgenommen wird, ist über die Auswirkungen von Ernteverfahren auf die genetische Struktur des Saatguts bis heute nichts bekannt. Vor diesem Hintergrund kommt der Erforschung des Reproduktionssystems eine entscheidende Rolle zu. Da die Populationen des Feldahorns i.d.R. aus vergleichsweise wenigen Individuen bestehen und sich das Habitat oft linear entlang von Hecken oder Waldrändern erstreckt, ist diese Art ein hervorragend geeignetes Studienobjekt für Untersuchungen zum Genfluß. Die Transportweiten effektiven Pollens lassen unmittelbare Auswirkungen auf die genetischen Strukturen individueller Nachkommenschaften erwarten, und die zurückgelegten Distanzen selbst sind wiederum eng mit der Art und Weise der Pollenübertragung, dem Blühverhalten sowie dem Ausmaß individueller Selbst- und Fremdbefruchtungsraten verknüpft. In der vorliegenden Arbeit soll diese Thematik schwerpunktmäßig bearbeitet werden, um das Wissen über das Reproduktionssystem von *A. campestre* zu erweitern.

1.2 Der Feldahorn (*Acer campestre* L.)

Der Feldahorn (*Acer campestre* L.) gehört zu der Familie der Ahorngewächse (*Aceraceae*), in der außer der kleinen Gattung *Dipteronia* nur die Gattung *Acer* mit 111 (bis ca. 150, je nach Autor) Arten vertreten sind, die vorwiegend in den gemäßigten Breiten der Nordhalbkugel vorkommen (DE JONG 1976). Mit einem Chromosomensatz von $2n = 26$ (DARLINGTON and WYLIE 1955) ist der Feldahorn eine diploide Art. Je nach Wuchsbedingungen nimmt er einen strauch- oder baumförmigen Habitus mit einer breiten Krone an und erreicht als solcher eine Höhe von 15 bis 20 m. Unter günstigen Umständen kann der Feldahorn jedoch auch wesentlich größere Dimensionen erreichen. So wurde in Schottland ein angepflanzter Baum von 27 m Höhe dokumentiert, und der größte Umfang eines Feldahorns soll mit 134 cm gemessen worden sein (MILLS 1996). Der Name „*Acer campestre*“ hat seinen Ursprung wahrscheinlich in Italien, wo der „Feldahorn“ auf den Feldern als Tragegerüst für Weinreben verwendet wurde (HOFFMANN 1960).

Verbreitung

Der Verbreitungsschwerpunkt des Feldahorns liegt im südosteuropäischen Raum, wo sich aufgrund seiner Wärmebedürftigkeit die größte Formenvielfalt entwickelte (PIRC 1994). Sein natürliches Areal umfaßt im Norden Teile von England und Wales, Dänemark und Schweden (HOFFMANN 1960) und erreicht im Osten Westrußland und Nordpersien (PIRC 1994). Im Süden umfaßt sein Verbreitungsgebiet Kleinasien und den nördlichen Balkan und verläuft dann südlich über Sizilien, Korsika, Sardinien und die Balearn nach Mittelspanien; einzelne Feldahornvorkommen liegen in Algerien (HOFFMANN 1960).

Standortansprüche und Vorkommen

Der Feldahorn ist eine charakteristische Laubbaumart der Mischwälder Mittel- und Südeuropas, die unterschiedliche Standortbedingungen toleriert. Er bevorzugt mäßig trockene bis feuchte und kalkhaltige Böden (PIRC 1994), gedeiht aber auch an trockenen Südhängen und sogar auf den Böden der Salzsteppe (HOFFMANN 1960). Obwohl er auch als Unterholz in Wäldern vorkommt, findet man ihn vor allem an sonnenbeschienenen Waldrändern oder in Hecken und anderen Feldgehölzgesellschaften sowohl in Ebenen und Tälern, als auch im Hügelland (PIRC 1994). In den Auwäldern des Tieflandes ist *A. campestre* ein wesentliches Element der außerhalb des Überschwemmungsbereichs gelegenen Eichen-Hainbuchenmischwälder (PIRC 1994; PASSARGE 1954). Die Höhengrenze seiner Verbreitung liegt in den Bayerischen Alpen bei 800 m, im Wallis und in der Südschweiz bei 1400 m, im Schweizer Juragebirge bei 1200 m und im Kaukasus bei 1800 m (HOFFMANN 1960).

Ökologische Bedeutung

A. campestre ist ein prägendes Element vieler Feldgehölzgesellschaften und trägt zur Strukturierung von Waldrändern bei. Er wird nicht nur als Nistplatz von verschiedenen Vogelarten genutzt, sondern bietet auch Lebensraum für Flechten und seltene Moose (MILLS 1996). Nach MILLS (1996) werden 51 phytophage Insekten mit dem Feldahorn assoziiert. Als Nahrungsquelle hat er eine besondere Bedeutung als Bienenweide, denn im zeitigen Frühjahr stellt er Pollen und insbesondere Nektar zur Verfügung. Im Juni und Juli liefert der Feldahorn wie die anderen heimischen Ahornarten durch die Tätigkeit von Blattläusen den sogenannten Blatthonig („Honigtau“), der wiederum von Bienen als wichtige Quelle für die Honigproduktion genutzt wird (HOFFMANN 1960; NITSCH 1993).

Verwendung und ökonomische Bedeutung

In vergangenen Zeiten wurde der Feldahorn vielseitig genutzt und erlangte einige Bedeutung im täglichen Leben der Menschen. So schlug die Hängung eines Katholiken in Irland fehl, weil der Ast des zur Vollstreckung ausgewählten Feldahorns nicht hoch genug war (WILKS 1972, zitiert nach MILLS 1996). Im christlichen Mittelalter galt Ahorn gemeinhin als „antidämonisch“, so daß Zapfen aus Ahornholz, in die Türen und Schwellen geschlagen, das Eindringen von Hexen und anderen bösen Geistern in die Viehställe verhindern sollte (ANONYMUS 1987; PIRC 1994). Drechsler und Tischler schätzten das Holz des Feldahorns in mehr als 2000 Jahren. Besonders wertvoll waren die von den Römern hergestellten dekorativen Tische, für die das besonders schöne und fein gemaserte Feldahornholz („Vogelaugenahorn“ und „Riegelahorn“) verarbeitet wurde (COOPER 1958; MILLS 1996). Aufgrund seiner vergleichsweise geringen Darrdichte wurde das Holz bei der Herstellung von Musikinstrumenten verarbeitet, aber auch als qualitativ hochwertige Holzkohle für Schwarzpulver verwendet (MILLS 1996). Sehr kostbar waren die im angelsächsischen Raum aus dem Feldahornholz angefertigten Trinkschalen, deren Rand mit vergoldetem Silber verstärkt wurde. Sie befanden sich nicht nur in schottischem Familienbesitz, sondern sogar unter königlichen Besitztümern. Für eine dieser Trinkgefäße wurde im Jahr 1954 auf einer Auktion der Preis von 11 500 Englischen Pfund erzielt (COOPER 1958).

Als eine alte Kulturpflanze gestaltet der Feldahorn auch heute als Allee- und Solitärbaum den ländlichen und städtischen Siedlungsraum und wird wegen seiner schönen, leuchtend gelben Herbstfärbung in Gärten und Parks angepflanzt. Aufgrund seiner Unempfindlichkeit gegenüber Schnitt eignet er sich in besonderem Maße für Heckenpflanzungen; so ist er beispielsweise Hauptbestandteil der berühmten Hecken der Kaiserlichen Gärten in Schönbrunn bei Wien (COOPER 1958). Seine größte Bedeutung besitzt *A. campestre* heute als Vogelschutz- und Nistgehölz, als Gehölz für Schutzpflanzungen und Windschutzhecken, für die Begrünung von Halden und die Bepflanzung entlang von Autobahnen und anderen Straßen, denn er verträgt nicht nur Trockenheit und Hitze, sondern toleriert sogar das für viele Arten unverträgliche Streusalz (HOFFMANN 1960; PIRC 1994).

1.3 Stand der Forschung

Morphologie der Blüten, Sexualtyp und Blühphänologie

Die Blüten des Feldahorns sind in aufrechten Blütenständen angeordnet (DE JONG 1976). Sie öffnen sich im April bis Mai kurz vor oder mit der Entfaltung der Laubblätter. Der Feldahorn stellt damit gemeinsam mit anderen Ahornarten zu Beginn des Frühjahrs eine wichtige Bienenweide dar (HOFFMANN 1960). Durch die Produktion von Pollen und Nektar werden verschiedene Insektenarten zum Besuch der Blüten veranlaßt, und so gilt der Feldahorn im allgemeinen auch als insektenblütig. HESSE (1979) stuft *A. campestre* aufgrund morphologischer und blütenökologischer Merkmale als weitgehend insektenbestäubt ein, deutet insbesondere aber die Struktur und Verteilung des Pollenkitts auf den Pollenkörnern als eine „Präadaptation“ an Windbestäubung.

Wie bei den anderen Ahornarten lassen sich auch beim Feldahorn männliche und weibliche Blüten unterscheiden (WITTRÖCK 1886; DE JONG 1976). Die Abgrenzung erfolgt dabei nach funktionellen Kriterien, da die weiblichen Blüten morphologisch gesehen Zwitterblüten darstellen. Sie sind sogar in der Lage, in ihren gegenüber den männlichen Blüten deutlich kürzeren Staubblättern Pollen zu produzieren, können diesen aber nicht entlassen (DE JONG 1976). In den funktionell männlichen Blüten ist die Reduktion des weiblichen Geschlechts wesentlich weiter fortgeschritten als in den weiblichen (DE JONG 1976).

Das Vorkommen weiblicher und männlicher, aber auch zwittriger und asexueller Blüten führt bei verschiedenen Arten der Gattung *Acer* zur Ausprägung unterschiedlicher Sexualtypen nicht nur von Infloreszenzen, sondern auch von Individuen (DE JONG 1976). Aufgrund der Verteilung der Blüten lassen sich somit monözische und diözische, aber auch solche Arten unterscheiden, die in ihrem Sexualsystem zwischen diesen beiden Typen liegen. Der Feldahorn ist durch das Vorkommen protandrischer und protogynen (monözischer), sowie männlicher Individuen gekennzeichnet. DE JONG (1976) faßt die auf diese Weise charakterisierten Arten der Gattung *Acer* unter der Bezeichnung heterodichogame Taxa zusammen. Die Existenz rein männlich blühender Individuen wird von diesem Autor als eine Sonderform der Protandrie angesehen, die durch besondere Umweltgegebenheiten bedingt ist. Von anderen Autoren wird das Sexualsystem von Arten mit männlichen und kosexuellen Individuen auch als androdiozisch bezeichnet, aber auch die Begriffe Andromonözie und Andropolygamie werden in diesem Zusammenhang in der Literatur verwendet (vgl. DE JONG 1976).

Die besondere Blühphänologie innerhalb der Gattung *Acer* veranlaßte eine Reihe von Autoren, Beobachtungen zum Blühverlauf an verschiedenen Ahornarten durchzuführen (WITTRÖCK 1886; HALL 1967; SCHOLZ 1960; GABRIEL 1968; WEISER 1973; DE JONG 1976; HIBBS and FISCHER 1979; BARKER et al. 1982). Von besonderem Interesse ist dabei die Frage, ob der Sexualtyp eines Individuums in verschiedenen Blühperioden identisch ist oder wechselt. Eine solcher Wechsel des Sexualtyps ist beispielsweise für *A. pensylvanicum* und *A. grandidentatum* beschrieben worden (HIBBS and FISCHER 1979; BARKER et al. 1982). Allerdings ist der Nachweis, ob eine Art tatsächlich zu einem Wechsel des Sexualtyps befähigt ist, oder ob beispielsweise das Vorkommen rein männlich blühender Individuen lediglich eine extreme Ausprägung in einer ansonsten typischerweise monözischen Population ist, schwierig zu erbringen (SCHLESSMAN 1986).

SCHOLZ (1960) stellte fest, daß beim Bergahorn (*A. pseudoplatanus*) einige Individuen in aufeinanderfolgenden Jahren ihren Blühtyp (protandrisch bzw. protogyn) beibehielten, während bei anderen ein Wechsel zu beobachten war. DE JONG (1976) fand, daß Bäume mit weiblichem Blühbeginn in ihrem Blühtyp sehr stabil sind. Das Beibehalten eines bestimmten Blühtyps bzw. die Betonung einer der beiden Sexualfunktionen könnte zu Wachstumsunterschieden überwiegend männlicher gegenüber gemischtgeschlechtlich blühenden Bäumen führen, die einen bedeutenden Anteil ihrer zur Verfügung stehenden Energie in die Entwicklung der Früchte und Samen investieren. Eine solche Wachstumsüberlegenheit rein männlicher Exemplare hat nicht nur ROHMEDE (1952) in Beständen und Alleln der Esche (*Fraxinus excelsior*) gefunden, sondern beschreibt SCHOLZ (1960) auch für Alleebäume der Arten *A. platanoides* und *A. pseudoplatanus*.

Populationsgenetische Untersuchungen

Über die Verbreitung von Pollen beim Feldahorn liegen bislang nur wenige Erkenntnisse vor. Ob und in welchem Ausmaß beispielsweise auch Wind als Pollenvektor in Frage kommt, ist kaum bekannt (vgl. HESSE 1979). Die Art der Pollenübertragung hat aber weitreichende Konsequenzen für die mit dem Genfluß in direktem Zusammenhang stehenden Fragen der genetischen Struktur von Populationen und besitzt praktische Bedeutung, wenn es z.B. um die genetische Zusammensetzung geernteten Saatguts geht. Die Transportentfernungen effektiven Pollens entscheiden über die Anzahl möglicher Paarungspartner von Individuen und damit über die reproduktionseffektive Populationsgröße.

Durch die mögliche Überlappung weiblicher und männlicher Blühphasen eines Individuums (DE JONG 1976) ist beim Feldahorn prinzipiell die Möglichkeit zur Selbstbefruchtung gegeben, auf der anderen Seite wird Fremdbefruchtung jedoch durch die Trennung der Blühphasen gefördert (HALL 1967). DE JONG (1976) erwähnt im Zusammenhang mit der Beschreibung des Blühverhaltens der Sektion *Platanoidea*, der *A. campestre* zugeordnet wird, daß niemals isolierte Individuen ohne Fruchtausatz beobachtet wurden. Daraus folgert er, daß zumindest in Abwesenheit von Fremdpollen eine Selbstbefruchtung stattfindet und eine gewisse Überlappung der männlichen und weiblichen Phase eines Individuums immer vorkommt. Es läßt sich daher auch vermuten, daß beim Feldahorn kein Inkompatibilitätssystem vorliegt; diesbezügliche Untersuchungen liegen bis heute aber nicht vor.

Die Entwicklung biochemischer Genmarker für den Feldahorn als Grundlage populationsgenetischer Untersuchungen wurde erstmals im Zusammenhang mit der vorliegenden Arbeit geleistet (s. auch LEINEMANN and BENDIXEN 1999). Isoenzym-Genmarker sind sehr gut geeignet, um auch bei Angiospermen Genfluß über Pollen und Samen zu schätzen, die Anteile von Selbst- und Fremdbefruchtung zu bestimmen und die genetische Struktur von Populationen zu charakterisieren (vgl. z.B. SMYTH and HAMRICK 1987; GODT and HAMRICK 1993; MURAWSKI and HAMRICK 1991; STACY et al. 1996). Eine bereits mehrfach untersuchte Baumart aus der Familie der *Aceraceae* ist der in Nordamerika heimische Zuckerahorn (*Acer saccharum* Marsh.). Gegenstand der Untersuchungen waren dort vor allem die räumliche genetische Differenzierung innerhalb und zwischen Populationen und die genetische Variation in verschiedenen Entwicklungsstadien (PERRY and KNOWLES 1989; PERRY and KNOWLES 1991; FORÉ et al. 1992 a; YOUNG et al. 1993), die Auswirkung von Streß auf die genetische Struktur (GEBUREK and KNOWLES 1992; SIMON et al. 1995) und die Auswirkungen von Habitat-Fragmentation auf den Genfluß und die genetische Struktur der Populationen (FORÉ et al. 1992 b; BALLAL et al. 1994; YOUNG and MERRIAM 1994).

2 Versuchsbestände

2.1 Bestand „Forstbotanischer Garten“

Der Feldahorn-Bestand „Forstbotanischer Garten“ befindet sich in unmittelbarer Nähe des Instituts für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Universität Göttingen, Büsgenweg 2, am Rand eines



Weges, der am älteren Teil des Forstbotanischen Gartens entlangführt (Abb. 2.1). Die Nähe zum Botanischen Garten erklärt die etwas exotisch anmutende Artenzusammensetzung der Wegbepflanzung, denn neben typischen Feldgehölzen wie Schlehe, Weißdorn, Vogelbeere, Haselnuß, Roter Hartriegel, Pfaffenhütchen, Weiden und Holunder sind auch Goldregen, verschiedene Schneeball-Arten, Linde, Buche, Erle, Spitz- und Bergahorn, Ulme und Gewöhnliche Traubenkirsche anzutreffen. Rosen, Kornelkirsche, Heckenkirsche, Johannisbeere und Sanddorn runden das Bild ab.

Der Feldahorn ist wie ein großer Teil der anderen Arten ursprünglich angepflanzt worden und befindet sich auf einer Seite des Weges dicht umgeben von Pflanzen der oben erwähnten Arten. Die reproduzierenden Individuen von *Acer campestre* sind z.T. stattliche Bäume, während andere strauchartig als vielstämmige Komplexe wachsen. Insgesamt wurden in einer Vollaufnahme der reproduzierenden Individuen 31 Bäume erfaßt (Abb. 2.2). Der zahlreiche Jungwuchs wurde - sofern er nicht bereits reproduzierte - in die Untersuchungen nicht

Abb. 2.1: Der Bestand „Forstbotanischer Garten“ im Frühjahr. Die Feldahorn-Bäume befinden sich auf der rechten Seite des Weges; größere Individuen können die umgebende Vegetation überragen.

einbezogen. Der Bestand hat bei einer Breite von wenigen Metern eine Längenausdehnung von etwa 260 m. In der näheren Umgebung befinden sich weitere Feldahorn-Vorkommen, so daß von einer vollständigen reproduktiven Isolation nicht auszugehen ist.

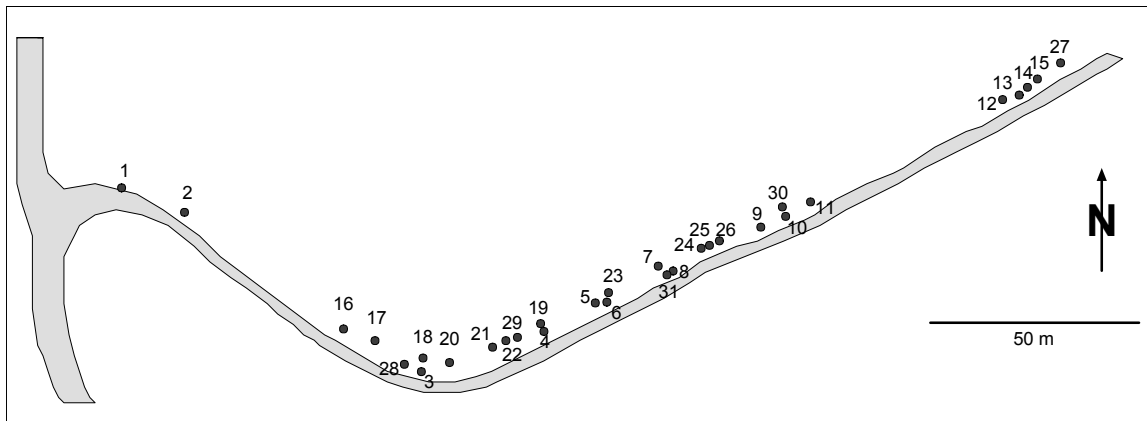


Abb. 2.2: Übersichtskarte des Bestandes „Forstbotanischer Garten“.

2.2 Bestand „Gartetal“

Die Feldahorn-Bäume des Bestandes „Gartetal“ säumen alleeähnlich einen Fahrradweg, der etwa sechs Kilometer südlich von Göttingen westlich des Ortes Diemarden an dem kleinen Fluß Garte verläuft (Abb. 2.3). Auf etwa 1,5 km Länge sind in einer Vollaufnahme 87 Individuen erfaßt worden, die zum größten Teil als solitäre Bäume in regelmäßigen Pflanzabständen auf einer Seite des Fahrradweges



verpflanzung wurden (Abb. 2.4). Etwas abseits des Weges befinden sich an einigen Stellen auch vielstämmige Komplexe von *A. campestre*, die dann als ein Individuum erfaßt wurden. Die Wegbepflanzung besteht neben Feldahorn u.a. aus Eichen, Erlen, Weiden, Vogelbeeren, Eschen, Linden, Birken und Bergahorn. Im westlichen Bestandesteil erstreckt sich zu beiden Seiten des Weges freie Feldflur, im mittleren und östlichen Bereich schließt sich auf der dem Fluß zugewandten Seite Grünland an, während sich auf der anderen Seite an einem Hang z.T. dichtes Gebüsch erstreckt. In der näheren Umgebung des Bestandes befinden sich keine weiteren Feldahorn-Vorkommen, so daß dieser Bestand räumlich relativ gut isoliert ist.

Abb. 2.3: Der Bestand „Gartetal“ im Herbst. In diesem Teil des Bestandes befinden sich die Bäume auf der rechten Seite des Weges; einige Individuen zeigen bereits eine herbstliche Laubfärbung, während bei anderen das Laub noch grün ist.

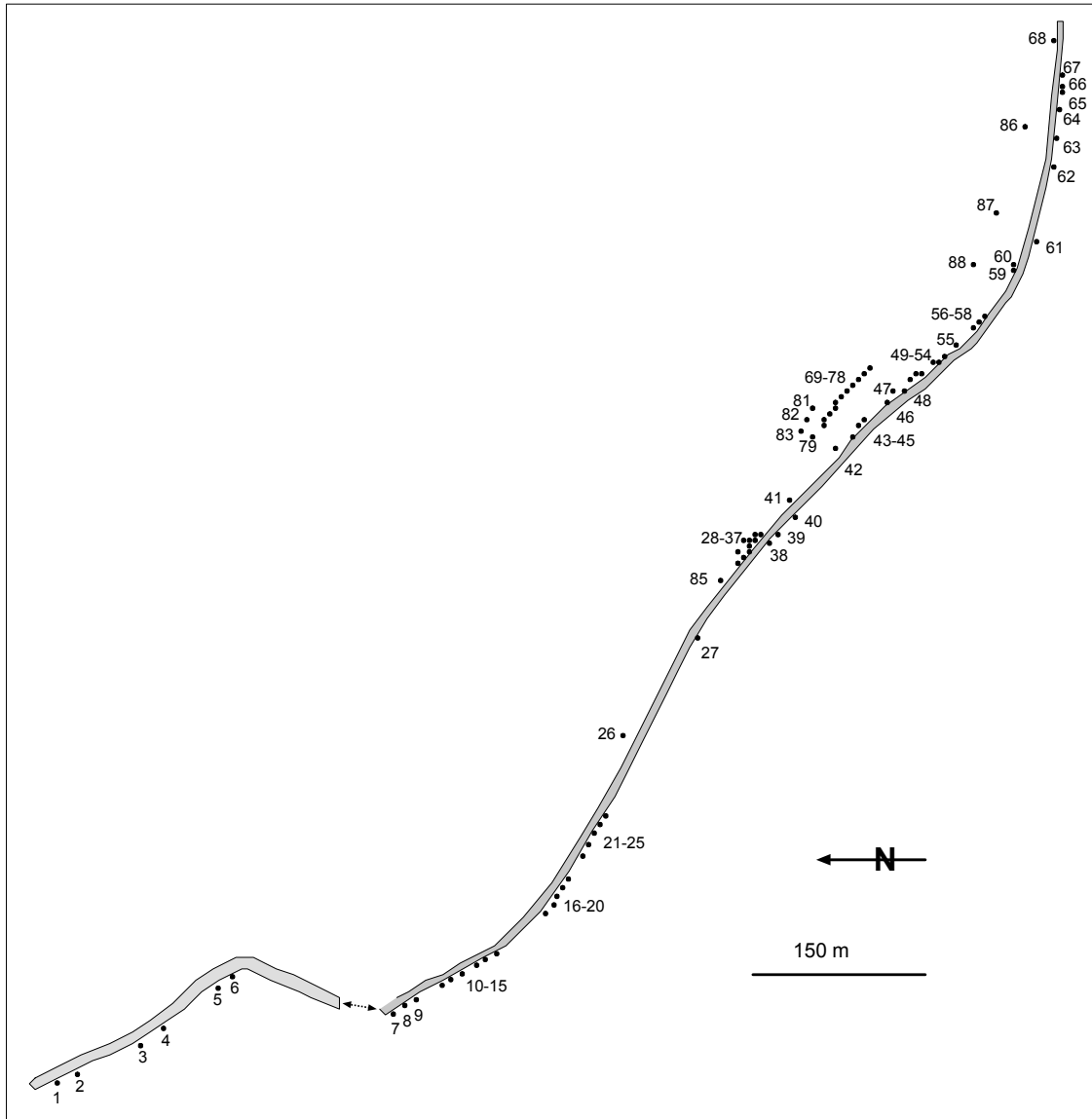


Abb. 2.4: Übersichtskarte des Bestandes „Gartetal“. Die Entfernung zwischen den Bäumen 6 und 7 ist nicht maßstabgetreu (angedeutet durch die gestrichelte Linie), sie beträgt 240 Meter; die Baumnummer 84 wurde nicht vergeben.

3 Genetische Inventuren an Enzymgenloci

3.1 Vererbungsanalyse von Enzymsystemen

Für den Nachweis, ob die beobachtete Variation eines Merkmals genetisch kontrolliert ist, wird das Verfahren der Vererbungsanalyse angewendet, bei dem die Weitergabe des Merkmals von Eltern auf ihre Nachkommen verfolgt wird. Bei der Betrachtung phänotypischer Merkmale wie der Bandenmuster von Enzymsystemen kann auf diese Weise geprüft werden, ob die Ausprägung der Isoenzym-Genotypen kodominant erfolgt und von den Allelen eines Genlocus kodiert wird.

Prinzipiell gibt es verschiedene Möglichkeiten, eine Vererbungsanalyse durchzuführen. Welches Verfahren zum Einsatz kommt, hängt nicht nur von den experimentellen Möglichkeiten ab (zeitlicher

und experimenteller Aufwand z. B. bei der Herstellung von Kreuzungsfamilien), sondern auch von den Vorgaben durch das Material selbst. So läßt sich beispielsweise bei Samen von Gymnospermen der mütterliche und väterliche Beitrag zum Nachkommen durch den Vergleich von Makrogametophyt und Embryo stets eindeutig identifizieren (MÜLLER [-STARCK] 1977 a). Die Vererbungsanalyse erfolgt durch die Beobachtung der Weitergabe der mütterlichen Beiträge an die Nachkommen. Bei Angiospermen hingegen muß ein anderes Verfahren angewendet werden, da keine Möglichkeit besteht zu entscheiden, welches der beiden Allele ein an einem Genort heterozygoter Samenelter an den Nachkommen weitergegeben hat.

3.1.1 Vererbungsanalyse von Enzymsystemen bei Angiospermen

Grundsätzlich besteht bei Angiospermen die Möglichkeit, eine Vererbungsanalyse durch die Herstellung von Kreuzungsfamilien durchzuführen (vgl. LINARES BENSIMÓN 1984; MÜLLER-STARCK 1992). Der experimentelle und zeitliche Aufwand ist jedoch besonders bei insektenbestäubten Arten hoch und für Arten mit schwieriger oder fehlender Kreuzungstechnik nicht einsetzbar.

Eine wesentliche Vereinfachung wurde mit den Methoden von GILLET und HATTEMER (1989) und GILLET (1997) erzielt, bei der die Weitergabe von Merkmalen von Sameneltern an die aus freier Abblüte entstammenden Nachkommen beobachtet wird. Diese Methode wurde auch für die Vererbungsanalyse beim Feldahorn eingesetzt und soll im folgenden Abschnitt in ihren Grundzügen erläutert werden.

3.1.2 Vererbungsanalyse von Enzymsystemen bei *A. campestre*

Bei der Vererbungsanalyse von Enzymsystemen des Feldahorns wurde nach der Methode von GILLET und HATTEMER (1989) und GILLET (1997) verfahren. Dabei wird vorausgesetzt, daß

- die Variation des Merkmals (überwiegend) genetisch kontrolliert ist;
- Kodominanz (bzw. Abwesenheit vollständiger Dominanz) vorliegt;
- die Kontrolle durch einen Genlocus (höchstens sehr wenige) erfolgt;
- die Merkmale ontogenetisch stabil sind.

Weiterhin wird angenommen, daß

- der Samenerter für das betrachtete Merkmal heterozygot ist ($A_i A_j$);
- eine reguläre meiotische Segregation während der Eizellenbildung stattfindet, so daß jeweils die Hälfte der Eizellen das Allel A_i bzw. das Allel A_j trägt;
- die Befruchtung der Eizellen mit Pollen zufallsmäßig erfolgt;
- Viabilitätsselektion unter den Nachkommen vor dem Zeitpunkt der Untersuchung nicht stattfindet;
- in der effektiven Pollenwolke die Allele A_i und A_j , sowie ein weiteres Allel A_k (bzw. mehrere weitere Allele) vertreten sind.

Unter diesen Annahmen wird erwartet:

- (1) Jeder Nachkomme besitzt mindestens eines der Allele A_i, A_j .
- (2) Die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten ungeordneter Heterozygoter ist gleich der Wahrscheinlichkeit für das Auftreten der beiden homozygoten Genotypen

$$P_{ij} = P_{ii} + P_{jj}.$$
- (3) Die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten von Heterozygoten mit einem weiteren Allel A_k ist für beide Allele A_i, A_j gleich

$$P_{ik} = P_{jk}.$$

Die Überprüfung dieser Hypothesen für das Untersuchungsmaterial erfolgt bei (1) qualitativ und bei (2) und (3) mit verschiedenen statistischen Methoden wie dem χ^2 -Test oder dem G-Test. In der vorliegenden Arbeit wurde die von GILLET (1997) entwickelte Methode verwendet, mit der die Hypothesen (2) und (3) gemeinsam getestet und somit die bei getrennter Betrachtung auftretenden Stichprobenfehler ausgeschlossen werden können. Dazu wird aus der beobachteten Stichprobe unter Annahme regulärer Segregation der Eizellen und zufallsmäßiger Gametenfusion eine maximum-likelihood-Schätzung des Pollenpools vorgenommen und daraus eine erwartete Genotypenverteilung für alle Typen der Stichprobe abgeleitet. Mit einem χ^2 - oder G-Test wird getestet, ob die beobachteten Strukturen von der statistischen Erwartung signifikant abweichen und die entsprechenden Überschreitungswahrscheinlichkeiten angegeben.

3.1.2.1 Material

Für die Feststellung des Genotyps von Altbäumen wurden im Winter 1998 und Frühjahr 1999 Knospen von Bäumen der Bestände „Forstbotanischer Garten“ und „Gartetal“ geworben und bei -60°C gelagert. Die Samen wurden im Herbst 1998 und 1999 mit einer Stangenschere direkt vom Baum geerntet. Bei der Beerntung wurde darauf geachtet, daß der gesamte Kronenbereich soweit wie möglich in der Stichprobe repräsentiert ist. Bei einer Reihe von Individuen wurden die Kronen in drei (z.T. zwei) Bereiche aufgeteilt und die Samen aus den entsprechenden Bereichen getrennt gelagert und untersucht. I.d.R. wurden mehrere hundert Samen pro Individuum geerntet; abhängig vom

individuellen Fruchtansatz lag die Anzahl in einzelnen Fällen jedoch darunter. Die Samen wurden zwei bis drei Tage bei Zimmertemperatur getrocknet, anschließend in Papiertüten verpackt und im Kühlschrank bei + 4 °C gelagert. Da alle Samen direkt vom Baum geerntet und die entsprechenden Nachkommenschaften getrennt gelagert wurden, konnten sie bei entsprechendem Genotyp des Elters für die Vererbungsanalyse ausgewertet werden.

3.1.2.2 Ergebnisse der Vererbungsanalyse und Beschreibung der Enzymsysteme

In diesem Abschnitt werden die Ergebnisse der Vererbungsanalyse dargestellt und die sechs in dieser Arbeit untersuchten Enzymsysteme beschrieben. Sie stimmen mit den bereits veröffentlichten Ergebnissen der Vererbungsanalyse für Feldahorn (LEINEMANN and BENDIXEN 1999) überein; allerdings ergab sich aufgrund des jetzt umfangreicheren Datenmaterials und des Auffindens weiterer, zuvor noch nicht beschriebener, Allele die Notwendigkeit, die Benennung der Allele am Genort PGI-B zu ändern. An anderen Genorten traten weitere Allele hinzu, die allerdings für die Allelbezeichnungen ohne Folge blieben.

Die Details der Spaltungsanalyse sind den Tabellen 3.10 bis 3.19 in Teil I des Anhangs zu entnehmen. Vor Beginn der Analyse wurde die Substratspezifität der Enzyme durch Anfärbung mit und ohne Substrat getestet. Für die Verifizierung der ontogenetischen Stabilität wurden die Bandenmuster von Samen und Knospen miteinander verglichen.

Durch die Analyse des Vererbungsmodus der Enzymsysteme konnten zehn variable Genorte identifiziert werden. Von den insgesamt 33 in den Zymogrammen beobachteten Varianten konnten 29 durch die Beobachtung ihrer Aufspaltung unter den untersuchten Nachkommen als Genmarker für entsprechende Allele eindeutig identifiziert werden. Für vier weitere Varianten lag kein vermutlich heterozygoter Samenelter vor, so daß ihre Natur als Genmarker für die entsprechenden Allele hypothetisch bleiben muß.

Die Benennung der Genorte erfolgte nach der Laufstrecke der Bandenmuster im Gel mit A für die der Anode am nächsten liegende Zone, entsprechend mit B etc. für die nachfolgenden. Innerhalb einer Zone wurden die Varianten entsprechend ihrer Laufgeschwindigkeit mit arabischen Ziffern bezeichnet: Die am schnellsten wandernde (der Anode am nächsten) erhält also die Nummer 1. Im Verlauf der routinemäßigen Auswertung traten an den Genorten PGM-B, GOT-C, AP-A, AP-B und AP-C Hinweise auf das Vorhandensein von Nullallelen auf. Es handelt sich dabei um Varianten, die im Zymogramm nicht ausgeprägt werden, weil sie nicht aktiv sind oder sich mit der verwendeten Methode nicht nachweisen lassen. Unter Einbeziehung der Nullallele steigt die Gesamtzahl identifizierter Allele auf 38. In Tabelle 3.1 sind die Enzymsysteme mit ihren Bezeichnungen und die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Genorte aufgelistet. Die Reihenuntersuchungen wurden mit den Puffersystemen TRIS-Citronensäure (pH 7,4) und Ashton (pH 8,1) durchgeführt. Eine ausführliche Beschreibung der Labormethoden ist Teil III des Anhangs zu entnehmen. Für jedes Enzymsystem folgt im Anschluß eine Beschreibung und Darstellung im Bild. Die genaue Bezeichnung der Genorte mit ihren Allelen verdeutlichen die nebenstehenden Skizzen.

Tab. 3.1: Untersuchte Enzymsysteme bei *Acer campestre*. E.C.Ref. = Enzyme Commission Reference; TRIS-Citro = TRIS Citronensäure.

Enzymsystem	E.C.Ref.	Genort	Puffersystem
Alkohol-Dehydrogenase	1.1.1.1	ADH-B	TRIS-Citro
Aminopeptidasen	3.4.11.1	AP-A, AP-B, AP-C	TRIS-Citro
Glutamat-Oxalacetat-Transaminase	2.6.1.1	GOT-B, GOT-C	Ashton
Isocitrat-Dehydrogenase	1.1.1.42	IDH-A	TRIS-Citro
Phosphoglucomutase	2.7.5.1	PGM-B, PGM-C	Ashton
Phosphoglucose-Isomerase	5.3.1.9	PGI-B	Ashton

Phosphoglucose-Isomerase (PGI)

Bei Anfärbung auf PGI werden zwei deutlich voneinander getrennte Zonen im Gel sichtbar. PGI-A erwies sich als nahezu monomorph mit Doppelbanden und bleibt in den nachfolgenden Untersuchungen unberücksichtigt. In Zone B traten fünf verschiedene Einzelbanden auf, von denen vier in vermutlich heterozygotem Zustand bei verschiedenen Sameneltern auftraten. In den Untersuchungen zur Vererbungsanalyse waren die Bandenmuster mutmaßlich heterozygoter Genotypen stets als Dreifachbanden sichtbar, so daß die erwartete dimere Struktur dieses Enzyms bestätigt wird (Abb. 3.1). Von den insgesamt 37 in die Analyse einbezogenen Nachkommenschaften (1176 Samen) traten in vier Fällen signifikante Abweichungen von den erwarteten Verteilungen auf (s. Tab. 3.10 im Anhang), was jedoch unter Berücksichtigung der Gesamtzahl untersuchter Bäume nicht zu einer Ablehnung der Hypothese führen kann. Für den Genort PGI-B können somit fünf Allele identifiziert werden (B_1, B_2, B_3, B_4, B_5). Unter diesen ist das Allel B_4 unter den Nachkommen in beiden Versuchsbeständen mit einem Anteil von mehr als 70 % am häufigsten, die anderen Allele treten mit Häufigkeiten von weniger als 17 % auf. B_1 wurde nur in einem Jahr unter den Nachkommen des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ mit einer Häufigkeit von 0,2 % nachgewiesen.

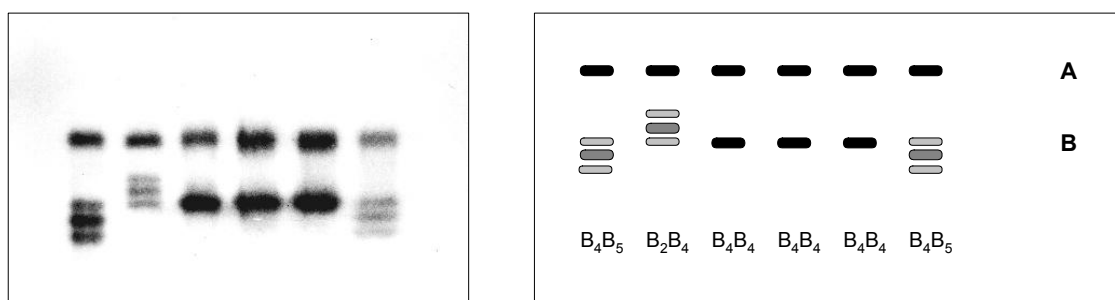


Abb. 3.1: Beispiel eines Zymogramms von Phosphoglucose-Isomerase (PGI): Foto und Schemazeichnung; Material: Knospengewebe.

Phosphoglucomutase (PGM)

Bei PGM können drei Aktivitätszonen unterschieden werden. PGM-A war in den meisten Fällen und insbesondere bei den Samen nur schwach anfärbbar und konnte nicht ausgewertet werden. In Zone B lassen sich zwei Varianten (B_1 und B_2) unterscheiden; im Laufe der Untersuchungen wurde das Vorhandensein eines Nullallels an diesem Genort entdeckt. Unter den insgesamt 22 für die Vererbungsanalyse von Zone B ausgewerteten Nachkommenschaften (668 Samen) gab es lediglich in einem Fall eine signifikante Abweichung der beobachteten von den erwarteten Häufigkeiten (s. Tab. 3.11 im Anhang). Insgesamt kann daher die Hypothese eines Genortes mit zwei Allelen (und einem Nullallel) nicht abgelehnt werden. B_2 ist mit über 80 % in beiden Versuchsbeständen das häufigste Allel.

Bei den drei in Zone C auftretenden Varianten (C_1 , C_2 und C_3) konnten alle zu erwartenden vermutlich heterozygoten Genotypen in der Vererbungsanalyse überprüft werden. Bei 50 ausgewerteten Nachkommenschaften (1606 Samen) ergibt sich in einem Fall eine Signifikanz (s. Tab. 3.12 im Anhang). Insgesamt gilt die Hypothese damit als nicht falsifiziert. Die Allele C_1 und C_3 sind mit ca. 40 % bis 50 % häufig, während C_2 ist mit weniger als 10 % vertreten ist. Das Fehlen von Hybridbanden bei den Bandenmuster vermutlich heterozygoter Genotypen beider Zonen bestätigt die monomere Struktur dieses Enzymsystems (Abb. 3.2).

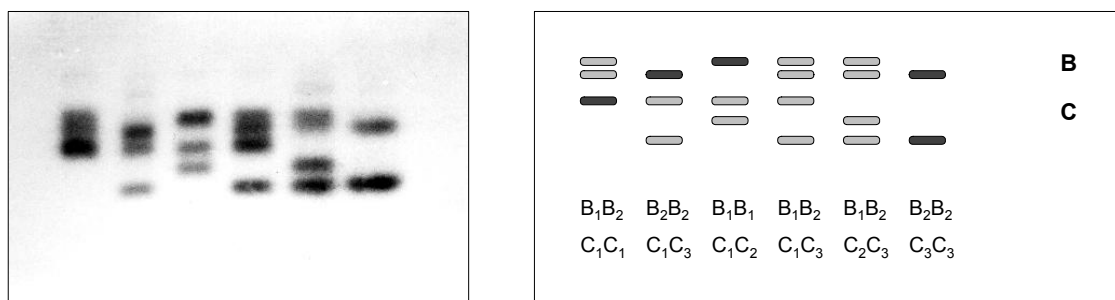


Abb. 3.2: Beispiel eines Zymogramms von Phosphoglucomutase (PGM): Foto und Schemazeichnung; Material: Knospengewebe.

Glutamat-Oxalacetat-Transaminase (GOT)

Bei GOT werden im Gel zwei deutlich voneinander getrennte Zonen sichtbar, von denen die A-Zone aufgrund sehr schwacher Aktivität insbesondere in den Samen nicht ausgewertet werden konnte. Die Bandenmuster der zweiten Zone legen die Annahme von zwei sich überlappenden Genorten nahe. In diesem besonderen Fall erfolgt ihre Benennung nach der Laufweite der jeweils häufigsten Variante. Vermutlich heterozygote Genotypen weisen Hybridbanden auf und lassen damit auf eine dimere Struktur des Enzymsystems schließen (Abb. 3.3). In der Vererbungsanalyse wurden insgesamt 677 Samen von 21 verschiedenen Absaaten ausgewertet (s. Tab. 3.13 und 3.14 im Anhang), wobei lediglich in einem Fall (GOT-B) eine leichte signifikante Abweichung der beobachteten von den erwarteten Werten auftrat, die jedoch nicht zu einer Ablehnung der Hypothese zweier Genorte führen

kann. Im Verlauf der weiteren Untersuchungen konnten Hinweise auf das Vorhandensein eines Nullallels am Genort GOT-C gefunden werden. Insgesamt wurden für GOT-B vier Allele identifiziert (bezeichnet mit B_1 , B_2 , B_3 und B_5), von denen B_2 mit Anteilen von über 90 % in beiden Versuchsbeständen dominiert. Für die Variante B_3 konnte mit dem zur Verfügung stehenden Material keine Vererbungsanalyse durchgeführt werden. Am Genort GOT-C sind drei Allele (C_1 , C_2 , und C_3) sowie ein Nullallel identifiziert worden. Hier ist C_2 mit Werten von über 80 % das häufigste Allel.

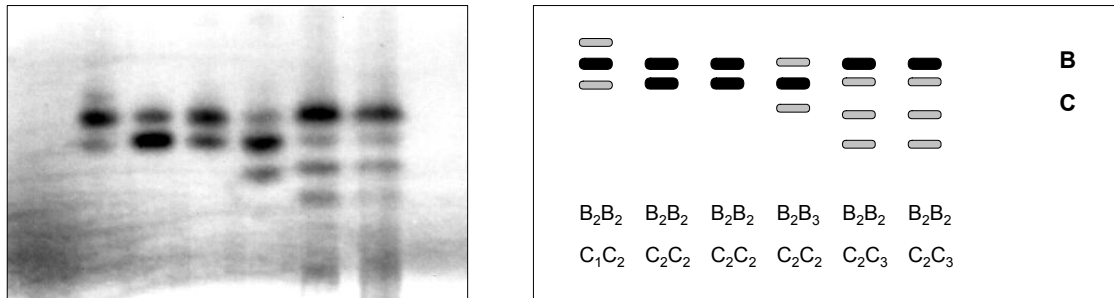


Abb. 3.3: Beispiel eines Zymogramms von Glutamat-Oxalacetat-Transaminase (GOT): Foto und Schemazeichnung; Material: Knospengewebe.

Isocitrat-Dehydrogenase (IDH)

IDH weist eine Aktivitätszone mit zwei Varianten auf, die im Gel als Doppelbanden sichtbar werden. Die seltenere Variante ist in drei Sameneltern des Bestandes „Gartetal“ vertreten. Bei der Auswertung von insgesamt 99 Samen wurde keine signifikante Abweichung der beobachteten von den erwarteten Häufigkeiten festgestellt (s. Tab. 3.15 im Anhang). Der heterozygote Genotyp weist vier Banden anstelle der erwarteten fünf auf. Dies ist für ein im allgemeinen als dimer bekanntes Enzym ein ungewöhnliches Muster. Möglicherweise ist es darauf zurückzuführen, daß jeweils die beiden schneller wandernden sowie die beiden langsamer wandernden Varianten Hybridbanden ausbilden, nicht jedoch die schnelleren mit den langsameren (Abb. 3.4). Das Allel A_2 kam in den untersuchten Nachkommenschaften des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ nicht vor, während es im Bestand „Gartetal“ mit einem Anteil von 3,3% vertreten war.

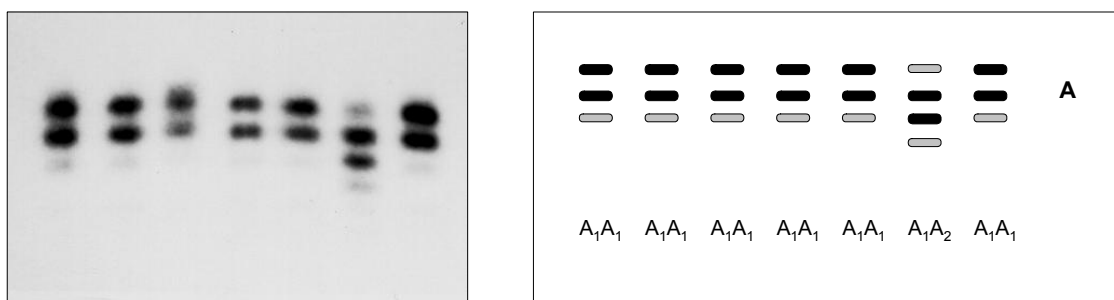


Abb. 3.4: Beispiel eines Zymogramms von Isocitrat-Dehydrogenase (IDH): Foto und Schemazeichnung; Material: Knospengewebe.

Aminopeptidasen (AP)

Bei Anfärbung auf Aminopeptidasen werden drei Aktivitätszonen sichtbar, von denen die Zonen B und C relativ dicht beieinander liegen (Abb. 3.5). Für eine zuverlässige Auswertung empfiehlt es sich, zwei Gelscheiben unter Zugabe der Substrate Leucin bzw. Alanin getrennt anzufärben. Mit Leucin werden insbesondere die Zonen A und B stark gefärbt, mit Alanin die Zone C.

Bei der Vererbungsanalyse für AP-A wurden für die vermutlichen Genotypen A_2A_4 , A_3A_4 und A_1A_2 insgesamt sieben Nachkommenschaften ausgewertet. Es traten dabei keine Signifikanzen auf (s. Tab. 3.16 a im Anhang). Wie sich im Verlauf der weiteren Untersuchungen zeigte, existiert an diesem Genort ebenfalls ein Nullallel, das in einem bestimmten Bereich im Bestand „Gartetal“ sogar relativ häufig auftritt und unter den Samen auch im homozygoten Zustand nachgewiesen wurde. Da das Nullallel bei einem Samenerlerter des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ in Kombination mit einem seltenen Allel vorliegt, konnte für diesen Baum eine Vererbungsanalyse zumindest in der Form durchgeführt werden, daß die Häufigkeit des Auftretens des (häufigen) Fremddallels mit jedem der beiden Allele des Samenerlterter getestet wurde (s. Tab. 3.16 b im Anhang). Eine signifikante Abweichung der beobachteten von den erwarteten Werten ist nicht feststellbar. Außer dem Nullallel wurden am Genort AP-A vier Allele (A_1 , A_2 , A_3 und A_4) identifiziert, sowie eine weitere Variante A_5 , für die kein entsprechender Samenerlterter für eine Vererbungsanalyse zur Verfügung stand. Das Allel A_2 kommt mit über 80 % am häufigsten vor. Für die Zonen B und C wurden 60 Nachkommenschaften (1883 Samen) ausgewertet. In keinem Fall trat eine Signifikanz auf (s. Tab. 3.17 und 3.18 im Anhang). Am Genort AP-B wurden drei Allele nachgewiesen (B_1 , B_2 und B_3) und am Genort AP-C die beiden Allele C_1 und C_2 . Für eine weitere Variante C_3 konnte materialbedingt keine Analyse des Vererbungsmodus durchgeführt werden. Auch an diesen beiden Genorten gibt es Hinweise für das Auftreten von Nullallelen. Am Genort B tritt B_2 mit etwa 70% und B_1 mit mehr als 20 % auf. In der dritten Zone ist C_1 mit ca. 80 % das häufigste Allel. Das Fehlen von Hybridbanden bei vermutlich heterozygoten Genotypen verweist auf die monomere Struktur des Enzymsystems.

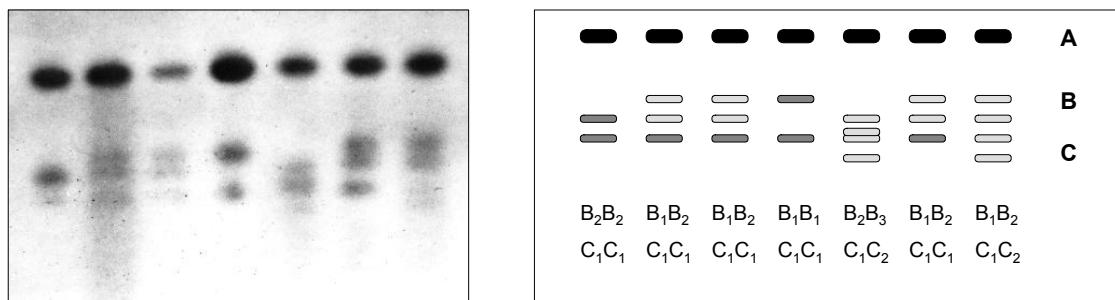


Abb. 3.5: Beispiel eines Zymogramms von Aminopeptidasen (AP): Foto und Schemazeichnung; Material: Knospengewebe. Am Genort AP-A weisen alle Proben den Genotyp A_2A_2 auf.

Alkohol-Dehydrogenase (ADH)

ADH zeigt eine vergleichsweise breite Zone mit Enzymaktivität, die nach den Ergebnissen der Vererbungsanalyse aus zwei sich überlappenden Zonen unter der Kontrolle von zwei Genorten besteht (Abb. 3.6). Zone A ist nahezu monomorph und wurde in den späteren Untersuchungen nicht ausgewertet. In Zone B treten drei Varianten auf, wobei die Intralocus-Hybridbanden heterozygoter Genotypen auf die dimere Struktur des Enzyms hinweisen. Zwischen den beiden Genorten kommt es zur Ausbildung von Interlocus-Hybridbanden. Bei der Analyse von 25 Absaaten (727 Samen) war lediglich in einem Fall eine leichte signifikante Abweichung der beobachteten von den erwarteten Werten zu verzeichnen (s. Tab. 3.19 im Anhang), wodurch die oben dargestellte Hypothese nicht falsifiziert wird. Von den drei Allelen (B_1 , B_2 und B_3) ist die am schnellsten wandernde Variante B_1 mit weniger als 1 % relativ selten. Die Allele B_2 und B_3 weisen Häufigkeiten von mehr als 80 % bzw. etwa 15 % auf. Im Verlauf der weiteren Untersuchungen wurde eine weitere Variante B_4 entdeckt, deren Position im Zymogramm nur wenig unterhalb von B_3 liegt. Für die Datenanalyse wurden diese beiden schwer zu trennenden Allele als B_3 zusammengefaßt.

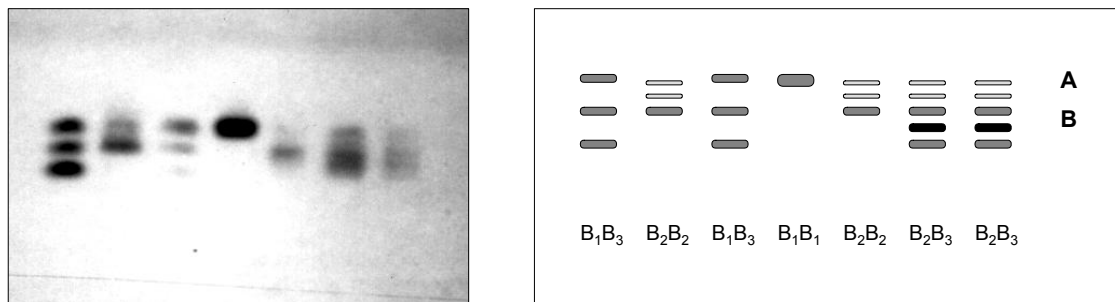


Abb. 3.6: Beispiel eines Zymogramms von Alkohol-Dehydrogenase (ADH): Foto und Schemazeichnung; Material: Knospengewebe.

3.1.3 Zusammenfassung

Die Vererbungsanalyse von Enzymsystemen bei *A. campestris* wurde durch die Beobachtung der Weitergabe von Merkmalen (spezifischen Banden im Zymogramm) an ihre aus freier Abblüte stammenden Samen durchgeführt. Die Untersuchung von sechs Enzymsystemen führte zur Identifizierung von zehn polymorphen Genorten mit insgesamt 33 Allelen. Im Verlauf der weiteren Untersuchungen ergaben sich an fünf Genorten starke Hinweise für das Vorhandensein von Nullallelen.

3.1.4 Diskussion

Die Durchführung einer Vererbungsanalyse ist die grundlegende Voraussetzung für die Identifizierung von Genmarkern. Erst der Nachweis der eindeutigen Beziehung zwischen einem Genmarker und dem für seine Expression verantwortlichen Gen sichert die Eignung des Merkmals als Marker und ermöglicht die Verwendung bei der Bearbeitung von Fragestellungen der Populationsgenetik.

Werden Isoenzyme als Genmarker verwendet, so hilft die Vererbungsanalyse, Fehler bei der Interpretation bestimmter Muster in Zymogrammen zu vermeiden, die beispielsweise durch das Auftreten von Mehrfachbändern, überlappenden Zonen und Interlocus-Heterodimeren auftreten können (HATTEMER 1991). Die Methode von GILLET und HATTEMER (1989; vgl. auch GILLET 1991) bietet auch für angiosperme Laubgehölze ein einfaches Verfahren der Identifizierung von Genmarkern und wurde beispielsweise bei Eßkastanie (*Castanea sativa*) von FINESCHI et al. (1990) und bei Erle (*Alnus acuminata* ssp. *arguta*) von MURILLO und HATTEMER (1997) erfolgreich angewendet.

Für die Vererbungsanalyse von Enzymsystemen bei *Acer campestre* wurde in der vorliegenden Arbeit eine große Anzahl verschiedener Samenertern mit ihren Nachkommen ausgewertet, so daß auch seltene Allelkombinationen der Analyse unterzogen wurden. Lediglich für vier sehr seltene Varianten konnte die Hypothese eines Vererbungsmodus nicht im Experiment geklärt werden, da kein entsprechendes Material zur Verfügung stand. Die vermutete eindeutige Beziehung zwischen Genmarker und Markergen bleibt in diesem Fall hypothetisch.

Die Identifizierung von Nullallelen an verschiedenen Genorten beim Feldahorn unterstreicht die dringende Notwendigkeit der Durchführung einer Vererbungsanalyse, denn solche rezessiven Allele bleiben sonst sehr leicht unentdeckt. Das Vorkommen von Nullallelen bei Laubgehölzen ist nicht ungewöhnlich und wurde von verschiedenen Autoren im Rahmen der Klärung des Vererbungsmodus von Enzymsystemen aufgedeckt. So berichtet KIM (1979) von einem Nullallel am Genort LAP-A bei der Buche (*Fagus sylvatica*) und FINESCHI et al. (1990) von einem Nullallel am gleichen Genort bei der Eßkastanie (*Castanea sativa*). Bei der Baumwoll-Pappel (*Populus deltoides*) wurde ein Nullallel am Genort MDH-A entdeckt (MALVOLTI et al. 1991) und bei der in Taiwan beheimateten *Paulownia taiwaniana* eines am Genort MDH-D (FINKELDEY 1992). Das Vorhandensein von Nullallelen schließt die Verwendung der betreffenden Enzymsysteme für populationsgenetische Untersuchungen nicht aus, wenn der Nachweis der kodominanten Vererbung der aktiven Gene bzw. ihrer phänotypischen Erscheinungsform als Banden im Gel gelungen ist. Allerdings kann das Vorkommen von Nullallelen zu einer Unterschätzung der Häufigkeit von Heterozygoten in einer Population führen, da Heterozygote für das Nullallel von Homozygoten für das aktive Allel anhand ihrer Erscheinungsform im Zymogramm i.d.R. nicht unterschieden werden können (HATTEMER 1991).

Aussagen über die Häufigkeit von Nullallelen zu treffen, ist nur eingeschränkt möglich, da diese Allele sich dadurch auszeichnen, daß sie im Zymogramm nicht aktiv sind. Ihr Nachweis gelingt beispielsweise dann, wenn diese Varianten im homozygoten Zustand auftreten. Die Wahrscheinlichkeit für die Richtigkeit dieser Annahme ist dann besonders hoch, wenn am untersuchten Genort keine Aktivität nachweisbar ist, wohl aber an anderen Genorten desselben Enzymsystems (beim Feldahorn z.B. am Genort LAP-A). Da jedoch einerseits Nullallele i.d.R. eher

selten sind und homozygote Träger dieser Varianten oftmals in ihrer Viabilität eingeschränkt sind, werden solche Fälle im allgemeinen selten beobachtet.

Auf indirektem Wege können Nullallele im Rahmen der Vererbungsanalyse nachgewiesen werden. An einem Genort scheinbar homozygote Sameneltern können dann als heterozygote Träger des Nullallels identifiziert werden, wenn unter ihren direkt vom Baum geernteten Samen solche auftreten, die scheinbar kein Allel des Sameneltern aufweisen. In diesem Fall ist die Annahme gerechtfertigt, daß der Sameneltern als Träger eines Nullallels dieses an seinen Nachkommen weitergegeben hat. Die Richtigkeit dieser Annahme kann getestet werden, wie das Beispiel von Baum 25 im Bestand „Forstbotanischer Garten“ zeigt (Ergebnis der Vererbungsanalyse in Tab. 3.16 b in Teil I des Anhangs).

In den beiden Versuchsbeständen wurden auf diese Weise an fünf Genorten Nullallele nachgewiesen. Allerdings erreichen diese wohl nur am Genort LAP-A auch größere Häufigkeiten. Im Bestand „Gartetal“ treten lokal begrenzt etwa im mittleren Bestandesteil 11 Bäume auf, die nachgewiesenermaßen heterozygote Träger eines Nullallels an diesem Genort sind (Baum 28, 29, 31, 37, 42, 69, 70, 72, 74, 75 und 82). Die Bäume befinden sich mit einer Ausnahme abseits des bepflanzten Weges auf engem Raum am Rande eines Gebüsches (s. Abb. 2.4). Das Auftreten teilweise identischer Multilocus-Genotypen legt die Annahme einer Fortpflanzung über Wurzelbrut nahe, wodurch sich die Häufung dieses Nullallels in diesem Bereich erklärt. Somit muß wenigstens für diesen Teil des Bestandes damit gerechnet werden, daß das Nullallel über den Pollen in der (näheren) Umgebung verbreitet wird und nicht immer in den untersuchten Samen auch entdeckt wird. In diesem Fall können eigentlich an diesem Genort für das Nullallel heterozygote Genotypen als homozygot gewertet werden mit der Folge, daß der Anteil Heterozygoter unterschätzt wird.

Die Auswirkungen für die später präsentierten Untersuchungen der vorliegenden Arbeit sind als eher gering einzustufen. Bei der Schätzung von Transportweiten effektiven Pollens (Kapitel 4.3) wird das Allel 1 am Genort LAP-A als Markerallel in einem Bestandesteil verwendet, in dem das entsprechende Nullallel nicht nachgewiesen wurde. Für den Fall, daß dieses über weite Distanz eingetragen wird, könnte die Häufigkeit von A_1 unter den Nachkommenschaften der untersuchten Bäume geringfügig überschätzt werden, wenn ein als homozygot A_1A_1 ausgewerteter Samen eigentlich heterozygot A_0A_1 ist. Dies kann jedoch nur für den Träger des Markerallels selbst gelten, da nur dieser überhaupt die Möglichkeit hat, Samen mit dem Genotyp A_1A_1 hervorzubringen (in der untersuchten Nachkommenschaft trat dieser Fall nicht auf). An den anderen Markergenloci (IDH-A und GOT-B) waren keine Nullallele nachweisbar.

Auch für die Schätzung von Selbst- und Fremdbefruchtungsraten (Kapitel 4.4) dürften die Auswirkungen auf die Ergebnisse gering sein. Sollte beispielsweise ein betrachteter Sameneltern unentdeckter Träger eines Nullallels sein, so würden beim Ausschlußverfahren dennoch alle „aktiven“ Fremdtypallele als solche erkannt werden.

3.2 Genetische Strukturen der Versuchsbestände

3.2.1 Charakterisierung der genetischen Strukturen der Bestände

Grundlage für die Bearbeitung von Fragestellungen im Zusammenhang mit dem Reproduktionssystem von *A. campestre* ist zunächst die allgemeine genetische Charakterisierung der zu untersuchenden Vorkommen. Einfache Parameter wie die Anzahl der pro Genort beobachteten Allele, die allelische Diversität, der mittlere Heterozygotenanteil oder die Differenzierung innerhalb der Bestände vermitteln eine Vorstellung von der vorhandenen genetischen Variation.

3.2.1.1 Material und Methode

Material

Von den 31 Individuen des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ wurden 15 Bäume im Jahr 1998 und 24 Bäume im darauffolgenden Jahr beerntet (578 bzw. 708 Samen). Im Bestand „Gartetal“ konnten von 51 der 87 Bäume Samen gewonnen werden (1501 Samen). Für die Untersuchung des Altbestandes wurde Knospenmaterial verwendet. Samen und Knospen wurden, wie in Kapitel 3.1 beschrieben, mittels horizontaler Stärkegel-Elektrophorese untersucht. Auf der Basis dieser Daten wurde die nachfolgend beschriebene Analyse durchgeführt.

Datenanalyse

Die Datenanalyse wurde mit dem von GILLET (1998) entwickelten statistischen Auswertungsprogramm GSED (Genetic Structures from Electrophoresis Data) vorgenommen. Die für die Charakterisierung der Versuchsbestände verwendeten genetischen Parameter werden im folgenden kurz beschrieben (s. dazu HATTEMER et al. 1993).

Unter der **allelischen Vielfalt** versteht man die Anzahl n der an einem Genort auftretenden Allele. Bei Betrachtung mehrerer Genorte wird sie auch als durchschnittliche Anzahl der Allele pro Locus A/L angegeben. Als **genetische Vielfalt** bezeichnet man entsprechend die Anzahl der insgesamt auftretenden Allele. Dieses Maß reagiert stark auf die Stichprobengröße und ist insbesondere abhängig von der Art und Anzahl der untersuchten Genorte.

Die **allelische Diversität** ν eines Genortes gibt Auskunft über die Dispersion der Häufigkeitsverteilung genetischer Varianten und beschreibt damit die Anzahl effektiver Allele (GREGORIUS 1978). Unter effektiven Allelen werden diejenigen verstanden, die mit wesentlich von Null verschiedenen Häufigkeiten auftreten. Sind an dem betrachteten Genort zwei Allele gleich häufig, so wird $\nu = n$, d.h. die Diversität ist in diesem Fall gleich der Anzahl der Allele. Der Minimalwert $\nu = 1$ wird dann erreicht, wenn der betrachtete Genort fixiert ist. Bei Betrachtung mehrerer Genorte läßt sich die **genetische Diversität** als die mittlere effektive Anzahl von Allelen berechnen.

Mit dem genetischen Abstand d (GREGORIUS 1974) und der Populationsdifferenzierung D_j (GREGORIUS and ROBERDS 1986) werden die genetischen Unterschiede zwischen zwei oder mehr als zwei Kollektiven quantifiziert. Der **allelische Abstand** d_0 mißt den Anteil der Allele zweier Kollektive, den man austauschen müßte, um aus der allelischen Struktur des einen die des anderen entstehen zu lassen. Sind die genetischen Strukturen zweier Kollektive identisch, so wird der genetische Abstand $d = 0$; haben sie kein Element gemeinsam, so ist $d = 1$. Der **Genpool-Abstand** mißt entsprechend die Differenzierung des an mehreren Genloci vorhandenen Allelbestands von zwei Kollektiven.

Unter der **Differenzierung** D_j eines Kollektivs von mehreren anderen wird der Anteil an genetischen Varianten verstanden, durch deren Besitz sich das eine Kollektiv von seinem Komplement, d.h. der Vereinigungsmenge aller anderen, unterscheidet. Die **mittlere Differenzierung** δ gibt an, wie stark die Kollektive im Mittel von dem jeweiligen Komplement der übrigen Kollektive differenziert sind.

Das Konzept der Differenzierung läßt sich auch zur Beschreibung der Variation innerhalb einer zu charakterisierenden Einheit verwenden, indem die genetischen Abstände jedes einzelnen Individuums von allen anderen Individuen gemessen werden. Aus dem mittleren Abstand aller Individuen von ihren Komplementen errechnet sich die **Gesamtdifferenzierung** δ_T . Sie kann Werte zwischen 0 und 1 annehmen: Besitzen alle Individuen eines Kollektivs an den betrachteten Genorten die gleichen Allele, so ist $\delta_T = 0$; der Maximalwert von $\delta_T = 1$ wird dann erreicht, wenn sich jedes Individuum an den betrachteten Genorten von allen anderen unterscheidet.

Der Heterozygotenanteil H eines Kollektivs ist der relative Anteil der heterozygoten Genotypen an einem Genort. Bei Betrachtung mehrerer Genorte erhält man als arithmetisches Mittel über diese Loci den **mittleren Heterozygotenanteil** H_a .

3.2.1.2 Ergebnisse

In den Tabellen 3.2 bis 3.5 sind die Ergebnisse der Datenanalyse zur Beschreibung der genetischen Variation innerhalb der Versuchsbestände aufgelistet. Obwohl zwischen den beiden Beständen Unterschiede bezüglich der Anzahl auftretender Allele oder abgeleiteter genetischer Parameter feststellbar sind, ist ein direkter Vergleich der Datensätze aus verschiedenen Gründen wenig informativ. Insbesondere ist zu bedenken, daß es sich hier nicht um natürliche Populationen, sondern um Anpflanzungen handelt und deshalb solche Unterschiede allein aufgrund der entsprechenden genetischen Zusammensetzung des Ausgangsmaterials zustandekommen können. Weiterhin ist aufgrund der unterschiedlichen Individuenzahl in beiden Beständen zu erwarten, daß nicht alle Varianten in beiden Kollektiven auftreten.

Das Kollektiv der Altbäume repräsentiert jeweils den Gesamtbestand, während das Kollektiv der Samen die Nachkommenschaften nur eines Teils der Altbäume umfaßt. Auch die genetischen Strukturen der Samen in den Vegetationsperioden 1998 und 1999 im Bestand „Forstbotanischer Garten“ sind nicht direkt miteinander zu vergleichen, da die Sameneltern der untersuchten Nachkommenschaften nicht identisch sind. Ein Vergleich der in beiden Jahren gleichermaßen untersuchten Nachkommenschaften wird in Abschnitt 3.2.2 vorgenommen.

Tab. 3.2: Anzahl Allele pro Genort (A/L) in den Beständen „Forstbotanischer Garten“ in den Jahren 1998 und 1999, sowie im Bestand „Gartetal“ im Jahr 1998. Angegeben sind jeweils die Zahlen für den Altbestand und die untersuchten Nachkommen (Samen); fettgedruckte Zahlen zeigen ein nachgewiesenes Nullallel am entsprechenden Genort an; die Werte für den Genpool berechnen sich als arithmetisches Mittel der Anzahl der Allele an den zehn Genorten.

	Allele pro Genlocus A/L				
	„Forstbotanischer Garten“			„Gartetal“	
	Alt bäume	Samen 1998	Samen 1999	Alt bäume	Samen 1998
PGI-B	4	4	4	4	4
PGM-B	3	3	3	3	3
PGM-C	3	3	3	3	3
GOT-B	2	3	2	3	4
GOT-C	2	3	3	4	4
IDH-A	1	1	1	2	2
AP-A	5	6	6	5	5
AP-B	3	3	3	4	4
AP-C	4	4	4	2	2
ADH-B	3	3	3	3	3
Genpool	3,0	3,3	3,2	3,3	3,4

Tab. 3.3: Allelische Diversität υ der Alt bäume der Bestände „Forstbotanischer Garten“ und „Gartetal“, sowie der untersuchten Nachkommen (Samen) in den Jahren 1998 und 1999; die Werte für den Genpool berechnen sich als harmonisches Mittel der Diversitäten an den zehn Genorten.

	Allelische Diversität υ				
	„Forstbotanischer Garten“			„Gartetal“	
	Alt bäume	Samen 1998	Samen 1999	Alt bäume	Samen 1998
PGI-B	1,881	1,519	1,670	1,651	1,665
PGM-B	1,568	1,340	1,462	1,220	1,296
PGM-C	2,128	2,115	2,095	1,892	2,271
GOT-B	1,067	1,051	1,045	1,072	1,123
GOT-C	1,371	1,393	1,386	1,504	1,313
IDH-A	1,000	1,000	1,000	1,035	1,068
AP-A	1,264	1,446	1,419	1,253	1,189
AP-B	1,936	1,731	1,742	1,754	1,831
AP-C	1,349	1,320	1,315	1,370	1,479
ADH-B	1,641	1,258	1,356	1,317	1,385
Genpool	1,436	1,357	1,386	1,356	1,392

Tab. 3.4: Gesamtdifferenzierung δ_T innerhalb der Bestände. Angegeben sind die Werte für die Alt bäume der Bestände „Forstbotanischer Garten“ und „Gartetal“, sowie für die untersuchten Nachkommen (Samen) in den Jahren 1998 und 1999; Genpool-Werte berechnen sich als arithmetisches Mittel der Werte für die zehn Genorte.

	Gesamtdifferenzierung δ_T				
	„Forstbotanischer Garten“			„Gartetal“	
	Alt bäume	Samen 1998	Samen 1999	Alt bäume	Samen 1998
PGI-B	0,476	0,342	0,401	0,397	0,399
PGM-B	0,368	0,254	0,316	0,181	0,229
PGM-C	0,539	0,528	0,523	0,474	0,560
GOT-B	0,063	0,049	0,043	0,067	0,109
GOT-C	0,275	0,283	0,279	0,337	0,238
IDH-A	0,000	0,000	0,000	0,034	0,064
AP-A	0,213	0,309	0,296	0,203	0,159
AP-B	0,491	0,423	0,426	0,432	0,454
AP-C	0,263	0,243	0,240	0,272	0,324
ADH-B	0,397	0,205	0,263	0,242	0,278
Genpool	0,309	0,263	0,279	0,264	0,281

Tab. 3.5: Mittlerer Heterozygotenanteil H_a der Altbäume der Bestände „Forstbotanischer Garten“ und „Gartetal“, sowie der untersuchten Nachkommen (Samen) in den Jahren 1998 und 1999; die Werte für den Genpool berechnen sich als arithmetisches Mittel der Heterozygotenanteile an den zehn Genorten.

	Mittlerer Heterozygotenanteil H_a					
	„Forstbotanischer Garten“			„Gartetal“		
	Altbäume	Samen 1998	Samen 1999	Altbäume	Samen 1998	
PGI-B	0,419	0,344	0,445	0,310	0,356	
PGM-B	0,387	0,230	0,258	0,184	0,190	
PGM-C	0,516	0,441	0,483	0,437	0,571	
GOT-B	0,065	0,046	0,044	0,057	0,112	
GOT-C	0,129	0,243	0,208	0,230	0,190	
IDH-A	0,000	0,000	0,000	0,034	0,055	
AP-A	0,161	0,317	0,270	0,195	0,083	
AP-B	0,516	0,376	0,368	0,552	0,422	
AP-C	0,194	0,194	0,178	0,230	0,316	
ADH-B	0,323	0,219	0,243	0,195	0,264	
Genpool	0,271	0,241	0,250	0,242	0,256	

Bei einem Vergleich der Anzahl der Allele pro Genort des Kollektivs der Altbäume und des entsprechenden Kollektivs der Samen fällt die durchschnittlich höhere Anzahl nachgewiesener Allele unter den Nachkommen auf. Da es sich bei beiden Beständen um Vollaufnahmen handelt, liefert bereits dieses einfache Maß Hinweise auf Pollentransport von außerhalb des Bestandes. Dies äußert sich im Bestand „Forstbotanischer Garten“ wesentlich deutlicher als im Bestand „Gartetal“, denn zum einen ist die Gesamtzahl der Altbäume und damit auch die Zahl der in der Elterngeneration vertretenen Allele geringer, zum anderen ist dieser Bestand reproduktiv weniger stark isoliert. Mit einer Ausnahme sind alle Allele der Altbäume auch unter den Nachkommen vertreten; lediglich am Genort PGI-B in der Vegetationsperiode 1998 sind die jeweils vier nachgewiesenen Allele nicht identisch. Während im Kollektiv der Altbäume die Allele B_2 , B_3 , B_4 und B_5 vertreten sind, konnten in den untersuchten Nachkommenschaften die Allele B_1 , B_2 , B_4 und B_5 beobachtet werden¹.

Die Anzahl effektiver Allele ν liegt bei Altbäumen und Samen in beiden Bestände zwischen $\nu = 1,356$ und $\nu = 1,436$ im Mittel aller Genorte. Der Mittlere Heterozygotenanteil beträgt etwa 25 %, und die Gesamtdifferenzierung des Genpools nimmt innerhalb der Bestände Werte zwischen $\delta_T = 0,263$ und $\delta_T = 0,309$ ein.

¹ Von Baum 22 als Träger des Allels 3 ließen sich im Jahr 1998 aufgrund geringer Samenproduktion keine Samen ernten.

3.2.2 Vergleich der genetischen Strukturen von Nachkommen in zwei Vegetationsperioden

Der genetischen Variation einer Population oder eines Bestandes wird von der Praxis eine große Bedeutung beigemessen. Insbesondere bei der Produktion von Saatgut wird dessen genetische Information zunehmend zum Qualitätsmerkmal. Eine hohe genetische Variation des Saatguts erscheint beispielsweise dann wünschenswert, wenn Anpassungsfähigkeit an verschiedene Umweltbedingungen als Eigenschaft angestrebt wird. In der Regel wird man davon ausgehen, daß die genetische Information eines Bestandes (z.B. einer Samenplantage) in aufeinanderfolgenden Vegetationsperioden in ähnlicher Weise an die Nachkommen weitergegeben wird und das Merkmal „genetische Variabilität“ somit reproduzierbar ist. Nur wenige Informationen liegen darüber vor, ob dies tatsächlich zutrifft. Eine Untersuchung zu dieser Frage wurde beispielhaft an 14 Feldahorn-Bäumen durchgeführt und wird im folgenden beschrieben.

3.2.2.1 Material und Methode

Für die Untersuchung der genetischen Strukturen von Nachkommen von *A. campestre* wurden 14 Bäume des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ sowohl im Herbst 1998 als auch im Herbst 1999 beerntet. Die Nachkommenschaften wurden hinsichtlich der genetischen Variation ihrer Enzymgenloci analysiert. Die Anzahl der für jeden Baum untersuchten Samen und damit die Stichprobengröße kann Tabelle 3.7 entnommen werden. Die Gesamtzahl aller untersuchten Samen beläuft sich für 1998 auf 564 Samen, für 1999 auf 420 Samen. Die Berechnung der Allel- und Genotyphäufigkeiten sowie des genetischen Abstands d_0 erfolgte mit dem statistischen Auswertungsprogramm GSED (GILLET 1998). Um die genotypischen Strukturen der Samen aus beiden Vegetationsperioden miteinander zu vergleichen, wurde für jeden Baum und jeden Genort sowie für die Gesamtstichproben ein Homogenitätstest durchgeführt. Die Berechnung erfolgte mit dem „exact two-tailed unconditional test of homogeneity (independence)“ (GILLET, pers. Mitteilung; Computerprogramm „Homogen“), der im Gegensatz zum X^2 - oder G-Test Unterschiede aufgrund von Allelen mit geringen Häufigkeiten weniger stark bewertet.

3.2.2.2 Ergebnisse

Anzahl beobachteter Allele und Allelhäufigkeiten

In den Samenstichproben der Jahre 1998 und 1999 traten an zehn Genorten insgesamt 34 Allele (einschließlich Nullallele) auf (33 Allele im Jahr 1998, im Jahr darauf 31 Allele). Alle Nullallele wurden in beiden Absaaten gleichermaßen identifiziert. Insgesamt wurden 30 Allele sowohl 1998 als auch 1999 nachgewiesen (Tab. 3.6).

Tab. 3.6: In den Jahren 1998 und 1999 im Bestand „Forstbotanischer Garten“ nachgewiesene Allele. + = Allel nachgewiesen, - = Allel nicht nachgewiesen.

Genort	Allel	1998	1999	Genort	Allel	1998	1999	
PGI-B	1	+	-	IDH-A	1	+	+	
	2	+	+		AP-A	0	+	+
	3	-	+			1	+	+
	4	+	+			2	+	+
	5	+	+			3	+	+
PGM-B	0	+	+	4	+	+		
	1	+	+	5	+	+		
	2	+	+	AP-B	1	+	+	
PGM-C	1	+	+		2	+	+	
	2	+	+		3	+	+	
	3	+	+	AP-C	0	+	+	
GOT-B	2	+	+		1	+	+	
	3	+	-		2	+	+	
	5	+	+	3	+	+		
GOT-C	1	+	+	ADH-B	1	+	-	
	2	+	+		2	+	+	
	3	+	+		3	+	+	

Die beiden Stichproben unterscheiden sich durch das Vorkommen von vier Allelen in jeweils nur einer der beiden Absaaten. Bei diesen handelt es sich um seltene Varianten, so daß ihr Fehlen bzw. Vorkommen auf die Stichprobengröße zurückgeführt werden kann, zumal drei dieser Allele in der Absaat 1998 (größere Anzahl untersuchter Samen) nachgewiesen wurden. In beiden Jahren waren stets dieselben Allele häufig bzw. selten, es kam also nicht zu einer veränderten Rangfolge der Häufigkeiten von Allelen (Abb. 3.7).

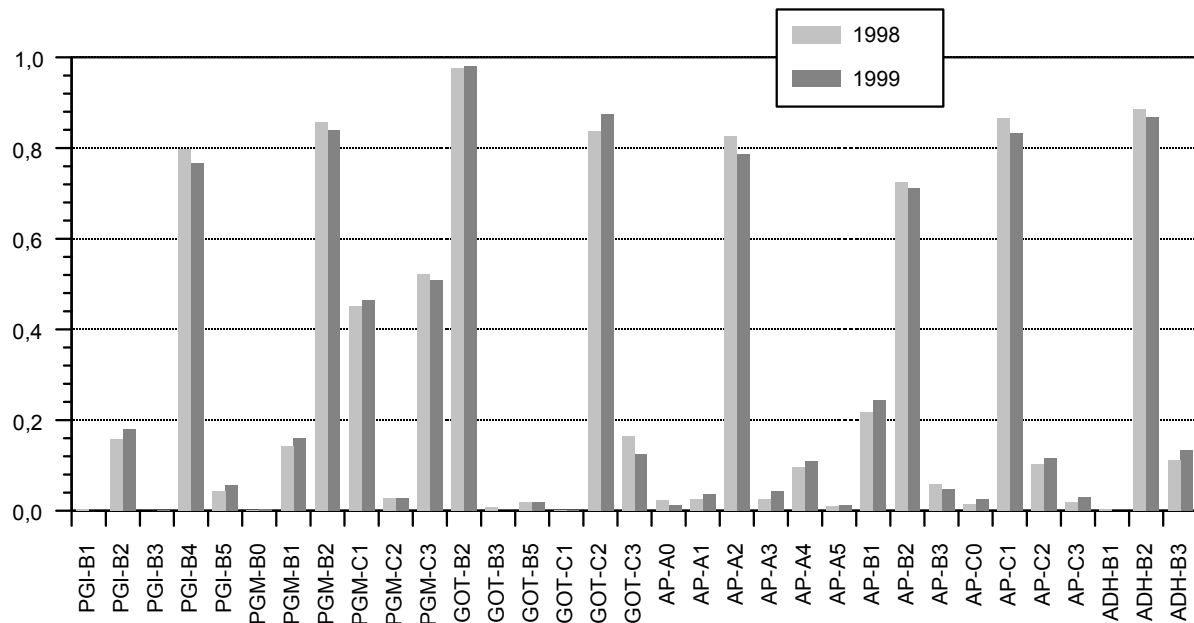


Abb. 3.7: Relative Allelhäufigkeiten von 14 Nachkommenschaften des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ in den Jahren 1998 und 1999.

Wenngleich die Verteilung der Allele im Bestand in beiden Jahren recht homogen erscheint, können sich Anzahl und Häufigkeit von Allelen bei einzelnen Bäumen auffällig unterscheiden, wie das Beispiel von Baum 4 verdeutlichen soll. Bei diesem Baum fällt auf, daß bei gleicher Stichprobengröße (jeweils 30 Samen) sechs seltene Varianten an fünf Genorten nur im Jahr 1999 nachgewiesen werden konnten (Abb. 3.8). Für der Entstehung solcher Unterschiede müssen andere Faktoren als lediglich Stichprobeneffekte verantwortlich sein. So ist es denkbar, daß in beiden Jahren unterschiedliche Polleneltern effektiv wurden oder ähnliche Paarungspartner in sehr unterschiedlichem Ausmaß genetische Information zur Folgegeneration beigetragen haben.

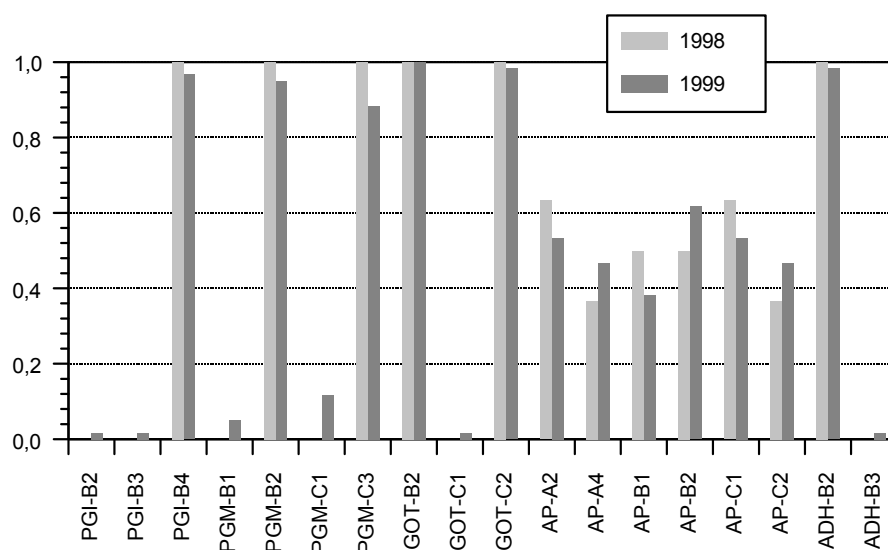


Abb. 3.8: Relative Allelhäufigkeiten in den Nachkommenschaften von Baum 4 des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ in den Jahren 1998 und 1999.

Vergleich der genotypischen Strukturen in den Nachkommenschaften 1998 und 1999

Eine wichtige Eigenschaft von Saatgut ist seine genotypische Struktur, denn in ihr kommen die Effekte des Paarungssystems zum Ausdruck. Die Frage, ob charakteristische Genotyphäufigkeiten in verschiedenen Vegetationsperioden gleichermaßen auftreten, oder ob Unterschiede feststellbar sind, die ein signifikantes Ausmaß annehmen, kann mit statistischen Tests geprüft werden. Im vorliegenden Fall wurden die Genotyphäufigkeiten der Gesamtsamenpopulationen sowie die der Samen eines jeden Baumes in beiden Jahren getestet, um eventuell auftretende statistisch signifikante Abweichungen der tatsächlich beobachteten Werte von der erwarteten Gleichverteilung zu entdecken. Die Ergebnisse des Tests sind in Tabelle 3.7 aufgeführt.

Mit dem genotypischen Abstand d_0 werden die Unterschiede bezüglich der Art und Häufigkeit auftretender Genotypen unter den Samen aller Bäume und denen einzelner Bäume in beiden Jahren quantifiziert. Sie sind in Tabelle 3.8 aufgelistet.

Beim Vergleich der genotypischen Strukturen der Nachkommenschaften *einzelner Bäume* in den aufeinanderfolgenden Jahren lassen sich unterschiedliche Tendenzen erkennen. Bei sieben Individuen ist an keinem Genort eine Signifikanz feststellbar. Die übrigen sieben Bäume weisen mindestens an einem Genort geringe bis zum Teil hochsignifikante Abweichungen auf, die sich auch in entsprechend hohen Werten ihrer genetischen Abstände an diesen Genorten widerspiegeln. Betrachtet man die genotypische Struktur der *Gesamtstichproben* der Jahre 1998 bzw. 1999 (alle Nachkommen der 14 Bäume), so läßt sich an keinem Genort eine signifikante Abweichung (5%-Niveau) der beobachteten Genotyphäufigkeiten von den erwarteten Verteilungen feststellen. Bei insgesamt 114 durchgeführten Tests lag die Überschreitungswahrscheinlichkeit lediglich in 8 Fällen (d.i. 7 %) bei einem Wert < 5 %. Demnach sind die Unterschiede insgesamt als sehr gering einzustufen. Entsprechend klein sind die genotypischen Abstände zwischen den Gesamtstichproben beider Jahre (Maximalwert 7,5 %).

Tab. 3.7: Ergebnis des "exact two-tailed unconditional test of homogeneity" (GILLET, pers. Mitteilung; Computerprogramm "Homogen") der Genotypverteilung der Samen von 14 Bäumen in den Jahren 1998 bzw. 1999. N = Anzahl untersuchter Samen 1998/1999; Ges. = Gesamt-Stichprobe 1998/1999; P = Überschreitungs-Wahrscheinlichkeit; Sign. = Signifikanzlevel: 0,05 (*), 0,01 (**), 0,001 (***) ; n.s. = nicht signifikant; n. test. = nicht testbar (Genort ohne Variation).

Baum	N	PGI-B		PGM-B		PGM-C		GOT-B		GOT-C		IDH-A		AP-A		AP-B		AP-C		ADH	
		P	Sign.	P	Sign.	P	Sign.	P	Sign.	P	Sign.	P	Sign.	P	Sign.	P	Sign.	P	Sign.	P	Sign.
1	60/30	0,653	n.s.	0,811	n.s.	1,000	n.s.	n.test	-	1,000	n.s.	n.test	-	0,856	n.s.	0,990	n.s.	0,709	n.s.	0,867	n.s.
2	30/30	0,228	n.s.	0,119	n.s.	0,020	*	n.test	-	n.test	-	n.test	-	0,290	n.s.	0,143	n.s.	0,917	n.s.	0,081	n.s.
3	34/30	0,131	n.s.	0,213	n.s.	0,937	n.s.	n.test	-	0,757	n.s.	n.test	-	0,711	n.s.	0,600	n.s.	0,669	n.s.	0,867	n.s.
4	30/30	0,469	n.s.	0,373	n.s.	0,012	*	n.test	-	0,632	n.s.	n.test	-	0,859	n.s.	0,352	n.s.	0,876	n.s.	0,639	n.s.
5	50/30	0,951	n.s.	0,832	n.s.	0,995	n.s.	n.test	-	0,506	n.s.	n.test	-	0,592	n.s.	0,082	n.s.	0,178	n.s.	0,427	n.s.
6	45/30	0,738	n.s.	0,898	n.s.	0,968	n.s.	0,050	*	0,107	n.s.	n.test	-	0,009	**	0,248	n.s.	0,637	n.s.	0,380	n.s.
7	15/30	0,967	n.s.	0,968	n.s.	0,991	n.s.	n.test	-	0,690	n.s.	n.test	-	0,605	n.s.	1,000	n.s.	n.test	-	0,822	n.s.
9	70/30	0,000	***	0,946	n.s.	0,566	n.s.	n.test	-	0,441	n.s.	n.test	-	0,623	n.s.	0,949	n.s.	0,593	n.s.	0,914	n.s.
14	30/30	0,370	n.s.	0,978	n.s.	0,992	n.s.	n.test	-	0,732	n.s.	n.test	-	0,793	n.s.	0,980	n.s.	0,410	n.s.	0,738	n.s.
16	30/30	0,782	n.s.	0,959	n.s.	0,974	n.s.	0,640	n.s.	0,802	n.s.	n.test	-	0,963	n.s.	0,901	n.s.	0,487	n.s.	0,934	n.s.
18	50/30	0,102	n.s.	0,525	n.s.	0,017	*	n.test	-	0,877	n.s.	n.test	-	0,113	n.s.	0,567	n.s.	0,356	n.s.	0,637	n.s.
23	30/30	0,761	n.s.	0,965	n.s.	0,983	n.s.	0,626	n.s.	0,434	n.s.	n.test	-	0,585	n.s.	0,888	n.s.	0,718	n.s.	0,829	n.s.
25	45/30	0,802	n.s.	0,779	n.s.	0,537	n.s.	0,637	n.s.	0,501	n.s.	n.test	-	0,335	n.s.	0,825	n.s.	0,465	n.s.	0,038	*
26	45/30	0,000	***	0,059	n.s.	0,588	n.s.	n.test	-	0,284	n.s.	n.test	-	0,071	n.s.	0,680	n.s.	0,903	n.s.	0,955	n.s.
Ges.	564/420	1,000	n.s.	0,859	n.s.	0,726	n.s.	0,281	n.s.	0,348	n.s.	n.test	-	0,997	n.s.	1,000	n.s.	1,000	n.s.	0,489	n.s.

Tab. 3.8: Genotypische Abstände d_0 von 14 Einzelbaumnachkommenschaften sowie der Gesamtstichprobe zwischen den Jahren 1998 und 1999. Genp. = Genpool; N_{ges} = Gesamtstichprobe.

Genotypische Abstände d_0										
Baum	PGI-B	PGM-B	PGM-C	GOT-B	GOT-C	IDH-A	AP-A	AP-B	AP-C	ADH-A
1	0,217	0,033	0,033	0,000	0,000	0,000	0,050	0,077	0,071	0,017
2	0,200	0,133	0,367	0,000	0,000	0,000	0,133	0,233	0,100	0,200
3	0,255	0,190	0,075	0,000	0,098	0,000	0,055	0,090	0,233	0,004
4	0,067	0,100	0,233	0,000	0,033	0,000	0,133	0,233	0,100	0,033
5	0,093	0,042	0,040	0,000	0,097	0,000	0,242	0,211	0,140	0,089
6	0,211	0,022	0,067	0,167	0,133	0,000	0,400	0,256	0,022	0,144
7	0,033	0,100	0,076	0,000	0,033	0,000	0,233	0,000	0,000	0,169
9	0,595	0,017	0,148	0,000	0,148	0,000	0,067	0,005	0,043	0,010
14	0,167	0,033	0,067	0,000	0,067	0,000	0,033	0,033	0,167	0,100
16	0,067	0,100	0,033	0,122	0,067	0,000	0,033	0,067	0,133	0,033
18	0,133	0,133	0,247	0,000	0,107	0,000	0,293	0,240	0,104	0,020
23	0,167	0,033	0,067	0,033	0,133	0,000	0,133	0,133	0,067	0,033
25	0,111	0,067	0,133	0,022	0,111	0,000	0,189	0,078	0,044	0,244
26	0,444	0,322	0,167	0,000	0,122	0,000	0,278	0,033	0,022	0,011
$N_{ges.}$	0,075	0,019	0,062	0,015	0,068	0,000	0,074	0,045	0,044	0,028

3.2.3 Zusammenfassung

- Bei Betrachtung des Kollektivs *aller Samen* der in den Jahren 1998 und 1999 untersuchten Bäume sind die Unterschiede sowohl der Allel- als auch der Genotyphäufigkeiten in beiden Vegetationsperioden sehr gering.
- Die Rangfolge der Allelhäufigkeiten ist in beiden Jahren identisch.
- Abhängig von der Stichprobengröße ist zu erwarten, daß seltene Allele in den Absaaten verschiedener Jahre fehlen können.
- Die Genotyphäufigkeiten der Nachkommenschaften *einzelner* Bäume können sich in seltenen Fällen in verschiedenen Jahren signifikant unterscheiden.
- Neben der Stichprobengröße ist wenigstens in Einzelfällen ein Einfluß des Paarungsmusters, das sich von Jahr zu Jahr unterscheiden kann, auf die Anzahl und Häufigkeit nachgewiesener Allele und die genotypischen Strukturen in Nachkommenschaften zu erwarten.

3.2.4 Diskussion

Genetische Strukturen von A. campestre im Vergleich mit anderen Arten

Ein Vergleich genetischer Strukturen von Populationen verschiedener Arten ist nur begrenzt möglich, da in den Untersuchungen i.d.R. kaum die gleichen Enzymsysteme und selten eine gleiche Anzahl von Genorten analysiert werden. Die Werte für genetische Variationsparameter fallen stets niedriger aus, wenn auch monomorphe Genorte in die Analyse einbezogen werden, als bei Betrachtung nur der polymorphen Genorte. Trotz der genannten Einschränkungen ist der Vergleich mit anderen Arten nützlich, um die beobachtete Variation in diesem Falle des Feldahorns besser einschätzen zu können. Allerdings sei auch an dieser Stelle nochmals darauf hingewiesen, daß die beiden Versuchsbestände

aus Anpflanzungen hervorgegangen sind und daher keine Aussagen über die genetische Struktur natürlicher Populationen des Feldahorns getroffen werden können.

In Tabelle 3.9 sind einige genetische Parameter für die Variation innerhalb von Populationen von Laubgehölzarten oder übergeordneten Gruppen von Pflanzen unter Angabe der Literatur, der die Werte entnommen wurden, zusammengestellt.

Tab. 3.9: Genetische Variation innerhalb von Populationen langlebiger Holzpflanzen auf der Basis von Alloenzym-Untersuchungen. Die Angaben sind folgenden Literaturstellen entnommen: (a) HAMRICK et al. 1992 (Übersichtsartikel); (b) MÜLLER-STARCK 1991 (Übersichtsartikel); (c) PERRY and KNOWLES 1989; (d) FORÉ et al. 1992 a; FORÉ et al. 1992 b; RUSANEN et al. 2000. A/L = Allele pro Genlocus; ν = Diversität (= Anzahl effektiver Allele); H_e = expected heterozygosity, „erwartete Heterozygotie“ (NEI 1973; = δ_T). Für *A. campestre* wurde das arithmetische Mittel für die Altbäume beider Bestände gebildet.

Kategorie/Art	durchschnittliche Anzahl unters. Genorte	Prozent polymorpher Genorte	A/L	Diversität ν (Anz. effekt. Allele)	H_e (= δ_T)
Gymnospermen ^(a)	17,3	53,4	1,83	1,2	0,151
Angiospermen ^(a)	18,9	45,1	1,68	1,2	0,143
Arten der gemäßigten Breiten ^(a)	21,3	49,2	1,81	1,2	0,145
tierbestäubte Arten mit gemischtem Paarungssystem ^(a)	18,7	17,2	1,21	1,06	0,035
<i>Castanea sativa</i> ^(b)	14,6	-	1,9	-	-
<i>Fagus sylvatica</i> ^(b)	5,6	-	2,3	-	-
<i>Quercus ilex</i> ^(b)	5,0	-	2,6	-	-
<i>Acer saccharum</i> ^(c)	11,0	63,6	1,95	-	-
^(d)	8,0	100	1,1-3,0	-	0,15
<i>Acer platanoides</i> ^(e)	14	53,9	-	-	0,128
	9	100	1,92	-	-
<i>A. campestre</i>	10,0	100,0	3,15	1,4	0,287

Im Vergleich zu den größeren Gruppen langlebiger Holzgewächse, insbesondere der Angiospermen und tierbestäubten Arten mit einem gemischten Paarungssystem (HAMRICK et al. 1992), einer Kategorie, der auch *A. campestre* zuzuordnen ist, ist die Variation in den untersuchten Beständen des Feldahorns hoch. Die Ursachen sind jedoch wie bereits angesprochen v.a. darin zu suchen, daß in die genannten Untersuchungen monomorphe Genorte einbezogen wurden. Das Gleiche gilt für die von MÜLLER-STARCK (1991) zitierten Arbeiten über Eßkastanie (*Castanea sativa*), Rotbuche (*Fagus sylvatica*) und Steineiche (*Quercus ilex*). Nach HAMRICK et al. (1992) beträgt die Anzahl der Allele pro *polymorphem* Genort im Durchschnitt 2,93 für Gymnospermen und 2,86 für Angiospermen. Aus der Familie der Ahorngewächse sind erst wenige Arten untersucht worden. So wird in der Arbeit von RUSANEN et al. (2000) ein Überblick über die genetische Variation beim Spitzahorn (*A. platanoides*) in Finnland gegeben. Vor allem aber der vorwiegend von Bienen bestäubte Zuckerahorn (*A. saccharum*) ist Gegenstand zahlreicher auf Alloenzymen basierender Studien (PERRY and KNOWLES 1989; PERRY and KNOWLES 1991; GEBUREK and KNOWLES 1992; YOUNG et al. 1993; YOUNG and MERRIAM 1994). In die Untersuchungen von FORÉ et al. (1992 a; 1992 b) gingen lediglich polymorphe Genorte ein; dabei fanden die Autoren in verschiedenen Altersklassen einen maximalen

Wert von 3,0 Allelen pro Genort. Bei einem Vergleich der Gesamtdifferenzierung δ_T (H_e) innerhalb der Populationen bzw. Bestände weist *A. campestre* deutlich höhere Werte als *A. saccharum* auf.

Genetische Strukturen von Nachkommen in zwei Vegetationsperioden

Der Vergleich der genetischen Strukturen von 14 Bäumen in zwei aufeinanderfolgenden Vegetationsperioden ergab für einige Einzelbaumnachkommenschaften signifikante Unterschiede bezüglich der Genotyphäufigkeiten an einigen Genorten. Betrachtet man jedoch die Allelhäufigkeiten der aus den Samen aller 14 Bäume zusammengesetzten Kollektive, so sind die Unterschiede in beiden Jahren außerordentlich gering. Dieses Ergebnis deutet darauf hin, daß einerseits die Bedingungen zur Zeit der Reproduktion nicht für jeden Baum in jedem Jahr gleich sind, andererseits dadurch bedingte Unterschiede genetischer Strukturen auf Bestandesebene nivelliert werden.

In welchem Ausmaß sich im Einzelfall eine Stichprobe aus der Nachkommenschaft eines Baumes in zwei Jahren unterscheidet, kann von mehreren Faktoren abhängen. Abgesehen von der Stichprobengröße ist ein besonderer Einfluß von der Blühstetigkeit *aller* Bäume des Bestandes zu erwarten, denn durch den Blühverlauf wird die Gruppe der möglichen Paarungspartner eingegrenzt, und ein unterschiedlicher Blühverlauf in verschiedenen Jahren könnte die Paarung mit anderen Bäumen ermöglichen. Weiterhin kann es zu jährlich schwankenden Witterungsbedingungen mit einer Beeinflussung des Blühtermins sowie der Art und Anzahl der als Pollenvektoren aktiven Insekten kommen. Alle genannten Faktoren können zu einer ungleichen Zusammensetzung individueller effektiver Pollenwolken in verschiedenen Jahren beitragen, so daß sich die genetischen Strukturen der Nachkommen eines einzelnen Baums entsprechend unterscheiden. Auf der Ebene des Bestandes werden solche Unterschiede z.T. wieder ausgeglichen, weil es hier nicht darauf ankommt, Pollen an einen bestimmten, sondern an einen beliebigen Samenerter zu übertragen, um die Weitergabe der genetischen Information an die nächste Generation zu sichern.

Für die Praxis der Gewinnung von Saatgut ist die Kenntnis solcher Zusammenhänge entscheidend, denn aus Gründen der Wirtschaftlichkeit wird vorrangig die starke Beerntung weniger Individuen betrieben. Soll sichergestellt werden, daß die genetische Information der Altbäume möglichst vollständig im Saatgut repräsentiert ist, empfiehlt sich die Beerntung gleicher Anteile möglichst vieler bzw. aller Individuen eines Bestandes.

4 Untersuchungen zum Reproduktionssystem

4.1 Morphologie der Blüten und Blühverlauf

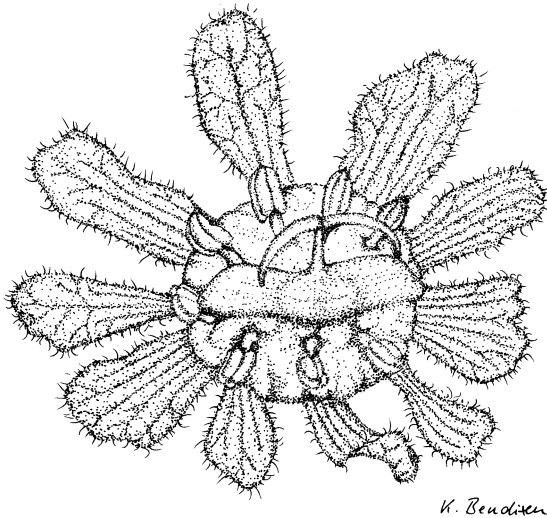
Im folgenden Kapitel werden eigene Untersuchungen zur Morphologie der Blüten und zum Blühverhalten von *A. campestre* vorgestellt. Die Beobachtungen wurden in zwei aufeinanderfolgenden Blühperioden (Frühjahr 1999 und 2000) im Bestand „Forstbotanischer Garten“ durchgeführt.

4.1.1 Morphologie der Blüten und Blütenstände und Blühverlauf innerhalb von Blütenständen

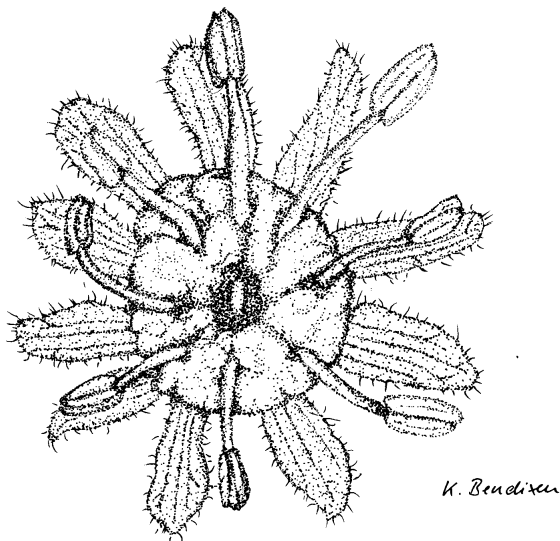
4.1.1.1 Morphologie der Blüten

Etwa Mitte bis Ende April beginnen sich beim Feldahorn die Knospenschuppen zu öffnen und ein Knäuel aus unscheinbaren grünen Blütenknospen wird sichtbar. Im Verlauf der nächsten Tage streckt sich die Infloreszenzachse und die ersten Laubblätter beginnen, sich zu entfalten. Nur wenig später

♀



♂



öffnen sich die ersten unscheinbaren, gelblich-grünen Blüten. Sie erreichen einen Durchmesser von etwa 1 cm, sind radiärsymmetrisch aufgebaut und tragen fünf freie Kelchblätter, fünf freie Kronblätter und acht freie Staubblätter innerhalb des großen, ringförmigen Diskus, welcher der Nektarproduktion dient. Der Fruchtknoten, der in den männlichen Blüten nur als Rudiment vorhanden ist, ist oberständig und besteht bei den weiblichen Blüten aus zwei miteinander verwachsenen Fruchtblättern, aus denen später die nußartige, geflügelte Spaltfrucht hervorgeht [Blütenformel: $*K_5 C_5 A_8 G_{(2)}$]. Die Staubblätter der männlichen Blüten sind auffällig und ragen über den Rand des Perianths heraus. Bei den weiblichen Blüten bleiben sie deutlich kürzer und wirken gegenüber dem stark entwickelten zweiarbigen Fruchtknoten fast unscheinbar (Abb. 4.1). Bei vielen Bäumen folgt auf die erste männliche Blühphase (σ_1) eine zweite Phase mit männlichen Blüten (σ_{II}). Diese lassen sich auch morphologisch von denen der ersten Phase unterscheiden, denn die Reduktion des Gynoeceums ist bei ihnen weniger weit fortgeschritten, so daß mit Hilfe einer Lupe ein winziger zweiarbiger Griffel zu erkennen ist.

Abb. 4.1: Weibliche und männliche Blüte von *A. campestre* in Aufsicht. Deutlich zu erkennen sind der ausgeprägte geflügelte Fruchtknoten und die reduzierten Staubblätter der weiblichen Blüte sowie die langen Staubblätter und das reduzierte Gynoeceum der männlichen Blüte.

4.1.1.2 Aufbau der Blütenstände und Blühverlauf innerhalb von Blütenständen

Die Blüten des Feldahorns treten zu aufrechten, zusammengesetzten Infloreszenzen zusammen. Innerhalb der Blütenstände können die männlichen und weiblichen Blüten unterschiedlich angeordnet sein. Um die Verteilung der Geschlechter und den Blühverlauf zu studieren, wurden Zweige von sieben Bäumen zur Beobachtung ins Labor gestellt. Von 21 Infloreszenzen wurden Blühverlauf und Geschlecht der Blüten aufgezeichnet.

Aufbau einer Infloreszenz

Der Blütenstand des Feldahorns gleicht im Aufbau einer Rispe. Die Hauptachse endet mit einer Terminalblüte (Abb. 4.2). Von der Hauptachse gehen Seitenzweige erster Ordnung und von diesen Seitenzweige zweiter Ordnung usw. ab. Während die Seitenzweige erster Ordnung am basalen Ende der Hauptachse entsprechend dem Aufbau der Sproßachse gegenständig sind, verliert sich dieses Muster, wenn die Zweige näher am terminalen Ende inseriert sind. Alle Verzweigungen enden jeweils mit einer Blüte (laterale Terminalblüte). Da die Blüten der einzelnen Rispenäste in etwa in einer Ebene enden, werden die Infloreszenzen des Feldahorns auch als Doldenrispen bezeichnet. Die Anzahl der Knospen bzw. Blüten eines Blütenstandes variiert beträchtlich und liegt im typischen Fall zwischen 10 und 20 Knospen.

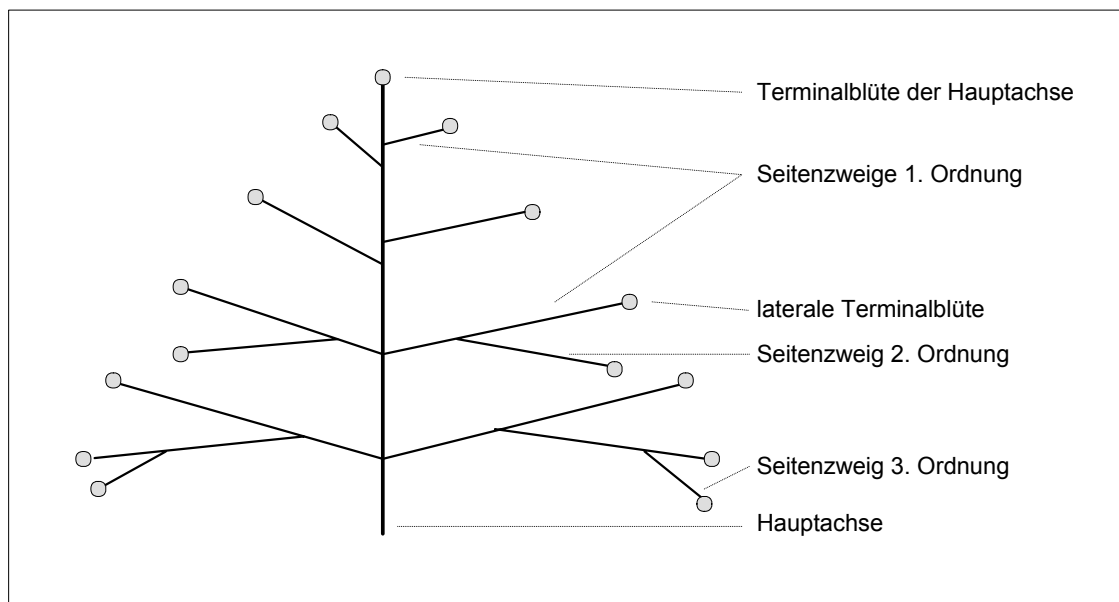


Abb. 4.2: Schema eines Blütenstandes von *A. campestre*.

Blühverlauf und Verteilung der Geschlechter innerhalb einer Infloreszenz

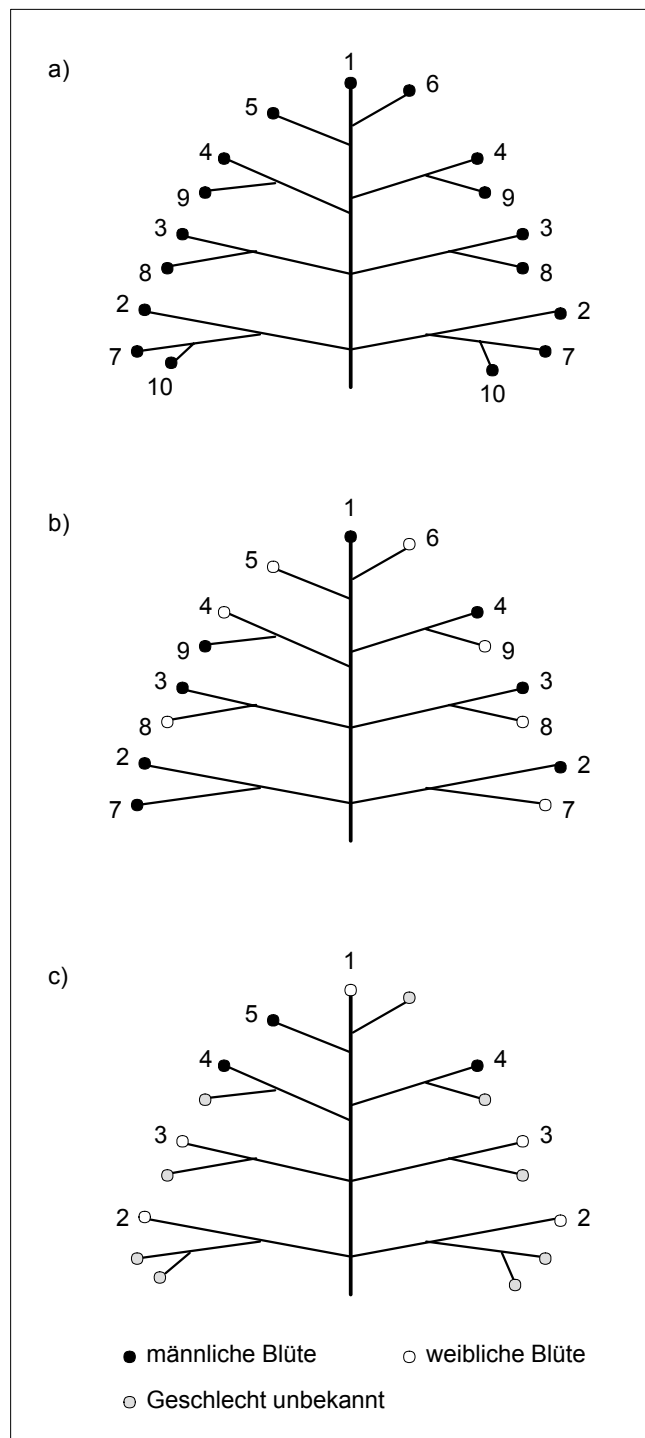


Abb. 4.3: Beispiele für die Verteilung von Blüten innerhalb von Infloreszenzen von *A. campestre*. Die Zahlenfolge entspricht der zeitlichen Abfolge des Aufblühens der Knospen. (a) Infloreszenz mit männlichen Blüten. (b) Infloreszenz mit männlichen und weiblichen Blüten in unregelmäßiger Abfolge. (c) Infloreszenz mit zunächst weiblicher, anschließend männlicher Blühphase.

Innerhalb einer Infloreszenz folgt das Aufblühen der Knospen einem typischen zeitlichen und räumlichen Muster (Abb. 4.3). Zunächst öffnet sich die Blüte der Hauptachse. Es folgen diejenigen der Seitenzweige erster Ordnung, beginnend mit denen, die an der Basis des Blütenstandes inseriert sind. Der Blühimpuls schreitet in Richtung des terminalen Endes der Infloreszenz fort. Nach den Knospen der Seitenzweige erster Ordnung beginnt die Blüte der Seitenzweige zweiter Ordnung etc. nach dem gleichen Muster; zunächst öffnen sich also die dem basalen Ende zunächst gelegenen Knospen, als letzte diejenigen am terminalen Ende. Sowohl im Freiland als auch im Versuch blieben jeweils einige Knospen geschlossen oder öffneten sich nicht vollständig und verwelkten schließlich. Sie konnten keinem Geschlecht zugeordnet werden. Dieses Grundmuster des Blühverlaufs ist sehr regelmäßig zu beobachten, jedoch können auch Abweichungen auftreten. Aus diesen Beobachtungen geht hervor, daß die Position der männlichen und weiblichen Blüten innerhalb des Blütenstandes entscheidend für die Ausbildung zeitlich getrennter Blühphasen eines Individuums ist.

In dem oben angeführten Versuch im Labor wurden verschiedene Typen von Infloreszenzen gefunden, wobei die überwiegende Zahl nur männliche Blüten trug (13 Blütenstände). In zwei Fällen folgte auf eine männliche Terminalblüte eine Phase gleichzeitig geöffneter männlicher und weiblicher Blüten. In einem anderen Fall war eine männliche Phase von einer anschließenden weiblichen Phase klar getrennt. Auch der umgekehrte

Fall einer weiblichen und einer daran anschließenden männlichen Phase wurde bei drei verschiedenen Blütenständen eines Baumes beobachtet. Bei zwei Infloreszenzen eines weiteren Baums öffnete sich lediglich die terminale Knospe. Sie war männlich bei dem einen und weiblich bei dem anderen Blütenstand. Rein weibliche Infloreszenzen wurden nicht beobachtet.

4.1.2 Blühverlauf in einem Feldahorn-Bestand in zwei Vegetationsperioden

Auf der Ebene des einzelnen Baumes führt die zeitliche Trennung von Blüten verschiedenen Geschlechts zu einem für diesen Baum charakteristischen Blühmuster aus männlichen, weiblichen und gemischtgeschlechtlichen (kosexuellen) Phasen. Aus dem Blühmuster jedes einzelnen Baums wiederum ergibt sich ein für die Population insgesamt charakteristischer Blühverlauf. Im folgenden Abschnitt wird die Untersuchung der Blühverläufe im Bestand „Forstbotanischer Garten“ in zwei aufeinanderfolgenden Vegetationsperioden vorgestellt. Im ersten Abschnitt wird der allgemeine Verlauf der Blühperioden in den Jahren 1999 und 2000 beschrieben; im zweiten Abschnitt werden beide miteinander verglichen.

4.1.2.1 Material und Methode

Für die Durchführung der Blühbeobachtungen wurde der Bestand „Forstbotanischer Garten“ ausgewählt. Durch die räumliche Nähe zum Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung war es möglich, alle 31 Bäume des Bestandes an jedem Tag während der gesamten Blühperiode zu kontrollieren. Dabei wurde für jeden Baum protokolliert, wann die ersten Blüten erschienen, welches Geschlecht sie besaßen, ob sich weitere Blühphasen anderen oder desselben Geschlechts anschlossen und wie lange die Phasen und die Blühperiode des Baumes insgesamt andauerte. Es wurde auch versucht, die Intensität der Blüte zu schätzen, indem u.a. darauf geachtet wurde, wann der Hauptteil der Knospen aufgeblüht war, ob bereits Blüten verwelkt waren, wann der überwiegende Teil der Blüten verwelkt war etc. Die Kontrolle erfolgte wenn möglich immer an mehreren Zweigen aus verschiedenen Kronenbereichen eines Baumes. Insbesondere bei großen Bäumen war es jedoch oftmals nicht möglich, das Geschlecht von Blüten aus den oberen Kronenbereichen festzustellen, so daß die anhand der untersten Zweige erhobenen Daten als eine Annäherung an die tatsächlichen Verhältnisse verstanden werden müssen.

4.1.2.2 Blühverlauf im Frühjahr 1999

Im Verlauf der Blühperiode 1999 wurden 31 blütentragende Bäume im Bestand „Forstbotanischer Garten“ kartiert und ihr Blühverlauf kontrolliert. Überwiegend handelte es sich dabei um mehrere Jahre alte Bäume mit einem reichlichen Ansatz an Blütenknospen. Wenige Bäume waren als aufkommender Jungwuchs anzusehen, der teilweise im Schatten älterer Bäume stand und in der Regel einen nur geringen Knospenansatz aufwies. Für die folgenden Ausführungen und den späteren

Vergleich mit der Blühperiode 2000 wurden 24 Bäume ausgewählt, von denen in beiden Jahren ausreichende Daten erhoben werden konnten². Ihr Blühverlauf ist im unteren Teil der Abb. 4.4 dargestellt.

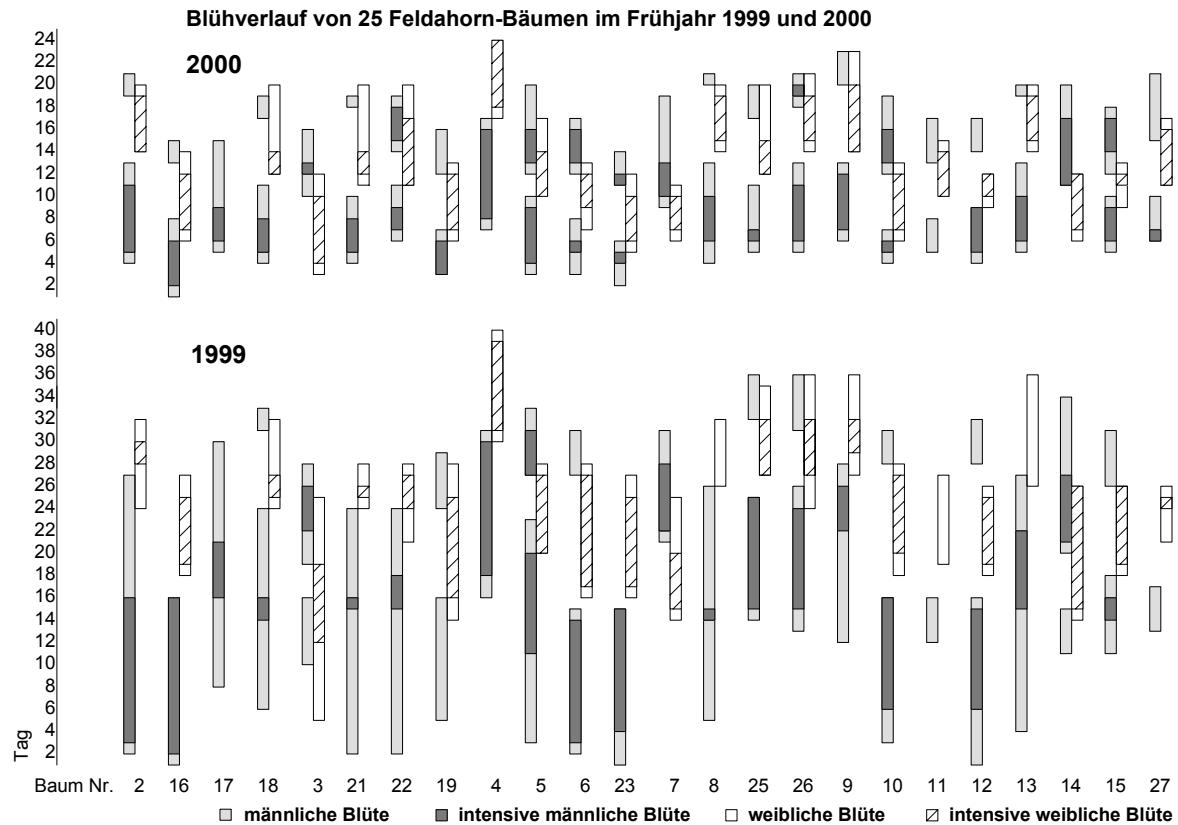


Abb. 4.4: Blühverlauf von 24 Bäumen des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ im Frühjahr 1999 und 2000. Die Dauer der Blühphasen eines jeden Baumes ist durch die Länge der grauen Balken (für die männliche Blühphase) und weißen Balken (für die weibliche Blühphase) angegeben. Besonders intensive Blühphasen sind durch das dunkle Grau bzw. den gestreiften Bereich gekennzeichnet. Die Zeitangaben (Tage) im linken Teil der Graphik sind auf den Tag normiert, an dem sich die Blüten des ersten Baumes des Bestandes öffneten.

Die ersten Blüten öffneten sich am 9. April, als bei drei Bäumen männliche Blüten erschienen. Insgesamt zog sich die Blühperiode des Bestandes bis zum 17. Mai hin (insgesamt 39 Tage), an dem die letzten weiblichen Blüten bei Baum 4 beobachtet wurden. Zu diesem Zeitpunkt hatte der größte Teil der Bäume ihre Blüte bereits seit einiger Zeit abgeschlossen. Die Hauptblütezeit des Bestandes fiel in diesem Frühjahr somit auf die Zeit von Mitte April bis Anfang Mai. Von den 24 hier untersuchten Bäumen brachte die Mehrzahl zunächst männliche Blüten hervor; lediglich die Bäume 3 und 7 begannen ihre Blühperiode mit weiblichen Blüten. Die weitere individuelle Entwicklung des Blühverlaufs lässt sich nach der Anzahl der Phasen männlichen oder weiblichen Geschlechts in drei Grundtypen einteilen. Eine weitere Untergliederung kann nach der zeitlichen Abfolge der Geschlechter vorgenommen werden:

² So wurde Baum 1 im Frühjahr 2000 entfernt, zwei weitere Bäume brachten keine Blüten bzw. nur in unerreichbaren Kronenhöhen hervor. Bei vier noch jungen Bäumen kam es zumindest im Jahr 1999 zu Ausbildung nur sehr weniger Blüten.

- (1) **Während der gesamten Blühperiode werden nur Blüten eines Geschlechts ausgebildet.**
- (1a) nur männliche Blüten σ_I
- (1b) nur weibliche Blüten (nicht beobachtet) φ
- (2) **Zwei Phasen verschiedenen Geschlechts wechseln sich ab.**
- (2a) männliche Phase \Rightarrow weibliche Phase $\sigma_I \rightarrow \varphi$
- (2b) weibliche Phase \Rightarrow männliche Phase $\varphi \rightarrow \sigma_I$
- (3) **Es kommt zur Ausbildung einer dritten Phase, die von der vorher auftretenden Phase des gleichen Geschlechts zeitlich deutlich getrennt ist.**
- (3a) männlich \Rightarrow weiblich \Rightarrow männlich $\sigma_I \rightarrow \varphi \rightarrow \sigma_{II}$
- (3b) weiblich \Rightarrow männlich \Rightarrow weiblich (nicht beobachtet) $\varphi \rightarrow \sigma_I \rightarrow \varphi$
- (3c) weiblich \Rightarrow männlich \Rightarrow männlich $\varphi \rightarrow \sigma_I \rightarrow \sigma_{II}$

Von den 24 beobachteten Feldahorn-Bäumen folgte lediglich Baum 17 dem Typ 1 und brachte nur männliche Blüten hervor, ein rein weiblich blühender Baum wurde nicht beobachtet. Von 12 Bäumen des Typs 2 blühten 11 zunächst männlich (Typ 2a, z.B. die Bäume 16, 21 und 22) und nur Baum 7 zuerst weiblich (Typ 2b). Weitere 10 Bäume folgten dem Typ 3a (zwei männliche Phasen, eine davon zu Beginn der Blühperiode, z.B. die Bäume 18, 19 und 5). Baum 3 begann mit einer weiblichen Phase, in die später die Phasen σ_I und σ_{II} fielen (Typ 3c).

Bei den meisten Bäumen gab es Phasen, in denen männliche und weibliche Blüten gleichzeitig an demselben Baum zu beobachten waren. Die Länge dieser Überlappungsphasen war unterschiedlich, fiel aber fast immer in eine Zeit, in der die meisten Blüten der einen Phase bereits verblüht waren und erst ein geringer Teil der Blüten der folgenden Phase aufgeblüht war. Die Möglichkeit einer Selbstbestäubung war also gegeben, dem Umfang waren aber Grenzen gesetzt. Bei einigen Bäumen war die Trennung der Phasen, soweit der Kronenbereich einzusehen war, vollständig, so daß Selbstbefruchtung nicht möglich war und somit eine Fremdbefruchtung erzwungen wurde.

4.1.2.3 Blühverlauf im Frühjahr 2000

Im Frühjahr 2000 begann die Blühperiode am 18. April mit der männlichen Blüte von Baum 16. Am 10. Mai wurden die letzten Blüten an Baum 4 beobachtet (insgesamt 23 Tage). Zu dieser Zeit war die Blüte der meisten Bäume des Bestandes schon seit mehreren Tagen abgeschlossen. Die Hauptblütezeit des Bestandes fiel ähnlich wie im Vorjahr in die Zeit von Ende April bis Anfang Mai. Der Blühverlauf der 24 Bäume, die auch im Jahr 1999 beobachtet wurden, ist im oberen Teil der Abbildung 4.4 dargestellt. Nur die Bäume 3, 7 und 14 begannen mit einer weiblichen Blühphase, die überwiegende Mehrheit der Bäume brachte zunächst männliche Blüten hervor. Nach der Einteilung in die oben beschriebenen Blüh Typen war Baum 17 dem Typ 1a zuzuordnen und lediglich Baum 4 dem

Typ 2a. Bei den drei Bäumen mit zunächst weiblichen Blüten schloß sich lediglich eine männliche Phase an (Typ 2b). Die meisten Bäume (insgesamt 19) folgten dem Typ 3a, wobei die weibliche Phase in manchen Fällen über die männliche Phase II hinaus andauerte (Baum 18, 21, 22). Die Überlappungsphasen männlicher und weiblicher Blüten beschränkten sich bei den einzelnen Bäumen wie im Vorjahr im Wesentlichen auf die Zeit schwächerer Blühaktivität.

4.1.2.4 Vergleich der Blühperioden 1999 und 2000

Der auffälligste Unterschied zwischen den Blühperioden in den Jahren 1999 und 2000 betrifft den Gesamtzeitraum, über den sich die Blüte erstreckt. Im Vergleich zu 1999, als über einen Zeitraum von 39 Tagen Blüten beobachtet wurden, erscheint die Blühperiode im darauffolgenden Frühjahr mit nur 23 Tagen wie gestaucht.

Nach der oben beschriebenen Einteilung in Blühtypen müssen 50% der Bäume in beiden Jahren verschiedenen Blühtypen zugeordnet werden. Die Unterschiede betreffen jeweils das Hinzukommen bzw. Fehlen einer zweiten männlichen Phase. Mit einer Ausnahme begannen alle Bäume des Bestandes ihre Blühperiode mit dem gleichen Geschlecht wie im Vorjahr. Lediglich Baum 14 begann seine Blüte 1999 mit einer wenngleich wenig intensiven männlichen Phase, im Jahr 2000 dagegen mit einer weiblichen. Insbesondere bei ausschließlicher Betrachtung der intensiven Blühphasen ist das Grundmuster bei fast allen Bäumen in beiden Jahren sehr ähnlich. Dies betrifft nicht nur die Abfolge der verschiedengeschlechtlichen Phasen, sondern zum größten Teil auch den Zeitpunkt der Blüte. Dies zeigt sich besonders deutlich bei Individuen wie Baum 16 und Baum 23, die in beiden Jahren zu den am frühesten blühenden gehörten, oder an Baum 4, der in beiden Jahren den Abschluß der Blühperiode in diesem Bestand markierte.

4.1.3 Beobachtungen zur Sexualfunktion von Individuen und ihrer Effektivität auf Bestandesebene

Die Intensität und Dauer männlicher und weiblicher Blühphasen eines Baumes sind nur selten gleich. In vielen Fällen ist entweder die männliche oder die weibliche Blühphase besonders stark ausgeprägt und die Sexualfunktion weist eine Tendenz zu einem der beiden Geschlechter auf. So wird ein Baum mit einer lange andauernden, stark ausgeprägten männlichen Blühphase und einer kurzen und wenig intensiven weiblichen Phase in seiner männlichen Funktion effektiver sein als in seiner weiblichen. Auf der Ebene des Bestandes kommt als zweiter, über den Erfolg der männlichen und/oder weiblichen Gameten eines Baumes entscheidender Faktor, der Zeitpunkt der Blüte hinzu: Eine intensive Blüte wird einem Baum wenig nützen, wenn nicht zur gleichen Zeit Blüten des komplementären Geschlechts zur Verfügung stehen, um eine Befruchtung herbeizuführen. Im folgenden Abschnitt werden einige Beobachtungen zur Sexualfunktion von Individuen und ihrer Effektivität auf der Ebene des Bestandes beschrieben.

4.1.3.1 Methode

Die Schätzung der Blühintensität eines Baumes erfolgte subjektiv, indem die Anzahl Knospen und Blüten im Verhältnis zu der Größe des Kronenraums, sowie die Zahl der zu einem gegebenen Zeitpunkt aufgeblühten bzw. verwelkten Blüten beurteilt wurde³. Für die Einschätzung der Sexualfunktion eines Individuums wurde vereinfachend angenommen, daß die intensiven Blühphasen für das Zustandekommen von Paarungskontakten ausschlaggebend sind; die Zeiten schwacher Blüte wurden nicht berücksichtigt. Um die Dauer männlicher und weiblicher Blühphasen eines Baumes im Verhältnis zu allen Mitgliedern des Bestandes beurteilen zu können, wurde zunächst für jedes Jahr der Durchschnittswert für die Länge der Blühperiode aus den Werten aller Bäume berechnet. Die Differenz aus der Dauer der Blühphase eines einzelnen Baumes und dieser Referenz ergibt die Abweichung vom Mittel und erlaubt Aussagen darüber, wie sich ein gegebenes Individuum im Vergleich zum Durchschnitt aller Bäume verhält.

Im zweiten Teil dieses Abschnittes werden die Dauer und Intensität individueller Blühphasen zum Blühverlauf des Bestandes insgesamt in Beziehung gesetzt, indem beispielsweise die Anzahl der zu einer bestimmten Zeit zur Verfügung stehenden möglichen Paarungspartner bestimmt wurde. Paarungskontakte mit Bäumen außerhalb der 24 Mitglieder dieses Bestandes wurden als vernachlässigbar angenommen und nicht berücksichtigt.

4.1.3.2 Intensität individueller männlicher und weiblicher Blühphasen

In Abbildung 4.5 sind die Unterschiede der Intensitäten männlicher und weiblicher Blühphasen im Vergleich zum Mittelwert des Bestandes in jedem der beiden Jahre dargestellt. Im Jahr 1999 berechnet sich der Durchschnittswert für die Dauer der männliche Phase auf 6,5 Tage und für die weibliche auf 4,7 Tage. Im Frühjahr 2000 lagen die Werte mit 3,9 Tagen für beide Geschlechter etwas niedriger.

Bei einigen Bäumen läßt sich eine starke Betonung eines der beiden Geschlechter erkennen. So zeichnet sich beispielsweise Baum 2 im Jahr 1999 durch eine ausgeprägte männliche Phase und eine unterdurchschnittliche Dauer der weiblichen Phase aus, während Baum 19 zu einer betont weiblichen Sexualfunktion tendiert. Im Frühjahr 2000 sind die Unterschiede wegen der insgesamt kürzeren Blühperiode weniger ausgeprägt. Beim Vergleich der beiden Jahre fällt auf, daß sich die Bäume größtenteils ähnlich verhalten (vgl. z.B. die Bäume 17, 18, 3, 19, 4, 5 und 26). Bei Baum 15 überwiegt jedoch 1999 die weibliche, im darauffolgenden Jahr die männliche Blühphase.

³ Über die genaue Anzahl der männlichen im Verhältnis zu den weiblichen Blüten kann hier keine Aussage getroffen werden (vgl. dazu Kapitel 4.2). Auch beziehen sich die Aussagen über die Blühintensität in erster Linie auf einen individuellen Baum und sind im Zusammenhang mit seinem Alter bzw. der Größe seines Kronenraumes zu sehen. Eine Vergleichbarkeit zwischen verschiedenen Bäumen (insbesondere solcher unterschiedlicher Größe) ist daher nur bedingt gegeben, aber in diesem Zusammenhang auch nicht erforderlich.

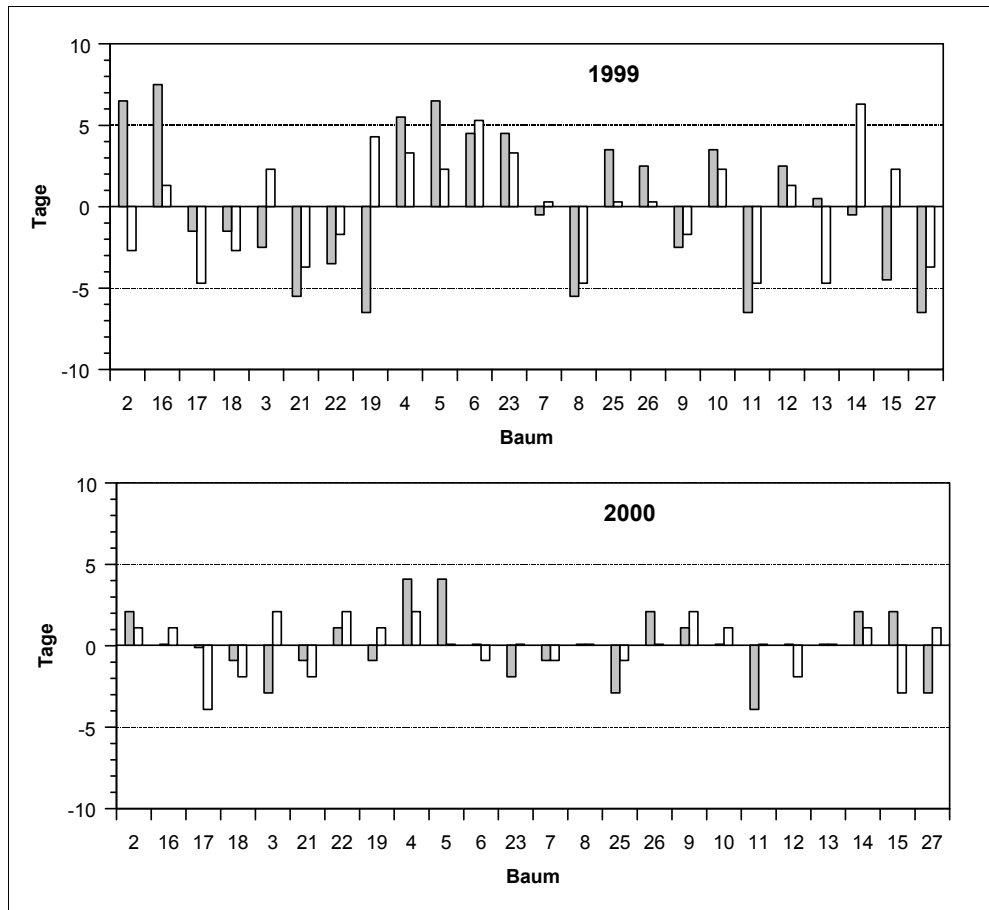


Abb. 4.5: Dauer männlicher und weiblicher Blühphasen von 24 Bäumen des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ in den Jahren 1999 und 2000 relativ zum Durchschnitt aller Bäume. Angegeben sind jeweils die Abweichungen in Tagen von dem auf „Null“ normierten Bestandesmittel; graue Balken = männliche Phase, weiße Balken = weibliche Phase; positive Werte = die Länge der Blühphase liegt eine entsprechende Anzahl von Tagen über dem Durchschnitt, negative Werte = die Länge der Blühphase liegt eine entsprechende Anzahl von Tagen unter dem Durchschnitt.

4.1.3.3 Blühintensität und Effektivität auf der Ebene des Bestandes

Die Dauer der Blühphasen im Vergleich zum Durchschnitt des Bestandes führt bei den meisten Bäumen zu einem tendenziell eher männlich oder weiblich orientierten Typ. Aber erst im Zusammenspiel mit dem Blühverlauf der übrigen Bäume des Bestandes entscheidet sich, ob ein Baum eine gute Chance hat, seine männlichen Gameten zu platzieren bzw. seine weiblichen Gameten befruchten zu lassen. Eine Vielzahl von Faktoren wie Pollentransportweiten, die Nachbarschaftsverhältnisse und Konkurrenz spielen dabei eine wichtige Rolle. Grundvoraussetzung für alle potentiellen Paarungen zwischen Bäumen ist jedoch die Überlappung ihrer verschiedengeschlechtlichen Phasen. Die Überlappungszeit gibt den äußeren Rahmen vor, innerhalb dessen Paarungen realisiert werden können. Anhand von drei Beispielen soll das Zusammenspiel von individuellem Blühverhalten und äußeren Rahmenbedingungen näher betrachtet werden. Vereinfachend wird dabei angenommen, daß

sich mit der Anzahl der zur Verfügung stehenden Paarungspartner auch die Chancen für eine erfolgreiche Reproduktion erhöhen⁴.

Baum 4

Obwohl Baum 4 sowohl im Frühjahr 1999 als auch im Frühjahr 2000 nicht nur in seiner männlichen, sondern auch in seiner weiblichen Funktion weit über dem Durchschnitt des Bestandes liegt (Abb. 4.5), zeigt der Vergleich mit den Blühdaten der anderen Bäume (Abb. 4.4), daß er auf Bestandesebene praktisch nur als Pollenspender effektiv sein kann. Zur Zeit der weiblichen Blüte von Baum 4 ist die intensive männliche Blütezeit der übrigen Bäume bereits abgeschlossen und die Möglichkeiten einer Befruchtung durch ein Mitglied dieses Bestandes sind stark eingeschränkt.

Baum 16

Baum 16 weist im Frühjahr 1999 eine ausgeprägte männliche Blühphase von 14 Tagen auf. Dies wirkt sich auf Bestandesebene jedoch nicht in dem Maße aus, wie es aufgrund der langen Blühperiode zu erwarten wäre: Nur an vier Tagen ist überhaupt eine Überlappung mit intensiven weiblichen Blühphasen anderer Mitglieder des Bestandes gegeben (Abb. 4.4). Bei diesen handelt es sich um nur drei verschiedene Bäume, von denen zwei lediglich an einem einzigen Tag eine Blühphasenüberlappung mit Baum 16 aufweisen. Der relativ große Aufwand für die Produktion männlicher Gameten kann sich für Baum 16 aufgrund des ungünstigen Blühzeitpunktes nicht auszahlen.

Baum 3

Baum 3 blühte zu einem sehr günstigen Zeitpunkt. Im Jahr 1999 weist er zwar nur vier Tage intensiver männlicher Blüte auf, zur gleichen Zeit blühten aber 13 verschiedene Bäume des Bestandes intensiv weiblich. Auch die weibliche Phase von Baum 3 fällt in eine günstige Zeit: An sieben Tagen hatten theoretisch 17 der 24 Bäume die Möglichkeit zur Bestäubung. Im Jahr 2000 blühten zu dieser Zeit sogar 20 Bäume männlich, also fast der gesamte Bestand.

⁴ Prinzipiell kann eine hohe Effektivität der Befruchtung auch dann erzielt werden, wenn beispielsweise der gesamte Pollen an nur einem Tag auf einen einzigen Paarungspartner übertragen wird. Die Effektivität dürfte jedoch höher sein, wenn über einen längeren Zeitraum mehr als ein Paarungspartner zur Verfügung stehen.

4.1.4 Zusammenfassung

- Die Blüten des Feldahorns sind funktionell eingeschlechtig. In den weiblichen Blüten sind die Staubblätter reduziert; unter den männlichen Blüten lassen sich zwei Formen unterscheiden, die in verschiedenen Blühphasen auftreten und sich durch den Grad der Reduktion des Fruchtknotens charakterisieren lassen.
- Der Blühverlauf innerhalb einer Infloreszenz folgt beim Feldahorn einem strengen Grundmuster; die Blüte beginnt mit der terminalen Knospe der Hauptachse; es folgen die Seitenzweige primärer und höherer Ordnung.
- An ein und demselben Baum können Infloreszenztypen auftreten, die sich durch die räumliche Anordnung männlicher und weiblicher Blüten unterscheiden.
- Phasen verschiedenen Geschlechts innerhalb von Infloreszenzen resultieren aus der Position der Blüten innerhalb des Blütenstandes in Kombination mit dem zeitlichen Muster des Blühverlaufs.
- Der Blühverlauf von 24 Feldahorn-Bäumen im Bestand „Forstbotanischer Garten“ in den Jahren 1999 und 2000 weist in beiden Jahren charakteristische Gemeinsamkeiten auf, die sowohl die Abfolge verschiedengeschlechtlicher Blühphasen einzelner Bäume, als auch den Blühzeitpunkt im Vergleich zu den übrigen Mitgliedern des Bestandes betreffen. Auf der Ebene des Bestandes betreffen wesentliche Unterschiede den Gesamtzeitraum der Blühperiode, bei einzelnen Bäumen das Hinzukommen bzw. Fehlen einer zweiten männlichen Phase.
- Bei vielen Individuen tritt eines der beiden Geschlechter deutlicher in Erscheinung, so daß von einer Betonung der männlichen oder weiblichen Sexualfunktion gesprochen werden kann.
- Der Blühverlauf aller potentiellen Paarungspartner gibt den Rahmen für die zu einem bestimmten Zeitpunkt überhaupt möglichen Paarungen vor. Daraus ergibt sich, daß die Effektivität der Weitergabe männlicher oder weiblicher Gameten eines Baumes nicht nur von der Anzahl produzierter Gameten abhängt, sondern ganz entscheidend von dem Zeitpunkt, an dem sie für Befruchtungsvorgänge zur Verfügung stehen.

4.1.5 Diskussion

Morphologie der Blüten und Sexualsystem

In seiner umfassenden Studie über das Blühverhalten und die Geschlechtsausprägung innerhalb der Gattung *Acer* gibt DE JONG (1976) einen Überblick über die Morphologie der Blüten aller 111 (bis ca. 150) beschriebenen Ahornarten. Das Vorkommen funktionell eingeschlechtlicher Blüten, verursacht durch die Rückbildung des Fruchtknotens bzw. die Unfähigkeit der Antheren zur Entlassung des Pollens, ist demnach für die Gattung *Acer* insgesamt charakteristisch.

Die morphologischen Besonderheiten des Blütenbaus waren vielfach Anlaß, Beobachtungen an verschiedenen Ahornarten durchzuführen (u.a. VOGLER 1906; TAYLOR 1920; HALL 1951, 1954 und 1967; SCHOLZ 1960; WEISER 1973; GABRIEL 1968; WAGNER 1975; SULLIVAN 1983; BARKER et al. 1982).

Erste Arbeiten entstanden bereits am Ende des 19. Jahrhunderts; so beschreibt PAX im Jahr 1885 die Blüten der Gattung *Acer* mit ihrer „Neigung, durch Abort eingeschlechtlich zu werden“ und WITTRÖCK führte 1886 bereits ausführliche Beobachtungen zum Blühverhalten des Spitzahorns (*A. platanoides*), und des Feldahorns durch.

Die Reduktion des weiblichen Geschlechts ist in den funktionell männlichen Blüten des Ahorns wesentlich weiter fortgeschritten als in den weiblichen, deren Staubblätter zwar reduziert sind, aber noch deutlich als solche in Erscheinung treten (DE JONG 1976). Unter den männlichen Blüten können nach DE JONG (1976) solche mit extrem reduziertem Gynoeceum (σ_1) von solchen unterschieden werden, bei denen eine ebenfalls sehr deutliche, jedoch nicht ganz so weit fortgeschrittene Reduktion der weiblichen Sexualorgane zu erkennen ist (σ_{II}). Die Beobachtungen verschiedener Autoren sind nicht in jedem Fall widerspruchsfrei. Während z.B. SCHOLZ (1960) nach Blühbeobachtungen an *A. pseudoplatanus* und *A. platanoides* das Vorkommen von Zwitterblüten beschreibt (beide Geschlechter funktionsfähig), verweisen spätere Autoren bezüglich der gleichen Arten darauf, daß diese Blüten morphologisch zwar als voll ausgebildete Zwitter erscheinen, jedoch keinen Pollen mehr entlassen und daher funktionell weiblich sind (WEISER 1973; DE JONG, 1976).

Im Vergleich zu den beiden genannten Arten wurde *A. campestre* bislang nur in wenigen Arbeiten erwähnt; in diesen wird das Auftreten männlicher, weiblicher und asexueller Blüten beschrieben (WITTRÖCK 1886; DE JONG 1976). Bei letzteren handelt es sich um Blüten ohne funktionsfähige Sexualorgane, die allerdings schwierig zu beobachten sind, da sie leicht mit Blütenknospen zu verwechseln sind (DE JONG 1976). Ihr Vorkommen bei den in der vorliegenden Arbeit untersuchten Bäumen kann aus diesem Grund nicht zweifelsfrei belegt werden, obwohl vielfach Blütenknospen beobachtet wurden, die nicht zur vollständigen Reife gelangten und schließlich verkümmerten. Die Beobachtungen zur Morphologie der weiblichen und männlichen Blüten σ_1 und σ_{II} des Feldahorns stimmen vollständig mit der Beschreibung von DE JONG (1976) überein.

Das Sexualsystem des Feldahorns ist durch das Vorkommen monözischer, überwiegend protandrischer, aber auch protogynen Individuen gekennzeichnet. Aufgrund des Vorkommens auch rein männlich blühender Individuen kann *A. campestre* als andromonözisch bezeichnet werden (HALL 1951). DE JONG (1976) verwendet für die auf diese Weise charakterisierten Arten der Gattung *Acer* den Begriff der Heterodichogamie, der das Vorkommen sowohl von Protandrie als auch Protogynie beschreibt. Rein männlich blühende Individuen sind diesem Autor zufolge als eine durch besondere Umweltgegebenheiten bedingte Sonderform der Protandrie anzusehen.

Blühverlauf innerhalb von Blütenständen

Eine ausführliche Beschreibung des Aufbaus der Blütenstände des Feldahorns findet sich bei WITTRÖCK (1886), der im Verlauf einer Blühperiode 50 Individuen untersuchte und dabei zur Unterscheidung von insgesamt sieben Infloreszenztypen kam. Die Einteilung wurde aufgrund der Anordnung männlicher und weiblicher Blüten und der darauf beruhenden zeitlichen Abfolge verschiedengeschlechtlicher Blühphasen innerhalb der Infloreszenzen vorgenommen. Die Mehrzahl der Bäume (42 %) trug nach den Ergebnissen dieses Autors Blütenstände mit weiblicher Gipfelblüte,

die in der „zweiten Generation“ (Seitenzweige 1. Ordnung) wenige weibliche und viele männliche Blüten, sowie in den nachfolgenden Generationen (Seitenzweige 2. und höherer Ordnung) nur männliche Blüten trugen. Ebenfalls sehr häufig (16 % der Bäume) trat ein Infloreszenztyp mit männlicher Terminalblüte und weiblichen Blüten erst an den Seitenzweigen 3. oder 4. Ordnung auf 10 % der Bäume trugen lediglich männliche Blüten. Ein Vergleich mit den Häufigkeiten bestimmter Infloreszenztypen unter den in der vorliegenden Arbeit untersuchten Bäumen ist wenig aussagekräftig, da lediglich 21 Blütenstände von sieben Bäumen analysiert wurden. Es ist jedoch festzuhalten, daß auch bei dieser geringen Stichprobe bereits verschiedene Infloreszenztypen gefunden wurden, wobei der rein männlich blühende Typ überwog (13 Blütenstände = 62%).

Die Signifikanz der Position der Blüten an den Verzweigungen des Blütenstandes für den Blühverlauf betont HALL (1967), der Blühbeobachtungen insbesondere an dem mit *A. campestre* nahe verwandten Spitzahorn (*A. platanoides*) durchführte und deren Ergebnis mit den eigenen Beobachtungen am Feldahorn übereinstimmen. Demnach blüht zunächst die terminale Blüte an der Hauptachse, nachfolgend die der primären und schließlich die der sekundären Seitenzweige usw. Da diese zeitliche Abfolge stets gleich ist, ist die Ausbildung verschiedengeschlechtlicher Phasen auf die Position der männlichen und weiblichen Blüten an den entsprechenden Enden der Verzweigungen zurückzuführen.

Blühverlauf in einem Feldahorn-Bestand in zwei Vegetationsperioden

Die räumliche und zeitliche Verteilung von Blüten verschiedenen Geschlechts führt beim Feldahorn auf der Ebene des Individuums und auf der Ebene des Bestandes zu einem charakteristischen Blühmuster aus männlichen und weiblichen Phasen, das auch für viele andere Ahornarten charakteristisch ist (DE JONG 1976). Die Variation der Blühzeiten zwischen Individuen ist ganz allgemein für dichogame Populationen Voraussetzung für das Zustandekommen von Überlappungsphasen und damit von Fremdbefruchtung (GLEESON 1982), denn im Extremfall einer stets zeitgleichen Produktion männlicher bzw. weiblicher Gameten in gleicher Reihenfolge wäre eine gegenseitige Befruchtung ausgeschlossen (PROCTOR and YEO 1972, zitiert nach GLEESON 1982). Für die *Individuen* einer größtenteils fremdbefruchteten aber selbstkompatiblen Art bedeutet die zeitliche Trennung der Gametenproduktion eine Möglichkeit der Einschränkung von Selbstbefruchtung zugunsten von Fremdbefruchtung (CRUDEN and HERMANN-PARKER 1977; FRANKEL and GALUN 1977). Auch bei den heterodichogamen Arten der Gattung *Acer* ist die Möglichkeit der Überlappung männlicher und weiblicher Blühphasen eines Individuums prinzipiell gegeben (DE JONG 1976), so daß Selbstbestäubung bzw. Selbstbefruchtung (Geitonogamie) zugelassen wird. Durch die zeitliche Trennung der Gametenproduktion wurde auf der anderen Seite im Verlauf der Stammesgeschichte ein Mechanismus entwickelt, durch den Fremdbefruchtung eindeutig gefördert wird (HALL 1967). Die Bedeutung dieses Blühverhaltens liegt darin, daß eine Art auf diese Weise von den Vorteilen sowohl der Monözie (*jeder* Baum produziert Samen) als auch der Diözie⁵ (Förderung der Fremdbefruchtung

⁵ Unter Diözie ist in diesem Zusammenhang zu verstehen, daß ein Baum zu einem gegebenen Zeitpunkt entweder männlich oder aber weiblich ist (funktionell diözisch).

durch Trennung der Geschlechter) profitiert (HALL 1967). GABRIEL (1968) vermutet einen Zusammenhang zwischen der Vollständigkeit der Dichogamie, also der Trennung der männlichen und weiblichen Phasen, und der Temperatur zur Blühzeit bei *A. saccharum*. So fördert eine niedrige Temperatur nach den Ergebnissen dieses Autors die simultane Blüte beider Geschlechter bei protogynen Individuen dadurch, daß die rezepptive Phase der weiblichen Blüte ausgedehnt wird. Höhere Temperaturen führen hingegen zu einer Verkürzung der Rezeptivität im weiblichen Geschlecht. Unter durchschnittlichen Temperaturbedingungen kommt es hingegen zu leichten Überlappungsphasen zwischen den Blüten beider Geschlechter (unvollständige Dichogamie).

Die sechs von GABRIEL (1968) untersuchten Individuen von *A. saccharum* zeigten über einen Beobachtungszeitraum von drei Jahren jeweils die gleiche Geschlechtsausprägung und das gleiche Blühverhalten, so daß der Autor eine genetische Kontrolle vermutet. DE JONG (1976) entdeckte, daß geklonte Varietäten von *A. platanooides* und *A. campestre* eine hochgradige Übereinstimmung im Blühverhalten in verschiedenen Jahren aufwiesen; weiterhin erfolgte der Beginn der Anthese und der Wechsel der männlichen und weiblichen Phasen bei den Klonen jeweils simultan, so daß auch dieser Autor eine genetische Kontrolle vermutet.

Eine weitgehende Übereinstimmung des Blühverhaltens in verschiedenen Vegetationsperioden fanden auch WITTRICK (1886) und VOGLER (1906) für *A. platanooides*. SCHOLZ (1960) hingegen beobachtete Bäume mit konstanter wie auch jährlich wechselnder Geschlechterverteilung bei *A. platanooides* und *A. pseudoplatanus*, und auch BARKER et al. (1982) bei *A. grandidentatum*, sowie HIBBS und FISCHER (1979) bei *A. pensylvanicum* fanden sowohl Bäume, die in zwei aufeinanderfolgenden Reproduktionsperioden einen gleichen Blühverlauf aufwiesen, als auch solche mit unterschiedlicher Blühphänologie. Nach den eigenen Beobachtungen wird der zeitliche Ablauf des Blühens bei *A. campestre* vermutlich von einer starken genetischen Komponente geprägt, die darin zum Ausdruck kommt, daß der Blühverlauf in verschiedenen Jahren weitgehend übereinstimmt. Durch den Einfluß jeweils herrschender Umweltbedingungen kommt es jedoch zu Modifizierungen, die sich in einer Streckung bzw. Stauchung des Blühverlaufs, z.T. auch in Abänderungen der Abfolge von Blühphasen äußern können.

Sexuelle Asymmetrie

Ein Individuum, das zur Produktion männlicher und weiblicher Gameten befähigt ist, läßt sich durch das Verhältnis der von ihm produzierten Pollen und Eizellen (P/E) charakterisieren. Vergleicht man verschiedene Individuen derselben Art, so werden sich diese in ihrem Verhältnis P/E unterscheiden, wenn z.B. die Produktion von Eizellen zugunsten der Produktion von Pollen vermindert wird oder umgekehrt. Dieses nicht-konstante Verhältnis von Pollen zu Eizellen zwischen Individuen wird als sexuelle Asymmetrie bezeichnet und ist nicht nur für diözische, sondern auch für hermaphroditische und monözische Populationen von Bedeutung (ROSS 1984 a).

Sexuelle Asymmetrie führt u.a. zu häufigkeitsabhängigen Sexualfunktionen von Individuen (ROSS 1984 b). Die Sexualfunktion gibt an, inwieweit eine Pflanze männlich oder weiblich fungiert. Sie ist

definiert als die Anzahl der erfolgreichen weiblichen Gameten, ausgedrückt als Anteil aller erfolgreichen Gameten und hängt von der Zahl der Eizellen und Pollenkörner sowie von der Zusammensetzung der Population ab (ROSS 1984 a; b). Letzteres ergibt sich aus der Überlegung, daß die Anzahl erfolgreich platzierter Gameten eines Individuums von der Konkurrenz durch andere Bäume beeinflusst wird (ROSS 1984 b). Beispiele für sexuelle Asymmetrie sind unter den monözischen Kiefern *Pinus sylvestris* (ROSS 1984 b; MÜLLER-STARCK et al. 1983) und *Pinus contorta* (SMITH 1981) dokumentiert.

Beim andromonözischen Feldahorn ist das Vorkommen sexueller Asymmetrie bzw. unterschiedlicher Sexualfunktionen dann besonders auffällig, wenn ein Baum überhaupt nur Blüten eines Geschlechts hervorbringt. Die Mehrzahl der Bäume produziert jedoch männliche und weibliche Gameten, so daß das Überwiegen einer Geschlechtsfunktion bei einzelnen Individuen weniger augenfällig ist. Es war nicht Ziel dieser Arbeit, genaue Schätzungen der Sexualfunktion von Individuen vorzunehmen, und die Anzahl der effektiven Gameten eines jeden Geschlechts wurden nicht ermittelt. Die Betrachtung der Intensität und Dauer verschiedengeschlechtlicher individueller Blühphasen zeigt jedoch deutlich, daß sexuelle Asymmetrie eine wesentliche und vermutlich über die Jahre hinweg verhältnismäßig stabile Komponente des Sexualsystems des Feldahorns ist.

4.2 Pollenübertragung

4.2.1 Pollenvektoren, Selbstbestäubung und Apomixis

In der Literatur wird *A. campestre* im allgemeinen als insektenbestäubt bezeichnet. Andererseits weist der Feldahorn blütenbiologische Merkmale auf, die als Tendenz in Richtung einer Anpassung an Windbestäubung verstanden werden (HESSE 1979). Innerhalb der Gattung *Acer* besteht zudem eine ausgeprägte Neigung zur Parthenokarpie⁶, und für einige Ahornarten wird von apomiktischer Fortpflanzung berichtet (GABRIEL 1967; SULLIVAN 1983), bei der es zur ungeschlechtlichen Samenbildung kommen kann (Agamospermie).

Im folgenden Abschnitt werden Untersuchungen zur Windbestäubung und Selbstbestäubung beim Feldahorn vorgestellt (Versuche 1, 2 und 3), die im Frühjahr und Herbst 1999 im Bestand „Forstbotanischer Garten“ durchgeführt wurden. Einen Hinweis auf (zumindest überwiegende) Bestäubung durch Insekten liefert der Pollen selbst, der klebrig ist und zur Zusammenklumpung neigt. Dies wurde in einem Versuch beobachtet, bei dem der Pollen blühender Zweige aufgefangen werden sollte. Beim Schütteln der Zweige wurden nur äußerst geringe Mengen an Pollen entlassen. Bei Berührung der Antheren mit einem Pinsel blieben dagegen vergleichsweise große Mengen haften. Eine Neigung zur Zusammenklumpung der Pollenkörner ist auch unter dem Mikroskop zu beobachten. Im Freiland wurde eine Vielzahl von Insektenarten insbesondere aus den Ordnungen *Hymenoptera* (Hautflügler) und *Diptera* (Zweiflügler) beim Blütenbesuch beobachtet.

⁶ Fruchtentwicklung ohne vorhergehende Befruchtung und ohne Samenbildung.

In Versuch 4 soll untersucht werden, ob sich beim Feldahorn die Fähigkeit zur Produktion apomiktisch entstandener Samen nachweisen läßt.

4.2.1.1 Material und Methode

Versuch 1: Bestäubung durch Wind

Die experimentelle Untersuchung der Möglichkeit und gegebenenfalls des Ausmaßes effektiver Bestäubung durch Wind erfolgte durch künstliches Fernhalten von Insekten als Pollenvektoren an markierten Zweigen und dem Vergleich eines eventuell vorhandenen Samenansatzes mit unbehandelten Kontrollzweigen.

Zur Abschirmung potentieller Bestäuber wie Fliegen, Hummeln, Bienen etc. wurde ein Teil der Zweige mit Fliegengitter aus Aluminium (Maschenweite ca. 1 x 2 mm) umhüllt. Das Fliegengitter wurde zu diesem Zweck in ca. 50 cm x 60 cm große Teile zerschnitten, zu einer Röhre geformt und mit Drahtklammern (Tackern) seitlich und oben geschlossen. Fliegengitter bietet eine hohe Durchlässigkeit für Wind und Pollen, die bei der Verwendung anderer Materialien (z.B. Nylonstrümpfen) stark eingeschränkt sein kann⁷. Auf der anderen Seite kann die Verwendung von Fliegengitter keine vollständige Abschirmung garantieren und es muß die Möglichkeit in Betracht gezogen werden, daß sehr kleine Insekten zu den Blüten gelangen können.

Die Befestigung des Fliegengitters (und der Papier/Plastiktüten, s. Versuch 2 und 4) an den Zweigen erfolgte mit Hilfe von Draht, der mit einem Drillapparat festgezogen wurde. Die Äste wurden an der entsprechenden Stelle mit Saugpapier gepolstert, um Verletzungen zu verhindern und einen dichten Abschluß zu gewährleisten.

Eine Befruchtung von Samenanlagen kann bei diesem Versuchsaufbau (a) durch windübertragenen Fremdpollen (Fremdbefruchtung), oder (b) durch Eigenpollen herbeigeführt werden (Selbstbestäubung), oder (c) ausbleiben und beobachtete Samen aus ungeschlechtlicher Vermehrung hervorgegangen sein. Der qualitative und quantitative Nachweis der Entstehung von Samen entsprechend den Möglichkeiten (a), (b) oder (c) erfolgt anhand von Alloenzym-Untersuchungen. Für die Bestimmung des maximalen Selbst- bzw. minimalen Fremdbefruchtungsanteils in den Versuchen 1 und 3 wurde die Methode des Multilocus-Ausschlusses angewendet (vgl. Kap. 4.4), bei dem ein Samen dann als fremdbefruchtet gewertet wird, wenn er an mindestens einem Genort ein Allel trägt, das nicht vom Samenelter abstammen kann.

⁷ So ist zu vermuten, daß sowohl die Windgeschwindigkeit stark abgebremst wird, als auch die Durchlässigkeit insbesondere für klebrigen Pollen aufgrund der engen Maschenweite und möglicher elektrischer Aufladungen des Nylons gering ist.

Versuch 2: Selbstbefruchtung

Für den Nachweis der Fähigkeit zur Selbstbefruchtung (Geitonogamie) wurden blütentragende Zweige gegen Fremdpollen abgeschirmt. Die für diese Zwecke eingesetzten Tüten bestanden oberseits aus weißem Papier und unterseits aus farbloser Plastikfolie (Höhe ca. 50 cm, Umfang ca. 50 cm). Diese Kombination bietet Schutz vor übermäßiger Aufheizung und gewährleistet gleichzeitig eine ausreichende Lichtmenge. Ein Teil der Blätter wurde von den Zweigen entfernt, um die starke Verdunstung einzuschränken.

Selbstbefruchtung ist beim Feldahorn prinzipiell nur im Fall der Überlappung männlicher und weiblicher Blühphasen eines Baumes möglich. Ohne den Beitrag von Insekten oder Wind kann die Pollenübertragung allerdings nur mechanisch und bei benachbarten Blüten stattfinden. Der Nachweis von Selbstbefruchtung ist bei diesem Versuchsaufbau daher prinzipiell erschwert. Bei Fruchtausatz kann die Unterscheidung, ob Samen aus Selbstbefruchtung oder aus ungeschlechtlicher Fortpflanzung entstammen, anhand der Daten aus den Alloenzym-Analysen vorgenommen werden: Bei ungeschlechtlicher Fruchtentwicklung sind die Nachkommen mit dem Samenelter genetisch identisch; bei Selbstbefruchtung tragen sie zwar ausschließlich Allele des Samenelters, im Fall heterozygot besetzter Genorte bestehen jedoch unterschiedlich Kombinationsmöglichkeiten, die zu verschiedenen Multilocus-Genotypen unter den Samen führen.

Versuch 3: Bestäubung und Fruchtentwicklung unter natürlichen Bedingungen

Die Beobachtung des Blühverlaufs und der Fruchtentwicklung unter natürlichen Bedingungen erfolgte an markierten Kontrollzweigen. Die Daten aus diesem Versuch sind die Referenz für alle weiteren Versuche.

Versuch 4: Apomixis

Für die Überprüfung der Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Entwicklung von Samen wurden Zweige mit Tüten aus Papier/Plastik wie in Versuch 2 beschrieben gegen Fremdpollen abgeschirmt. Zusätzlich wurden alle männlichen Blüten vor ihrer Reife entfernt, um das Auftreten von Pollen innerhalb der Tüten auszuschließen. Bei eventuell zu beobachtendem Samenansatz müssen sich die Embryonen ohne vorangegangene Bestäubung entwickelt haben.

4.2.1.2 Ergebnisse

Versuche 1, 2 und 3:

Im Frühjahr 1999 wurden an den Bäumen 1, 3 und 14 des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ jeweils mehrere Zweige für die Versuche 1 bis 3 (Draht, Papier, Kontrolle) markiert. Die Auswahl der Bäume erfolgte einerseits nach dem Genotyp des Samenelters, da die Allelbesetzung an den untersuchten Genorten für die Ausschlußkraft bei der Bestimmung des Mindestanteils der Fremdbefruchtung entscheidend ist, andererseits nach der Erreichbarkeit der Zweige und einem nach Beobachtungen aus den beiden vorangegangenen Vegetationsperioden zu erwartenden hohen Fruchtansatz.

Im Zuge der Entfaltung der Blütenstände wurde die Anzahl der Knospen an jedem Zweig bestimmt (Tab. 4.1) und die dafür vorgesehenen Zweige dem Versuchsaufbau entsprechend mit Draht oder Papiertüten eingehüllt. Die Entwicklung der Knospen wurde in regelmäßigen Abständen kontrolliert. Die ersten Blüten erschienen Anfang April: Baum 3 brachte zunächst weibliche Blüten hervor und begann wenige Tage später mit einer männlichen Blühphase. Eine zweite Phase männlicher Blüten war von der ersten zeitlich deutlich getrennt (s. Abb. 4.4 in Abschnitt 4.1.2). Die Bäume 1 und 14 begannen ihre Blühperiode einige Tage später und brachten zunächst männliche, danach weibliche Blüten hervor; bei Baum 14 schloß sich eine zweite Phase männlicher Blüten an. Die Anzahl der weiblichen Blüten wurde bestimmt und der Anteil weiblicher Blüten an der Gesamtzahl aller Blüten in % der Knospen berechnet. Bei den drei Bäumen dieses Versuches entwickelten sich im Durchschnitt 42,2 % aller Knospen zu weiblichen Blüten (Werte zwischen 37,9 % und 54,4 %, s. Tab. 4.1)⁸.

Baum	Versuch	Anzahl Knospen	Anzahl ♀ Blüten	Anteil ♀ Blüten (in % der Knospen)
1	Draht	664	259	39,0
	Papier	368	143	38,9
	Kontrolle	547	212	38,8
3	Draht	633	290	45,8
	Papier	390	212	54,4
	Kontrolle	342	137	40,1
14	Draht	270	109	40,4
	Papier	330	125	37,9
	Kontrolle	330	146	44,3
gesamt		3874	1633	42,2

Tab. 4.1: Anzahl beobachteter Knospen in den Versuchen 1, 2 und 3, Anzahl weiblicher Blüten und Anteil weiblicher Blüten in Prozent der Knospen.

Im Verlauf der Vegetationsperiode wurde die weitere Entwicklung der Blüten und die Fruchtbildung verfolgt. Schließlich wurden die reifen Früchte im Herbst geerntet, gezählt und der Hohlkornanteil bestimmt. Die verbliebenen (vollen) Samen wurden elektrophoretisch untersucht und der Mindestanteil an Fremdbefruchtung geschätzt (Tab. 4.2).

⁸ Der tatsächliche Wert könnte etwas über dem hier ermittelten liegen, da nicht jede Knospe das Blütenstadium erreicht.

Tab. 4.2: Anzahl geernteter Früchte, Hohlkornanteil und Samenansatz in den Versuchen 1, 2 und 3. Hohlkornanteil = Anteil leerer Teilfrüchte in Prozent der geernteten Teilfrüchte; Samenansatz = Anteil voller Samen in Prozent der weiblichen Blüten; t_{\min} = minimaler Fremdbefruchtungsanteil; k. A. = keine Angabe.

Baum	Versuch	Anzahl geernteter Teilfrüchte	Hohlkorn-Anteil (in % g. S.)	Anzahl voller Samen	Samenansatz (in % ♀ B.)	t_{\min} (in %)
1	Draht	151	88,1	18	6,9	0,0
	Papier	36	66,7	12	8,4	0,0
	Kontrolle	121	58,7	50	23,6	26,0
3	Draht	42	73,8	11	3,8	100,0
	Papier	kein	k. A.	kein	kein	k. A.
	Kontrolle	61	65,6	21	15,3	81,0
14	Draht	2	0,0	2	1,8	100,0
	Papier	kein	k. A.	kein	kein	k. A.
	Kontrolle	175	40,2	104	71,2	72,2
gesamt	Draht	195	84,1	31	4,7	41,9
	Papier	36	66,7	12	2,5	0,0
	Kontrolle	357	50,8	175	35,4	52,3

Der Samenansatz⁹ lag bei den Kontrollzweigen im Durchschnitt aller drei Bäume bei 35,4 %. Bei Baum 14 lag der Wert mit 71,2 % am höchsten, bei Baum 3 mit 15,3 % am niedrigsten. Bei allen Bäumen war der Fruchtansatz der Kontrollzweige um ein Vielfaches höher als bei den mit Draht oder Papier versehenen Zweigen.

Durch das Fernhalten von bestäubenden Insekten mittels Draht sank der Samenansatz auf einen Durchschnittswert von 4,7 % (31 Samen auf 658 weibliche Blüten). Diese 31 Samen können durch von Wind übertragenen Fremdpollen oder durch Eigenpollen befruchtet worden, oder auf parthenogenetischem Weg entstanden sein (s. hierzu den letzten Versuchsteil). Aus der Analyse der Multilocus-Genotypen der Samen geht hervor, daß 13 der 31 Samen mit Sicherheit durch Fremdpollen befruchtet worden sind ($t_{\min} = 41,9$ %). Da Insekten als Pollenvektoren ausgeschlossen waren, ist Wind als Pollenvektor wahrscheinlich. Die restlichen 18 Samen könnten aus Selbst- oder Fremdbefruchtung hervorgegangen sein.

Noch drastischer stellt sich die Situation bei den Blüten dar, bei denen Pollentransport sowohl durch Insekten als auch durch Wind ausgeschlossen war. Der Samenansatz liegt hier im Durchschnitt bei nur 2,5 % (12 Samen auf 480 weibliche Blüten). Der tatsächliche Wert für aus Selbstbefruchtung hervorgehende Samen wird allerdings unterschätzt, weil es bei diesem Versuchsaufbau zum einen dazu kommen kann, daß sich zum Zeitpunkt der weiblichen Blüten keine männlichen Blüten innerhalb einer Tüte befinden (wodurch jegliche Bestäubung ausgeschlossen ist); zum anderen ist die Pollenübertragung auch beim Vorhandensein sowohl männlicher als auch weiblicher Blüten erschwert, da die üblichen Pollenvektoren ausgeschaltet sind und eine Pollenübertragung bestenfalls mechanisch durch das Reiben der Blüten aneinander herbeigeführt werden kann.

⁹ Der Samenansatz wurde berechnet als Anteil voller Samen in Prozent der weiblichen Blüten. Dabei muß bedacht werden, daß aus jeder weiblichen Blüte prinzipiell zwei Samen hervorgehen können, da sich der Fruchtknoten zu einer Spaltfrucht aus zwei Teilfrüchten (Nüßchen) mit potentiell je einem Samen entwickelt.

Von den drei Versuchsbäumen entwickelte nur Baum 1 überhaupt Samen. Sein geschätzter Selbstbefruchtungsanteil beträgt in diesem Experiment 8,4%¹⁰. Die Auswertung der Alloenzyme ergab erwartungsgemäß keinen Hinweis auf eine Fremdbefruchtung. Bei 2 der 12 Samen ist theoretisch die Möglichkeit einer Entstehung aus ungeschlechtlicher Vermehrung gegeben, da ihr Multilocus-Genotyp mit dem des Samenelters identisch ist. Andererseits ist das Auftreten des gleichen Multilocus-Genotyps bei Samenelter und einem Teil seiner Nachkommen auch bei Selbstbestäubung wahrscheinlich.

Versuch 4

Im gleichen Frühjahr wurden sechs Zweige von Baum 6 des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ mit Tüten aus Papier und Plastik eingehüllt. Alle männlichen Blüten wurden vor ihrer Reife entfernt und die Anzahl der weiblichen Blüten bestimmt (Tab. 4.3). Im Herbst waren lediglich an zwei Zweigen Früchte zu entdecken (insgesamt 104 Samen). Diese hatten im Vergleich zu den unter natürlichen Umständen gebildeten Früchten desselben Baums eine unterdurchschnittliche Größe und fielen leicht von den Zweigen ab. In keinem dieser Samen wurde in der anschließenden Untersuchung ein Embryo gefunden (Hohlkornanteil 100 %).

Dieser Versuch liefert somit keinen Hinweis auf apomiktisch entstandene Früchte, zeigt jedoch die Neigung zur Parthenokarpie beim Feldahorn, bei der sich der Fruchtknoten ohne vorangehende Befruchtung bis zu einem gewissen Stadium entwickelt, ohne jedoch Samen auszubilden. Vermutlich fand auch an den übrigen Zweigen eine parthenokarpe Fruchtentwicklung statt, wobei die leeren Früchte jedoch schon zu einem Zeitpunkt vor der Ernte abgestoßen wurden.

Tab. 4.3: Anzahl beobachteter Knospen, Anzahl und Anteil weiblicher Blüten, sowie Anzahl geernteter Samen und Hohlkornanteil in Prozent der geernteten Samen von Baum 6 in Versuch 4. Hohlk.-Anteil = Hohlkornanteil; g. S. = geerntete Samen.

Anzahl Knospen	Anzahl ♀ Blüten	Anteil ♀ Blüten (in % der Knospen)	Anzahl geernteter Samen	Hohlk.-Anteil (in % g. S.)
663	494	74,5	104	100,0

¹⁰ Zu einem ähnlichen Ergebnis führen die Schätzungen maximaler Selbstbefruchtungsanteile nach der „Pollenwolken-Methode“, die in Kapitel 4.4 ausführlich erläutert wird: Für die Bäume 3 und 14 wird dort ebenfalls 100%ige Fremdbefruchtung geschätzt; der Wert für den maximalen Selbstbefruchtungsanteil von Baum 1 liegt mit 26,6% allerdings deutlich höher (Gründe für eine mögliche Unterschätzung des Selbstbefruchtungsanteils in dem hier dargestellten Experiment sind oben angeführt).

4.2.2 Zusammenfassung

- In den Versuchen 1, 2 und 3 entwickelten sich die Knospen zu männlichen und weiblichen Blüten in einem Verhältnis von etwa 1 zu 1; bei Baum 6 betrug der Anteil weiblicher Blüten mehr als 70 %.
- Der Hohlkornanteil unter den geernteten Samen ist im Kontrollversuch (Versuch 3) mit 50,8 % niedriger als in den Versuchen 1 und 2 (84,1% bzw. 66,7%).
- Der Samenansatz (angegeben als Anteil Samen in Prozent der weiblichen Blüten) war bei der Kontrollgruppe (Versuch 3) mit 35 % gegenüber 4,7 % bzw. 2,5 % bei den Versuchen 1 und 2 deutlich höher.
- Die Ergebnisse der Versuche sprechen für eine überwiegende Bestäubung durch Insekten beim Feldahorn; Wind tritt als weiterer Pollenvektor ebenfalls in Erscheinung, führt jedoch zu einem vergleichsweise geringen Samenansatz und ist daher als Bestäubungsmechanismus weniger effektiv als Pollenübertragung durch Insekten.
- Selbstbefruchtung kann zur Bildung von Samen führen, wird aber vor allem durch die räumliche und zeitliche Trennung der Produktion männlicher und weiblicher Gameten eingeschränkt.
- Die Versuche ergeben keinen Hinweis auf eine ungeschlechtliche Bildung von Samen.

4.2.3 Diskussion

Windbestäubung

Der Nachweis von Fremdbefruchtung trotz des Fernhaltens tierischer Bestäuber kann als ein deutliches Anzeichen für Pollenübertragung durch Wind beim Feldahorn gewertet werden. Wenngleich im Versuch nicht vollkommen ausgeschlossen werden konnte, daß sehr kleine Insekten durch das Fliegengitter zu den Blüten gelangen, ist die Mitwirkung von Wind beim Transport von Pollen nach den vorliegenden Ergebnissen doch sehr wahrscheinlich. Der im Vergleich zu natürlichen Bedingungen niedrige Samenansatz bei Windbestäubung verweist jedoch auf die wesentlich größere Bedeutung der Bestäubung durch tierische Vektoren bei dieser Art.

Zu der gleichen Einschätzung kommt HESSE (1979), der Untersuchungen zur Ultrastruktur und Verteilung des Pollenkitts u.a. beim Feldahorn durchführte. Die Beschaffenheit des Pollens ist ganz allgemein ein wichtiges Merkmal für die Beurteilung der Anpassung an eine bestimmte Art der Bestäubung. Nach HESSE (1979) ist er bei insektenbestäubten Arten klebrig, bei windbestäubten hingegen eher trocken. HESSE (1979) untersuchte blütenökologische Merkmale und die Struktur und Verteilung des Pollenkitts auf den Pollenkörnern von *A. negundo*, *A. platanoides*, *A. pseudoplatanus* sowie *A. campestre* und fand beim Feldahorn nur wenig und weitgehend „inaktivierten“ Pollenkitt und daher nur mäßige Pollenklebrigkeit. Obwohl die übrigen blütenbiologischen Merkmale nach den Ergebnissen dieses Autors für eine Bestäubung durch Insekten sprechen (z.B. der aufgerichtete Blütenstand), muß der Pollenverkittung wegen ihrer hohen bestäubungsökologischen Relevanz eine besondere Rolle als Indikator für den Grad der Anpassung an die Insekten- bzw. Windblütigkeit

beigemessen werden (HESSE 1979). Insgesamt stuft HESSE (1979) den Feldahorn als überwiegend insektenbestäubt ein und wertet die mangelhafte Pollenverkittung als eine „Präadaptation“ an die Windbestäubung. Windblütigkeit gilt innerhalb der Gattung *Acer* als abgeleitetes Merkmal, und Übergänge von insektenbestäubten bis hin zu windbestäubten Arten sind vielfach realisiert (DE JONG 1976; HESSE 1979).

Selbstbefruchtung

Selbstbefruchtung kann bei den funktionell eingeschlechtlichen Blüten des Feldahorns nur durch eine Übertragung von Pollen männlicher Blüten auf die Eizellen weiblicher Blüten ein und desselben Individuums stattfinden (Geitonogamie). Da diese Möglichkeit jedoch durch die zeitliche Trennung der verschiedengeschlechtlichen Blühphasen eines Baums eingeschränkt und in manchen Fällen sogar ausgeschlossen wird, ist der Nachweis von Selbstbefruchtung ohne die Durchführung künstlicher Bestäubung nicht leicht zu erbringen. Erschwerend wirkt sich aus, daß die natürlichen Pollenvektoren Insekten (und auch Wind) ausgeschlossen werden müssen, um den Eintrag von Fremdpollen zu verhindern. Trotz dieser im Versuchsaufbau begründeten Schwierigkeiten konnte bei gegen Wind und Insekten abgeschirmten Zweigen ein geringer Samenansatz beobachtet werden, und auch die Untersuchung der Alloenzyme ergab keinen Hinweis darauf, daß diese Samen auf einem anderen Wege als Selbstbefruchtung entstanden waren. Andere Möglichkeiten des Nachweises von Selbstbefruchtung werden in den Abschnitten 4.3.1.1 (Vaterschaftsausschluß) und 4.4.1.3 (Schätzung von Selbstbefruchtung mittels einmaliger Allele) vorgestellt; alle Ergebnisse sprechen eindeutig für eine Selbstkompatibilität des Feldahorns. Innerhalb der Gattung *Acer* gibt es zahlreiche Beispiele für selbstkompatible Arten (DE JONG 1976), aber auch für Selbstinkompatibilität (z.B. bei *A. spicatum* nach FRYXELL 1957, zitiert nach SULLIVAN 1983). In einem Versuch mit künstlicher Selbstbestäubung fand GABRIEL (1967) einen Samenansatz (in Prozent der Blüten, die künstlich bestäubt wurden) zwischen 8,1 % und 27,1 % bei verschiedenen Individuen von *A. saccharum*. Der Autor schließt ein gametophytisches oder sporophytisches Inkompatibilitätssystem aus und führt den im Vergleich zur Samenbildung unter natürlichen Bedingungen geringeren Samenansatz auf postzygotale Abstoßung der Embryonen zurück. In den Feldversuchen der vorliegenden Arbeit konnte nur bei einem von drei Bäumen Selbstbefruchtung beobachtet werden. Der Samenansatz von 8,4 % (in Prozent der weiblichen Blüten) wäre dabei möglicherweise bei künstlicher Befruchtung noch zu steigern.

Apomixis

Ungeschlechtliche Fortpflanzung ist ein weit verbreitetes Phänomen im Pflanzenreich und kann auf verschiedene Weise verwirklicht werden. Zur asexuellen Reproduktion zählt nicht nur die Fortpflanzung über Ausläufer, Wurzelsprosse oder nährstoffspeichernde Organe (FRANKEL and GALUN 1977); sie kann auch über spezielle Entwicklungen der blütenbildenden Region einer Pflanze herbeigeführt werden (Apomixis) und dort sogar zur Entwicklung von Samen ohne vorhergehende

Befruchtung führen (parthenogenetische Samenentwicklung). Diese spezielle Form der Apomixis bezeichnet man auch als Agamospermie (FRANKEL and GALUN 1977).

Apomiktische Fortpflanzung wurde für einige Arten der Gattung *Acer* beschrieben. So fand GABRIEL (1967) eine allerdings nur schwach ausgeprägte Neigung zur parthenogenetischen Samenentwicklung bei *A. saccharum*. Er untersuchte 272 Blüten von sechs Individuen und fand drei Teilfrüchte mit Samen (Samenansatz von ca. 1 %). In einem Versuch von SULLIVAN (1983) konnte bei *A. spicatum* ein Fruchtansatz von 39 % beobachtet werden, den die Autorin auf Apomixis zurückführt. Für Feldahorn ergaben sich aus dem in der vorliegenden Arbeit durchgeführten Feldversuch keine Hinweise auf apomiktische Samenentwicklung.

Parthenokarpie

Parthenokarpie bezeichnet eine Fruchtentwicklung ohne vorangegangene Befruchtung, bei der es nicht zu einer Samenbildung und damit auch nicht zu einer Vermehrung kommt (STRASBURGER 1983). Die weiblichen Blüten aller Arten der Gattung *Acer* zeigen zumindest zu Beginn eine parthenokarpe Entwicklung des Ovars (DE JONG 1976). Die auf diese Weise entstandenen Früchte bleiben jedoch häufig kleiner und werden oft vorzeitig abgestoßen. So fand GABRIEL (1967) bei verschiedenen Individuen von *A. saccharum* Fruchtansätze zwischen 36 % und 94,4 % und beobachtete einen vorzeitigen Fruchtfall nach etwa zweiwöchiger Entwicklungszeit.

Im Laufe der Untersuchungen am Feldahorn wurden regelmäßig an allen Bäumen schwach entwickelte Früchte ohne Samen beobachtet, die wahrscheinlich durch Parthenokarpie entstanden waren. Der Nachweis ergab sich im Versuch zur Apomixis, als bei Ausschluß aller Pollenvektoren Anfangsstadien einer Fruchtentwicklung festgestellt wurden. Der Fruchtansatz betrug 21,1 % (104 leere Teilfrüchte auf 494 weibliche Blüten), wobei der tatsächliche Wert vermutlich aufgrund der Abstoßung von Früchten vor dem Erntezeitpunkt stark unterschätzt wurde.

4.3 Genfluß durch Pollen innerhalb von Beständen

Der Transport genetischer Information ist für jede Art eine Voraussetzung für die Sicherung des eigenen Fortbestehens. Dieser Vorgang, der auch als Genfluß bezeichnet wird, sichert den Erhalt und die Verbreitung genetischer Information. Im Fall der ortsfesten Pflanzen wird Genfluß über die Verbreitung von Samen und Pollen herbeigeführt¹¹. Genfluß steht daher in engem Zusammenhang mit den für eine Art charakteristischen Verbreitungs- und Bestäubungsmechanismen (GOVINDARAJU 1988). Dazu gehört z.B. die Gestalt der Samen und damit ihre bevorzugte Verbreitung durch bestimmte Vektoren wie Wind oder Vögel ebenso wie die Gestalt der Pollenkörner im Zusammenspiel

¹¹ Bei manchen Arten erfolgt die Übertragung von Pollen unter bestimmten Bedingungen, selten auch obligat, innerhalb der geschlossenen Blüte auf die Narbe ein und derselben Blüte (z.B. *Lamium amplexicaule*; *Oxalis acetosella*). Diese Form der Selbstbefruchtung wird als Kleistogamie bezeichnet (FRANKEL and GALUN 1977). Die Verbreitung genetischer Information erfolgt in diesem speziellen Fall über das Samenstadium.

mit der Blütenmorphologie und damit ihrer bevorzugten Verbreitung durch Wind oder tierische Vektoren.

In einer bestehenden Population müssen männliche Gameten auf Samenanlagen gelangen, damit eine Befruchtung stattfinden und der Fortbestand der Art in der nächsten Generation gesichert werden kann. Pollen und Samen können durch Wind, tierische Vektoren oder den Menschen auch über große Entfernungen transportiert werden. Auf diese Weise dient Genfluß dem Kontakt zwischen Teilpopulationen. Schließlich kann eine Art ihr bestehendes Areal durch die Neugründung von Populationen erweitern, wenn Diasporen in bisher von ihnen unbesiedeltes Gebiet gelangen und dort günstige Umstände für ihre Etablierung vorfinden.

4.3.1 Transportweiten effektiven Pollens

In diesem Abschnitt wird über Mindesttransportweiten effektiven Pollens beim Feldahorn berichtet. Als effektiv wird derjenige Pollen bezeichnet, dem es gelingt, seine genetische Information an die nächste Generation weiterzugeben. Prinzipiell können Paarungskontakte zwischen Individuen in geringer, aber auch sehr weiter Entfernung zustande kommen. Die Wahrscheinlichkeit von Paarungen zwischen sehr weit entfernten Individuen sinkt jedoch nicht nur aufgrund der Tatsache des zurückzulegenden Weges, sondern auch durch die zunehmende Zahl möglicher Paarungspartner, die untereinander zu Konkurrenten um Pollen und Eizellen werden. Während im allgemeinen davon ausgegangen wird, daß windbestäubte Arten über effektive Mechanismen zur Fernverbreitung von Pollen verfügen, nimmt man für vorwiegend insektenbestäubte Arten eine gezieltere Pollenübertragung über weniger große Distanzen an. Betrachtet man den Pollentransport innerhalb eines Bestandes, so interessiert nicht nur die Frage, welche Strecke Pollenkörner bis zum Erreichen einer befruchtungsfähigen Samenanlage im Durchschnitt zurücklegen. Vielmehr gilt es herauszufinden, in welchen Entfernungen sich die überwiegende Zahl der Paarungsvorgänge abspielt und welche Konsequenzen sich für die genetischen Strukturen der daraus hervorgehenden Nachkommen ergeben.

In den folgenden beiden Abschnitten sollen Aspekte des Genflusses innerhalb eines Bestandes untersucht werden. Zunächst werden Mindesttransportweiten effektiven Pollens über das Verfahren der Vaterschaftsanalyse geschätzt (Abschnitt 4.3.1.1). Im zweiten Abschnitt (4.3.1.2) wird eine Methode verwendet, bei der seltene Allele als Marker eingesetzt werden. Beide Verfahren sind geeignet, um sowohl Transportweiten als auch den Paarungserfolg in Abhängigkeit von der Entfernung der Paarungspartner zu schätzen. Zusätzliche Informationen liefert die Betrachtung individueller effektiver Pollenwolken der Träger von Markerallelen. An ihrem Beispiel kann gezeigt werden, in welchem Ausmaß Bäume auch zu ihrer eigenen effektiven Pollenwolke beitragen und somit eine Selbstbefruchtung herbeiführen (Abschnitt 4.3.1.3).

4.3.1.1 Vaterschaftsanalyse

Sind die Abstände zwischen den Mitgliedern eines Bestandes oder einer Population bekannt, so kann bei einer eindeutigen Identifizierung von Samenelter und Pollenelter eines gegebenen Samens die Entfernung ermittelt werden, die ein Pollenkorn zurückgelegt haben muß, um als Beitrag des Pollenelters in den Samen einzugehen.

4.3.1.1.1 Material und Methode

Jedes Individuum eines Bestandes kann bei Kombination von Informationen verschiedener Genloci durch seinen Multilocus-Genotyp charakterisiert werden. Mit der Anzahl einbezogener Genloci und dem Ausmaß ihrer Variation steigt die Anzahl verschiedener Kombinationsmöglichkeiten und damit die Wahrscheinlichkeit, daß ein Individuum durch einen einzigartigen Multilocus-Genotyp beschrieben werden kann.

Wird ein Same direkt vom Baum geerntet, ist der weibliche Elter eindeutig identifiziert. Jetzt kommt es darauf an, die Menge aller potentieller Polleneltern soweit zu reduzieren, daß im Idealfall nur ein Baum als möglicher Pollenelter übrigbleibt. Dazu werden die Genotyp-Kombinationen von Samenelter und Samen verglichen und daraus abgeleitet, welchen Multilocus-Genotyp ein Pollenelter haben könnte, um die genotypische Struktur des Samens zu erklären. Dies ist nicht notwendigerweise nur ein bestimmter Typ, da der weibliche Beitrag zum Samen für den Fall eines an einem Genort heterozygoten Samenelters nicht mehr eindeutig bestimmt werden kann. Da aber nicht alle möglichen Multilocus-Genotypen im Bestand realisiert sind, gelingt es in vielen Fällen in kleinen Populationen, alle bis auf einen einzigen Baum als Pollenelter auszuschließen. In den folgenden Untersuchungen wird ein auf diese Weise bestimmter Pollenelter als „eindeutig“ bezeichnet, auch wenn die Möglichkeit in Betracht gezogen werden muß, daß Individuen von außerhalb des Bestandes ebenfalls als Polleneltern in Frage kommen. Daß ein solcher Polleneintrag von außerhalb tatsächlich stattfindet, läßt sich dann nachweisen, wenn alle Bäume innerhalb des Bestandes als Polleneltern ausgeschlossen werden können.

Das Vaterschafts-Ausschlußverfahren wurde im Bestand „Gartetal“ auf 1501 Samen (von 50 Samen-elnern) angewendet. Alle 87 Bäume des Bestandes wurden als potentielle Polleneltern in Betracht gezogen. Von den 31 Bäumen des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ wurden 15 im Jahr 1998 und 24 im Jahr 1999 beerntet (578 bzw. 708 Samen) und der Datenanalyse unterzogen.

4.3.1.1.2 Ergebnisse

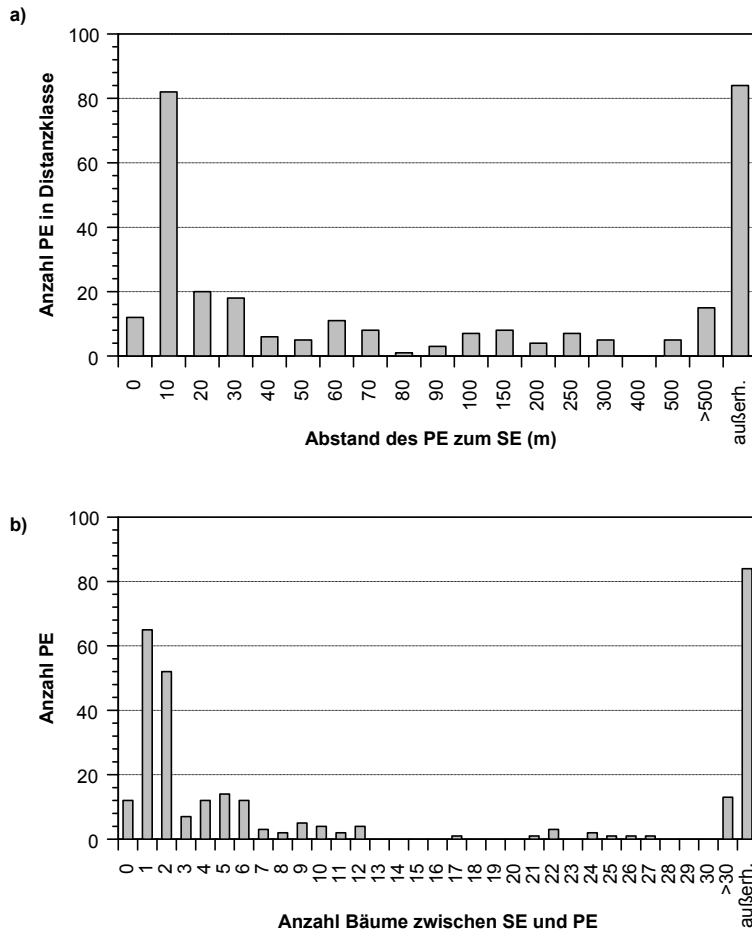


Abb. 4.6: Transportweiten effektiven Pollens im Bestand „Gartetal“ nach der Vaterschafts-Ausschlußmethode. a) Anzahl identifizierter Polleneltern in Entfernungskategorien, b) Anzahl identifizierter Polleneltern in Kategorien der Anzahl potentieller Paarungspartner zwischen Polleneltern und Sameneltern. PE = Polleneltern; SE = Sameneltern.

Polleneltern vertreten sind. Dies sind Fälle von Selbstbefruchtung, bei denen der Sameneltern gleichzeitig auch der Polleneltern gewesen ist. Sie machen im Bestand „Gartetal“ 5,6 % der identifizierten Polleneltern aus. Auffällig ist der sehr hohe Anteil von 82 Polleneltern (38,0 %) im Abstand von 10 m. In den Kategorien „20 m“ und „30 m“ sinkt der Anteil nachgewiesener Polleneltern auf 20 bzw. 18 (9,3 % bzw. 8,3 %).

Insgesamt befinden sich mehr als die Hälfte (55,6 %) aller innerhalb des Bestandes identifizierten Polleneltern in einem Umkreis von 30 m vom Sameneltern (Selbstbefruchtung nicht eingerechnet). Für 84 der 1501 untersuchten Samen (5,6 %) kam kein Mitglied des Bestandes als Polleneltern in Frage. Dies ist der Mindestanteil des von außerhalb des Bestandes eingetragenen Pollens. Die Tatsache, daß bei 31 Sameneltern aus allen Bereichen des Bestandes eine Befruchtung mit externem Pollen nachgewiesen wurde, weist auf seine relativ gleichmäßige Verteilung in diesem Bestand hin (Tab. 4.4).

Durch die Methode der Vaterschaftsanalyse konnten im Bestand „Gartetal“ 216 eindeutige Polleneltern ermittelt werden (für 14,5 % aller untersuchten Samen), im Bestand „Forstbotanischer Garten“ waren es 55 im Jahr 1998 (9,5 % der Samen) und 87 im darauffolgenden Jahr (12,3 % der Samen). Da der Abstand zwischen Sameneltern und Polleneltern bekannt ist, steht jedes Paar Sameneltern/Polleneltern für die Transportweite eines effektiven Pollenkorns. Bestimmt man die Häufigkeit identifizierter Polleneltern in definierten Entfernungskategorien, so ergeben sich Verteilungen von Pollentransportweiten, wie sie beispielhaft für die Daten des Bestandes „Gartetal“ in Abb. 4.6 (a) dargestellt sind. Aus dem Balkendiagramm wird ersichtlich, daß in der Entfernungsklasse „0 m“ zwölf

Tab. 4.4: Mindestanzahl Samen aus Befruchtung durch Polleneltern außerhalb des Bestandes „Gartetal“. Bäume, unter deren Nachkommen keine Befruchtung von außerhalb des Bestandes nachgewiesen wurde, sind nicht aufgeführt. N = Anzahl Samen.

Baum Nr.	2	3	8	10	12	13	16	17	24	25	26	27	28	29	31	38
N	2	2	1	1	1	1	1	1	1	3	1	7	2	2	2	4

Baum Nr.	39	40	42	43	44	45	52	54	61	69	70	72	74	75	82
N	5	5	2	1	8	1	1	2	2	4	4	6	7	3	3

Nach diesen Ergebnissen besteht in der Reihenpflanzung „Gartetal“ auch bei kleinräumiger Betrachtung ein starker Zusammenhang zwischen der Entfernung potentieller Paarungspartner und ihrem Paarungserfolg. Vielfach ist aber schon der nächstmögliche Paarungspartner relativ weit entfernt und die Information über die Pollentransportweite allein erlaubt keine Aussage darüber, ob überhaupt weitere Polleneltern in geringerem Abstand für eine Befruchtung zur Verfügung gestanden hätten. In einer Reihenpflanzung wie dem Bestand „Gartetal“ läßt sich sehr einfach anstelle der Entfernung des Pollenelters zum Samenelter die Anzahl der sich zwischen ihnen befindenden potentiellen Paarungspartner bestimmen („der wievielte Pollenelter ist effektiv geworden?“). Es ergibt sich das in Abb. 4.6 (b) dargestellte Bild. Es ist deutlich zu erkennen, daß auf den nächsten und den übernächsten Nachbarn der weitaus größte Anteil an den Paarungskontakten entfällt: Diese allein stehen für die Hälfte aller nachgewiesenen Polleneltern (54,2 %); die ersten sechs Nachbarn zu beiden Seiten eines Samenelters machen sogar einen Anteil von 75 % aus (Selbstbefruchtung nicht eingerechnet).

Ähnliche Ergebnisse ergab die Analyse für den Bestand „Forstbotanischer Garten“ in den Jahren 1998 und 1999. Unter den identifizierten Polleneltern waren 25,5 % bzw. 9,4 % mit den Sameneltern identisch (Selbstbefruchtung). Ähnlich wie im Bestand „Gartetal“ ging der größte Teil der Paarungen auch hier auf Paarungen mit Bäumen in unmittelbarer Nachbarschaft des Samenelters zurück. Im Jahr 1998 wurden 29,1 % der Polleneltern in einem Umkreis von 20 m vom Samenelter identifiziert (Selbstbefruchtung nicht eingerechnet), im Jahr 1999 waren es 51,7 %. Der Mindesteintrag von Fremdpollen von außerhalb des Bestandes lag mit 7,4 % bzw. 9,2 % (1998 bzw. 1999) etwas höher als im Bestand „Gartetal“.

4.3.1.2 Vergleich identifizierter Polleneltern in zwei Vegetationsperioden

Ein Vergleich der als Polleneltern eindeutig bestimmten Bäume und die Häufigkeit ihrer Funktion als Pollenelter in verschiedenen Vegetationsperioden eröffnet eine Möglichkeit, Unterschiede zwischen den Paarungsmustern der entsprechenden Jahre zu entdecken. Der Vorteil eines solchen Vergleichs liegt darin, daß die Ergebnisse nicht durch die Ausschlußkraft bestimmter Multilocus-Genotypen beeinflusst werden, denn die Genotypen der Bäume des Bestandes sind in jedem Jahr gleich. Damit ist auch die Wahrscheinlichkeit, die Paarung zwischen einem bestimmten Samenelter und einem bestimmten Pollenelter eindeutig nachzuweisen, in jedem Jahr gleich. Allerdings ist ein Einfluß durch

die Größe der Stichprobe der analysierten Nachkommen pro Baum zu erwarten. Die in Kapitel 3.2 beschriebene Analyse der Allelhäufigkeiten in Nachkommenschaften des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ ergab bei einem Vergleich der Jahre 1998 und 1999 in einzelnen Fällen signifikante Unterschiede, was darauf hindeutet, daß sich auch das Paarungsmuster in verschiedenen Jahren wenigstens in Einzelfällen deutlich unterscheidet. An dieser Stelle soll der Frage nachgegangen werden, ob sich aus einem Vergleich der in beiden Vegetationsperioden eindeutig identifizierten Polleneltern weitere Hinweise auf unterschiedliche Paarungsmuster in den beiden Jahren ergeben.

4.3.1.2.1 Material und Methoden

Die Untersuchung basiert auf den Nachkommen von 14 Bäumen des Bestandes „Forstbotanischer Garten“, die sowohl 1998 als auch 1999 beerntet werden konnten. Als potentielle Polleneltern wurden alle 31 Bäume des Bestandes in die Analyse einbezogen. Die Größe der Gesamtstichprobe betrug 564 Samen im Jahr 1998 und 420 Samen im Jahr 1999. Die Identifizierung der Polleneltern erfolgte nach dem in Abschnitt 4.3.1.1 beschriebenen Verfahren der Vaterschaftsanalyse. An dieser Stelle sei nochmals darauf hingewiesen, daß der Bestand reproduktiv nicht vollkommen isoliert ist und Paarungskontakte mit Bäumen außerhalb des Bestandes nachweislich vorkommen. Die als „eindeutige Polleneltern“ identifizierten Individuen sind daher im engeren Sinne als „wahrscheinliche Polleneltern“ zu betrachten.

4.3.1.2.2 Ergebnisse

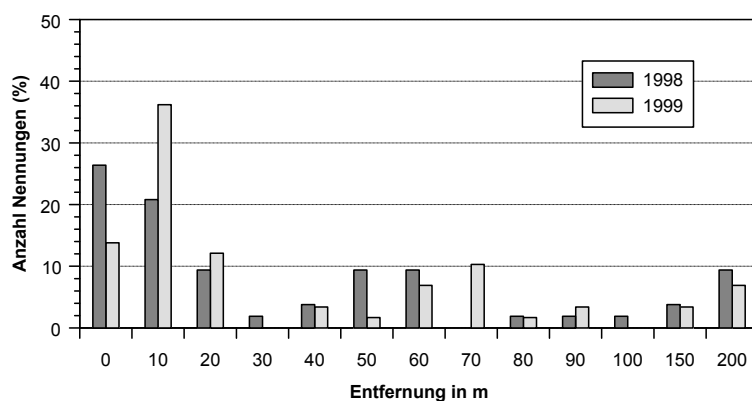


Abb. 4.7: Anteil der Nennungen eindeutig identifizierter Polleneltern in Abhängigkeit von ihrer Entfernung zum Sameneltern im Bestand „Forstbotanischer Garten“ in den Jahren 1998 und 1999. In jeder Entfernungskategorie ist die Anzahl identifizierter Bäume in Prozent der insgesamt bestimmten Polleneltern angegeben.

Im Jahr 1998 konnte für 53 von 564 untersuchten Samen der 14 Bäume (= 9,4%) ein eindeutiger Polleneltern identifiziert werden, im darauffolgenden Jahr für 58 von 420 Samen (= 13,8%). Die Klassifizierung der Polleneltern nach ihrem Abstand zum jeweiligen Samenbaum vermittelt einen ersten Eindruck über die Häufigkeit von Paarungen in bestimmten Entfernungskategorien in den beiden Vegetationsperioden (Abb. 4.7).

Unterschiede werden vor allem in der Entfernungskategorie „Null“ (Selbstbefruchtung) und in der unmittelbaren Umgebung der Samenbäume (Kategorie „10 m“) deutlich. So lag der Anteil nachgewiesener Selbstbefruchtungen im

Jahr 1998 deutlich höher als in der darauffolgenden Vegetationsperiode. Im Jahr 1999 fällt insbesondere der hohe Anteil nachgewiesener Paarungen im Umkreis bis 10 m von den Samenertern auf. In beiden Jahren wurden Pollenertern in Entfernungen bis 200 m nachgewiesen.

Eine differenziertere Betrachtung ermöglicht eine Analyse der Frage, wie oft ein beliebiger Baum des Bestandes als Pollenelter überhaupt und insbesondere als Pollenelter eines bestimmten Samenbaums ermittelt wird. Die Ergebnisse dieser Auswertung sind in Tabelle 4.5 dargestellt: In der obersten Zeile sind von den 31 potentiellen Pollenertern diejenigen aufgeführt, die mindestens einmal als Pollenspender eindeutig identifiziert worden sind (PE1, PE2 usw.). In den Spalten ist für jeden dieser Pollenertern die Anzahl ihrer Nennungen insgesamt (ges98 bzw. ges99) und die Anzahl ihrer Nennungen als Pollenelter eines bestimmten Samenertern angegeben (eine „Nennung“ entspricht einem Befruchtungseignis durch Pollen eines gegebenen Baums). So wurde z.B. Baum 1 insgesamt nur einmal als Pollenelter identifiziert, und zwar für einen Samen des Baums 26 im Jahr 1999.

Sieben von 13 Bäumen wurden in beiden Jahren als Pollenelter nachgewiesen. In einzelnen Fällen unterscheidet sich die Anzahl der Nennungen stark, so z.B. bei Baum 5, der in 1998 lediglich zweimal, im nächsten Jahr jedoch 17 mal als Pollenspender identifiziert wurde. Diese 17 Nennungen entfallen mehrheitlich auf die Bäume 6 und 7 in zwei bzw. sieben Meter Entfernung vom Pollenelter: 1999 wurde Baum 5 als Pollenelter von 9 der insgesamt 30 untersuchten Samen von Baum 6 genannt; im Jahr zuvor konnte Baum 5 dagegen trotz einer höheren Stichprobe von 45 Samen nicht als Pollenelter nachgewiesen werden, obwohl die Wahrscheinlichkeit einer Identifizierung grundsätzlich in jedem Jahr gleich ist. Auch als Pollenspender für Baum 7 konnte er nicht nachgewiesen werden; allerdings war die Anzahl untersuchter Samen 1998 mit nur 15 gegenüber 30 im darauffolgenden Jahr deutlich geringer.

Tab. 4.5: Häufigkeit nachgewiesener Polleneltern im Bestand „Forstbotanischer Garten“ in den Vegetationsperioden 1998 und 1999. In den Feldern der Matrix ist jeweils die Anzahl der Nennungen eines Baums in seiner Funktion als Polleneltern (PE1, PE2, usw.) für bestimmte Samenbäume in den Jahren 1998 und 1999 angegeben (1-98, 1-99, usw.); ges. = Anzahl der Nennungen als PE bezogen auf alle Bäume des Bestandes; in den schattierten Feldern ist die Anzahl Selbstbefruchtungen (Polleneltern = Sameneleiter) angegeben.

	PE 1	PE 2	PE 3	PE 4	PE 5	PE 7	PE 16	PE 18	PE 20	PE 22	PE 24	PE 25	PE 27
ges98	-	15	-	15	2	8	2	2	2	-	4	3	-
ges99	1	7	3	8	17	-	-	4	1	2	9	5	1
1-98	-	3	-	2	-	-	-	-	-	-	3	1	-
1-99	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	1	-	-
2-98	-	11	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
2-99	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3-98	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
3-99	-	1	2	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-
4-98	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4-99	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
5-98	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-
5-99	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	1	-
6-98	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6-99	-	-	-	-	9	-	-	-	-	-	-	-	-
7-98	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7-99	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-
9-98	-	-	-	2	1	1	-	-	-	-	-	-	-
9-99	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
14-98	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
14-99	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	3	1	-
16-98	-	-	-	2	-	-	2	1	-	-	-	-	-
16-99	-	2	-	4	-	-	-	2	-	-	-	-	-
18-98	-	-	-	5	1	-	-	-	-	-	-	-	-
18-99	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-
23-98	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
23-99	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25-98	-	-	-	-	-	6	-	-	-	-	1	-	-
25-99	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	3	1
26-98	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-
26-99	1	1	-	-	3	-	-	-	-	-	4	-	-

Vor dem Hintergrund der Komplexität des Paarungsgeschehens durch das Zusammenspiel von verschiedengeschlechtlichen Blühphasen, Blühzeitpunkten, innerartlicher Konkurrenz und Bestäuberverhalten ist ein unterschiedliches Paarungsmuster in verschiedenen Jahren sehr wahrscheinlich. Da von der Blühperiode 1998 keine Beobachtungen zum Blühverlauf vorliegen, lassen sich diesbezüglich keine Vergleiche anstellen. Die Daten zur Blühabfolge aus dem Jahr 1999 (s. Abb. 4.4 in Abschnitt 4.1.2) verdeutlichen jedoch, daß Baum 5 in diesem Jahr eine intensive männliche Blüte aufwies, die sich mit den weiblichen Phasen der Bäume 6 und 7 überlappte. Dementsprechend häufig ist er in diesem Jahr als Polleneltern beider Bäume identifiziert worden¹². Umgekehrt läßt sich daraus schließen, daß dieser Baum im Jahr 1998 entweder weniger Pollen produziert hat, oder aber ihn zu einer Zeit entließ, zu der eine Überlappung mit den weiblichen Phasen der Bäume 6 und 7 nicht gegeben war.

¹² Zu ähnlichen Ergebnissen führen die Untersuchungen mit der „Pollenwolken-Methode“, die in Abschnitt 4.4.1.4 vorgestellt wird. Demnach ist Baum 5 im Jahr 1999 Pollenspende für vier Bäume (inklusive Selbstbefruchtung), wobei maximale Beiträge von 22,0 % zur Pollenwolke von Baum 6 und 33,4 % zu der von Baum 7 geschätzt werden.

Die vorliegenden Daten stimmen mit den Beobachtungen zum Blühverlauf i.d.R. gut überein. Die am häufigsten als Pollenelter identifizierte Bäume waren im Jahr 1999 neben Baum 5 die Bäume 2, 4, und 24. Zusammen fielen auf alle vier Bäume 60,3% aller Nennungen. Auch den Daten zur Blühperiode zufolge waren die Bäume 2 und 4 starke Pollenproduzenten; über Baum 24 lagen keine Daten zur Blüte vor. Andere Bäume mit ausgeprägten männlichen Phasen, von denen ein entsprechend hoher Anteil an Vaterschaften zu erwarten ist, konnten jedoch mittels der Vaterschaftsanalyse nicht identifiziert werden, so daß die Betrachtungen in diesem Abschnitt auf die Beispiele einzelner Bäume beschränkt bleiben müssen.

4.3.1.3 Verbreitung seltener Allele in Nachkommenschaften und Pollenwolken

Während man mit der Methode der Vaterschaftsanalyse aus der Menge aller potentiellen den tatsächlichen Pollenelter zu identifizieren versucht, rückt bei dem hier beschriebenen Verfahren ein einzelner Pollenelter in das Zentrum der Betrachtung. Ist er Träger eines für den Bestand einmaligen (oder sehr seltenen) Allels, so kann dieses als Marker verwendet und seine Verbreitung durch den Pollen des Markerbaumes beobachtet werden. In diesem Zusammenhang ist die Betrachtung individueller Pollenwolken sehr aufschlußreich, denn sie liefert Informationen über den Beitrag eines Samenelters zu seiner eigenen Pollenwolke und damit über das Ausmaß von Selbstbefruchtung. Da i.d.R. wenige Bäume eines Bestandes dieser Größe Träger seltener Allele sind, liefert diese Methode zwar nur Informationen über Pollentransportweiten genau dieser Bäume, bietet andererseits aber den Vorteil, daß sich für den einzelnen Markerbaum ein relativ genaues Bild seiner Pollenverbreitung und der Paarungshäufigkeiten mit den Mitgliedern des Bestandes ermitteln läßt.

4.3.1.3.1 Material und Methode

Die Verbreitung seltener Allele durch Pollen wurde am Beispiel der Bäume 1 bis 25 des Bestandes „Gartetal“ untersucht. Die Bäume sind in diesem Teil des Bestandes besonders regelmäßig angeordnet und größtenteils von freiem Feld umgeben, so daß ein Eintrag von Fremdpollen aus der näheren Umgebung nicht zu erwarten ist.

Unter Berücksichtigung der Allelhäufigkeiten der Altbäume des gesamten Bestandes wurden Bäume mit seltenen Allelen an einem oder mehreren Genloci ausgewählt und die Nachkommen der Bäume 1 bis 25 auf das Vorkommen dieser Allele überprüft (Gesamtstichprobe der Samen = 775). Aus dem Abstand zwischen dem Markerbaum und einem Baum, der in seiner Nachkommenschaft das Markerallel aufweist, ergibt sich die Pollentransportweite. Die Häufigkeit des Allels in einer Stichprobe aus der Nachkommenschaft eines Samenelters ist Ausdruck für Häufigkeit von Paarungsereignissen zwischen beiden Bäumen. Dabei muß berücksichtigt werden, ob der Pollenspender homozygoter oder heterozygoter Träger des Markerallels ist. Liegt das Markerallel homozygot vor, so entspricht seine Häufigkeit in den Nachkommen eines vom Markerbaum verschiedenen Baums der Paarungshäufigkeit mit dem Pollenspender; liegt es dagegen heterozygot vor, so muß die

Paarungshäufigkeit als doppelt so hoch angenommen werden, wie es der Häufigkeit des Markerallels entspricht, wenn vorausgesetzt wird, daß beide Allele des Markerbaums mit gleichen Anteilen im Pollen vertreten sind und mit gleicher Wahrscheinlichkeit zur Befruchtung gelangen.

Die Schätzung individueller effektiver Pollenwolken wurde mit der „maximum-likelihood-Methode“ nach GILLET (1997) vorgenommen. Mit diesem Verfahren wird diejenige Pollenwolke eines gegebenen Individuums geschätzt, die am wahrscheinlichsten die in den Samen auftretenden Allelhäufigkeiten erklärt (diejenige Pollenwolke, die die Wahrscheinlichkeit maximiert, die beobachtete Stichprobe zu haben). Das dem Verfahren zugrundeliegende Modell geht von der Annahme aus, daß reguläre Segregation der Eizellen sowie zufällige Gametenfusion stattfinden.

4.3.1.3.2 Ergebnisse

Die Pollentransportweiten und die Häufigkeit von Paarungsereignissen zwischen Markerbäumen und dem Kollektiv der 25 Bäume werden im folgenden anhand von drei Beispielen in den Abbildungen 4.8 bis 4.13 dargestellt. Auf der x-Achse sind die Bäume 1 bis 25 entsprechend ihrer Reihenfolge im Bestand aufgetragen. Anstelle der Nummer des Baumes ist jeweils seine Entfernung zum linken Nachbarn angegeben (z.B. ist Baum 2 zehn Meter von Baum 1 entfernt; Baum 3 ist 90 Meter von Baum 2 entfernt, usw.). Der Träger des jeweiligen seltenen Allels ist mit einem Punkt besonders gekennzeichnet. Alle Markerbäume sind für das betrachtete Allel heterozygot. Die Höhe der Balken entspricht der Häufigkeit des Allels in den Nachkommenschaften (Abbildung 4.8, 4.10 und 4.12) bzw. in den effektiven Pollenwolken der entsprechenden Bäume (Abbildung 4.9, 4.11 und 4.13).

Beispiel AP-A₁

Baum 1 trägt am Genort AP-A das seltene Allel 1¹³. Nur fünf der Bäume 1 bis 25 besitzen in ihren Nachkommenschaften einige Samen mit diesem Allel und es ist davon auszugehen, daß diese durch den Pollen von Baum 1 übertragen wurden (Abb. 4.8). Die Nachkommen des Markerbaums selbst besitzen A₁ mit einem Anteil von 18,3 %. Unter der Annahme einer regulären Segregation der Eizellenbeiträge sowie ausschließlicher Fremdbefruchtung wird ein im heterozygoten Zustand vorliegendes Markerallel mit einer Häufigkeit von ¼ unter den Nachkommen des Markerbaums erwartet: Die Allele des Samenelters werden unter diesen Voraussetzungen zu gleichen Anteilen an die Samen weitergegeben, wo sie insgesamt 50 % der genetischen Information ausmachen (jedes der Allele des Markerbaums also 25 %, die anderen 50 % stammen vom Pollenelter).

¹³ Weitere Träger des Markerallels innerhalb des Bestandes sind die Bäume 62 und 67 in einer Entfernung von fast 1,5 km von Baum 1.

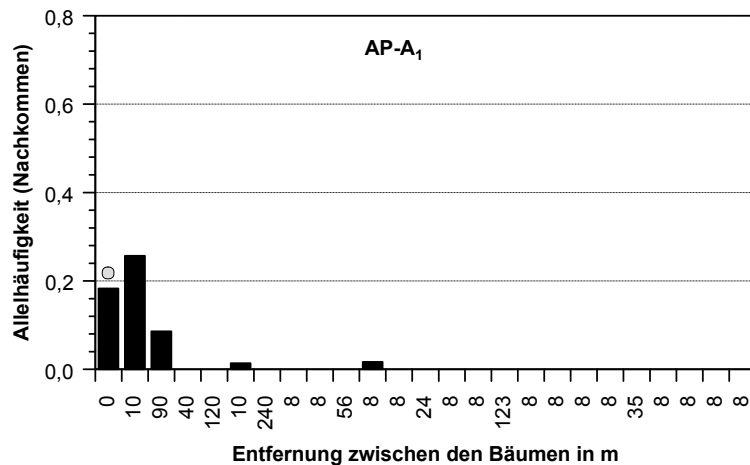


Abb. 4.8: Relative Häufigkeit des Allels 1 am Genort AP-A unter den Nachkommenschaften der Bäume 1 bis 25 im Bestand „Gartetal“. Baum 1 ist als heterozygoter Träger des Markerallels mit einem Kreis gekennzeichnet. Die Bäume sind ihrer Position im Bestand entsprechend auf der x-Achse unter Angabe der Entfernung zum jeweiligen linken Nachbarn aufgetragen.

Eine Abweichung von diesen Verhältnissen könnte durch eine geringe Stichprobengröße oder durch eine Verletzung der Annahme regulärer Segregation zustande kommen. Bei einem Fremdbefruchtungsanteil von weniger als 100% wird das Markerallel mit einer Häufigkeit von mehr als 25 % erwartet. Im Falle vollständiger Selbstbefruchtung kann seine Häufigkeit unter den Nachkommen des heterozygoten Markerbaums auf maximal 50 % ansteigen (weiterhin unter der Annahme regulärer Segregation der Pollen-

und Eizellenbeiträge sowie gleichen Befruchtungswahrscheinlichkeiten der männlichen und weiblichen Gameten).

In dem Beispiel von Baum 1 liegt der Anteil von A_1 unter den eigenen Samen geringfügig unter dem bei vollständiger Fremdbefruchtung erwarteten Wert. Es ist wahrscheinlich, daß das Markerallel ausschließlich über den weiblichen Beitrag in die Samen gelangt ist und Selbstbefruchtung nicht oder

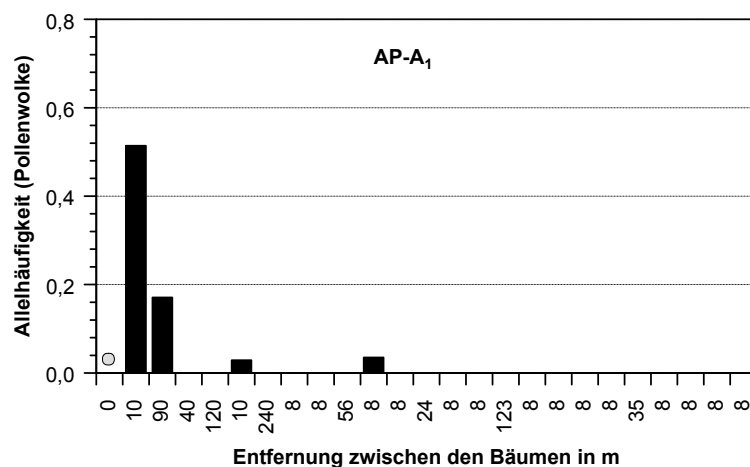


Abb. 4.9: Relative Häufigkeit des Allels 1 am Genort AP-A in den Pollenwolken der Bäume 1 bis 25 im Bestand „Gartetal“. Baum 1 ist als heterozygoter Träger des Markerallels mit einem Kreis gekennzeichnet. Die Bäume sind ihrer Position im Bestand entsprechend auf der x-Achse unter Angabe der Entfernung zum jeweiligen linken Nachbarn aufgetragen.

höchstens in geringem Ausmaß stattgefunden hat. Dies verdeutlicht auch die Darstellung der Allelhäufigkeiten in den individuellen effektiven Pollenwolken in Abbildung 4.9. Das Markerallel kommt in der geschätzten Pollenwolke des Markerbaums selbst nicht vor, woraus geschlossen werden kann, daß kein oder nur sehr wenig eigener Pollen (z.B. über das zweite Allel) zur Befruchtung gekommen ist (keine oder geringe Selbstbefruchtung).

Überraschend groß sind die Unterschiede in den Allelhäufigkeiten der Nachkommen der übrigen Bäume. Unter den Samen des unmittelbar benachbarten Baums 2 ist A_1 zu 25,7 % vertreten. Geht man davon aus, daß das zweite Allel von Baum 1 am Genort AP-A

mit einer gleich großen Wahrscheinlichkeit zur Befruchtung kommt, muß Baum 2 nahezu vollständig von Baum 1 befruchtet worden sein. Sehr deutlich ist dies an der Zusammensetzung der effektiven Pollenwolke von Baum 2 zu erkennen, in der das Markerallel allein 51,4 % ausmacht (Abb. 4.9). Baum 3 in einem Abstand von 100 m zu Baum 1 weist A_1 immerhin noch bei 8,6 % seiner Samen auf. Als weitere Empfänger tragen lediglich die Nachkommen der Bäume 6 und 11 das seltene Allel (1,4 % bzw. 1,7 %). Der Transport von Pollen kann nach diesen Ergebnissen über Entfernungen von mehreren 100 Metern stattfinden, wobei der überwiegende Teil des Pollens jedoch in unmittelbarer Nähe des Pollenspenders zur Befruchtung gelangt (Entfernung 10 bis 100 m, bzw. der nächste und übernächste Nachbar). In der effektiven Pollenwolke von Baum 11 weist das Markerallel einen Anteil von 3,5 % auf; 7 % des bei diesem Baum effektiv gewordenen Pollens wurden also über eine Strecke von 590 m herantransportiert.

Beispiel IDH- A_2

Das Beispiel von Allel 2 am Genort IDH-A bestätigt teilweise die oben beschriebenen Ergebnisse für Baum 1. Die Nachkommen des Markerbaums 1 tragen das Markerallel im vorliegenden Beispiel mit einem Anteil von 26,7 % (Abb. 4.10). In der effektiven Pollenwolke ist A_2 mit einem Anteil von 6,3 % vertreten, so daß bei Baum 1 ein Selbstbefruchtungsanteil von 12,6 % angenommen werden kann

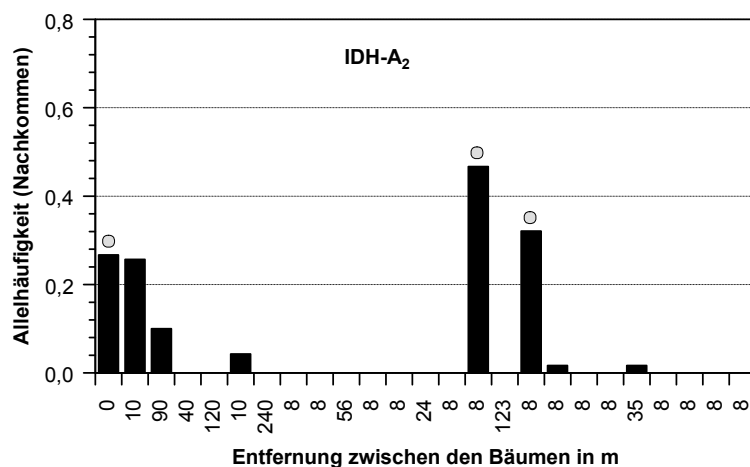


Abb. 4.10: Relative Häufigkeit des Allels 2 am Genort IDH-A unter den Nachkommenschaften der Bäume 1 bis 25 im Bestand „Gartetal“. Die Bäume 1, 15 und 17 sind als heterozygoter Träger des Markerallels mit einem Kreis gekennzeichnet. Die Bäume sind ihrer Position im Bestand entsprechend auf der x-Achse unter Angabe der Entfernung zum jeweiligen linken Nachbarn aufgetragen.

von Baum 11 bei der gegebenen Stichprobengröße von 29 Samen keine Träger des Markerallels beobachtet wurden.

(Abb. 4.11). Dieser Wert weicht von dem Ergebnis auf der Basis des Genorts AP-A (keine Selbstbefruchtung) deutlich ab; er ist möglicherweise auf den relativ geringen Stichprobenumfang von 30 Samen für Baum 1 zurückzuführen.

Unter den Pollenempfängern weisen die Nachkommen von Baum 2 auch an diesem Genort mit 25,7 % den höchsten Anteil des seltenen Allels auf (51,4 % in der effektiven Pollenwolke). Die Samen von Baum 3 tragen A_2 zu 10 %, während unter den Nachkommen

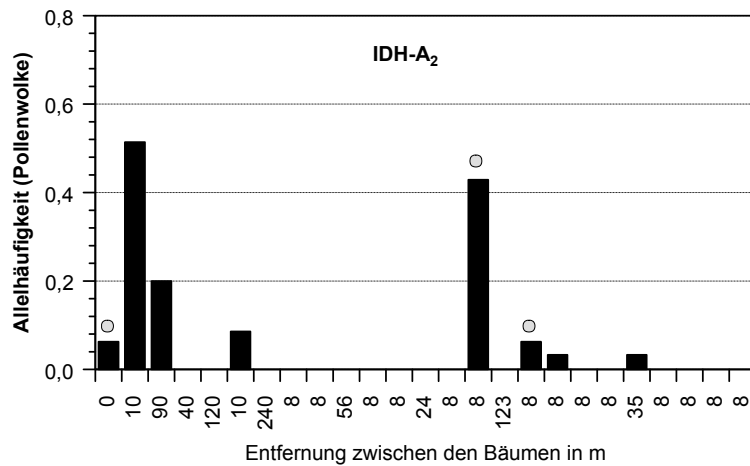


Abb. 4.11: Relative Häufigkeit des Allels 2 am Genort IDH-A in den Pollenwolken der Bäume 1 bis 25 im Bestand „Gartetal“. Die Bäume 1, 15 und 17 sind als heterozygoter Träger des Markerallels mit einem Kreis gekennzeichnet. Die Bäume sind ihrer Position im Bestand entsprechend auf der x-Achse unter Angabe der Entfernung zum jeweiligen linken Nachbarn aufgetragen.

Die Bäume 15 und 17 sind ebenfalls Markerbäume für A₂ und weisen mit 46,7 % bzw. 32,1 % sehr hohe Anteile dieses Allels unter ihren eigenen Nachkommen auf. In der näheren Umgebung der beiden Bäume ist es hingegen kaum zu einer Pollenverbreitung gekommen. In den effektiven Pollenwolken beider Bäume wird der Anteil von A₂ auf 42,9 % bzw. 6,3 % geschätzt.

Der extrem hohe Wert für Baum 15 kann durch Polleneintrag von Baum 17 oder durch einen sehr hohen Anteil von Selbstbefruchtung bzw. eine Kombination aus beidem

erklärt werden. Auffällig ist weiterhin die insgesamt wahrscheinlich geringe Pollenproduktion dieser beiden Bäume, wenn man die Verbreitung des Allels in der Nachbarschaft der Markerbäume als Maßstab heranzieht.

Beispiel GOT-B₅

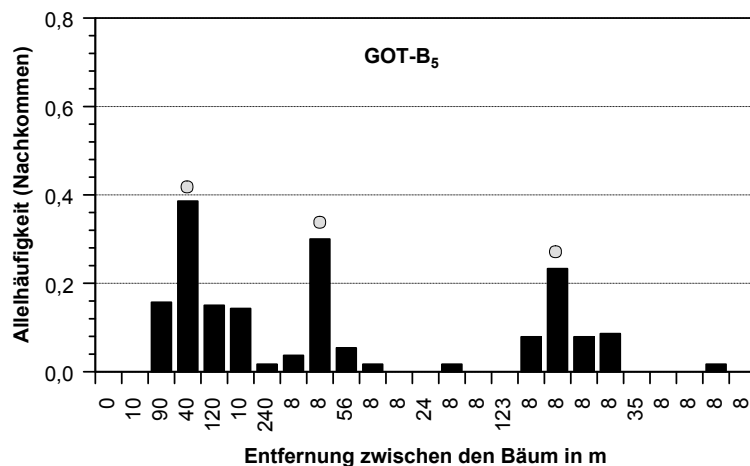


Abb. 4.12: Relative Häufigkeit des Allels 5 am Genort GOT-B unter den Nachkommenschaften der Bäume 1 bis 25 im Bestand „Gartetal“. Die Bäume 4, 9 und 18 sind als heterozygoter Träger des Markerallels mit einem Kreis gekennzeichnet. Die Bäume sind ihrer Position im Bestand entsprechend auf der x-Achse unter Angabe der Entfernung zum jeweiligen linken Nachbarn aufgetragen.

Als drittes Beispiel dient der Genort GOT-B mit dem Markerallel 5 und den Bäumen 4, 9 und 18 als Markerbäumen¹⁴. Auch hier zeigt sich deutlich eine Häufung der Frequenzen dieses Allels unter den Nachkommen der jeweiligen Nachbarbäume (Abb. 4.12). Pollenempfänger sind vor allem der nächste und übernächste Nachbar, während die Entfernung zum Pollenspender eher als zweitrangig betrachtet werden muß (vgl. z.B. die Bäume 3, 5 und 6).

¹⁴ Weitere Träger des Markerallels innerhalb des Bestandes sind die Bäume 38 und 54 in einer Entfernung von 315 bzw. 440 m von Baum 25.

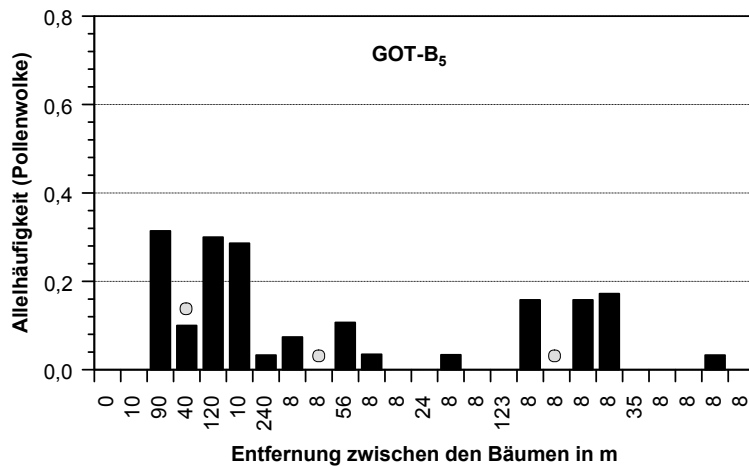


Abb. 4.13: Relative Häufigkeit des Allels 5 am Genort GOT-B in den Pollenwolken der Bäume 1 bis 25 im Bestand „Gartetal“. Die Bäume 4, 9 und 18 sind als heterozygoter Träger des Markerallels mit einem Kreis gekennzeichnet. Die Bäume sind ihrer Position im Bestand entsprechend auf der x-Achse unter Angabe der Entfernung zum jeweiligen linken Nachbarn aufgetragen.

Die Darstellung der effektiven Pollenwolken in Abbildung 4.13 verdeutlicht, daß das Markerallel auch in diesen Beispielen in den Pollenwolken der Markerbäume selbst nicht oder nur zu einem geringen Anteil, in den Pollenwolken der benachbarten Bäume jedoch stark vertreten ist.

Wie in den Beispielen zuvor wird auch hier deutlich, daß der Feldahorn über Mechanismen verfügt, welche die Möglichkeit der Selbstbefruchtung einschränken und Fremdbefruchtung fördern.

4.3.1.4 Auswirkungen eingeschränkter Pollentransportweiten auf abgeleitete genetische Parameter

Der ausgeprägte Genfluß zwischen benachbarten Bäumen über deren Pollen beeinflusst nicht nur die allelischen Strukturen der Nachkommenschaften, sondern läßt entsprechende Auswirkungen auf

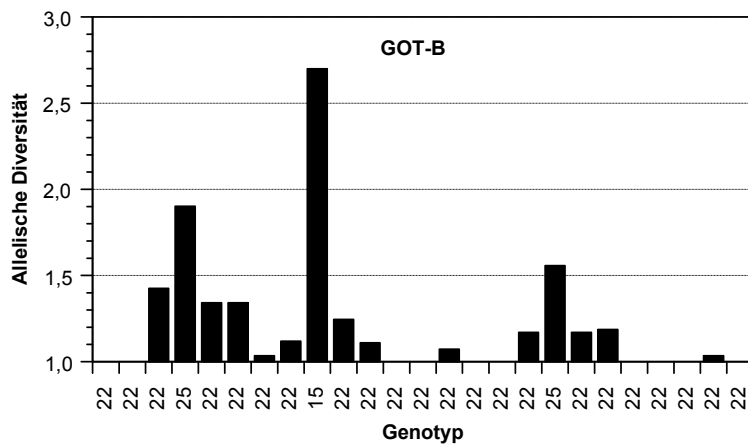


Abb. 4.14: Allelische Diversität v der Nachkommenschaften der Bäume 1 bis 25 im Bestand „Gartetal“. Die Bäume sind ihrer Position im Bestand entsprechend auf der x-Achse unter Angabe ihres Genotyps aufgetragen.

abgeleitete genetische Parameter erwarten. Dies kann sich an einzelnen Genorten extrem auswirken, wie das folgende Beispiel des bereits oben erwähnten Genortes GOT-B demonstrieren soll. In den Abbildungen 4.14 und 4.15 sind für die Nachkommenschaften der Bäume 1 bis 25 die allelische Diversität v und der Heterozygotenanteil H_a unter

Angabe der Genotypen der Altbäume dargestellt. Obwohl die meisten Bäume den gleichen Genotyp aufweisen (homozygot für das häufigste Allel B_2), unterscheiden sie sich sehr deutlich hinsichtlich ihrer Werte für v und H_a . Der Einfluß von Trägern seltener Allele auf die benachbarten Bäume führt bei diesen zu einem Anstieg der Werte bei beiden Parametern.

Aufteilung erfolgte in der Regel vom Standpunkt eines Betrachters auf dem Weg in zwei vordere Abschnitte (rechts und links), sowie einen vom Standpunkt aus hinteren Abschnitt der Baumkrone. Die Gesamtstichprobe der auf Alloenzyme untersuchten Nachkommen umfaßt 1045 Samen. Die Stichprobengröße pro Baum beläuft sich in den meisten Fällen auf etwa 30 Samen und damit 10 bis 15 Samen pro Kronenbereich, liegt bei einzelnen Bäumen aber deutlich darüber. Auf der Basis der Alloenzymdaten wurden Genotyphäufigkeiten berechnet und die Hypothese ihrer homogenen Verteilung in verschiedenen Kronenbereichen getestet. Verwendet wurde der "Monte-Carlo two-tailed unconditional test of homogeneity (independence)" (GILLET, pers. Mitteilung; Computerprogramm „Homogen“)¹⁵; der Test wurde für jeden Baum und jeden der zehn Genorte durchgeführt.

4.3.2.2 Ergebnisse

In Tabelle 4.5 sind die Bäume mit der Anzahl der jeweils untersuchten Samen und der Anzahl der beernteten Kronenbereiche angegeben. Nur bei drei Individuen wurde eine signifikante Abweichung der beobachteten Werte von der erwarteten Gleichverteilung festgestellt (in Tabelle 4.6 mit "+" gekennzeichnet). Die Ergebnisse der Homogenitätstests für die einzelnen Genloci dieser drei Bäume sind Tabelle 4.7 zu entnehmen. Signifikante Abweichungen wurden bei diesen Individuen jeweils nur an einem von zehn Genorten beobachtet. Berücksichtigt man die Gesamtzahl untersuchter Bäume, so stellt sich die Verteilung von Genotypen in den individuellen Kronenbereichen im Regelfall sehr homogen dar.

¹⁵Im Unterscheid zum "exact two-tailed unconditional test of homogeneity" beruht die Berechnung der Signifikanz-Wahrscheinlichkeiten hier auf einer Monte-Carlo-Simulation.

Tab. 4.6: Ergebnisse des Tests auf Homogenität der Verteilung von Genotypen der Samen verschiedener Kronenbereiche bei Bäumen der Bestände „Forstbotanischer Garten“ und „Gartetal“. B = Forstbotanischer Garten, G = Gartetal; N Samen = Anzahl untersuchter Samen pro Baum; N Bereiche = Anzahl der unterteilten Kronenbereiche pro Baum; Sign. = Signifikanz; - = an keinem Genort Signifikanz; + = Signifikanz an einem der untersuchten Genorte.

Baum	N Samen	N Bereiche	Sign.
B-1	60	3	-
B-2	30	2	-
B-4	30	3	-
B-5	50	3	-
B-9	70	3	+
B-23	30	2	-
G-1	30	3	-
G-2	35	2	-
G-3	35	2	+
G-4	35	2	-
G-6	35	3	-
G-8	30	3	-
G-9	30	3	-
G-10	30	3	-
G-11	29	3	-
G-12	29	3	-
G-13	30	3	-
G-14	29	3	-
G-15	30	3	-
G-16	30	3	-
G-17	39	3	-
G-19	30	3	-
G-20	29	3	-
G-21	30	3	-
G-22	30	3	-
G-25	30	3	-
G-27	30	3	-
G-31	30	3	-
G-35	30	3	-
G-38	30	3	+
G-61	30	3	-

Tab. 4.7: Details des Homogenitätstests („Homogen“) der Genotyphäufigkeiten in verschiedenen Kronenbereichen von Bäumen der Bestände „Forstbotanischer Garten“ und „Gartetal“. Aufgeführt sind nur Bäume mit signifikanten Abweichungen beobachteter von den erwarteten Werten; P = Signifikanz-Wahrscheinlichkeit; SL = Signifikanzlevel: 0,05 = *, 0,01 = **, 0,001 = ***, n.s. = nicht signifikant; n.test. = nicht testbar (Genort ohne Variation); B = Bestand „Forstbotanischer Garten“; G = Bestand „Gartetal“.

Baum	Genort	P	SL
B-9	PGI-B	0,931	n.s.
	PGM-B	0,600	n.s.
	PGM-C	0,003	**
	GOT-B	n.test.	n.s.
	GOT-C	0,977	n.s.
	IDH	n.test.	n.s.
	AP-A	0,731	n.s.
	AP-B	0,443	n.s.
	AP-C	0,832	n.s.
G-3	ADH	0,550	n.s.
	PGI-B	1,000	n.s.
	PGM-B	n.test.	n.s.
	PGM-C	0,812	n.s.
	GOT-B	0,022	*
	GOT-C	n.test.	n.s.
	IDH	0,718	n.s.
	AP-A	0,377	n.s.
	AP-B	0,175	n.s.
G-38	AP-C	1,000	n.s.
	ADH	n.test.	n.s.
	PGI-B	0,044	*
	PGM-B	0,506	n.s.
	PGM-C	0,884	n.s.
	GOT-B	0,984	n.s.
	GOT-C	0,183	n.s.
	IDH	n.test.	n.s.
	AP-A	n.test.	n.s.
AP-B	0,959	n.s.	
AP-C	0,140	n.s.	
ADH	0,454	n.s.	

4.3.3 Zusammenfassung

- Mit dem Verfahren der Vaterschaftsanalyse gelang für etwa 12 % der untersuchten Samen der Bestände „Forstbotanischer Garten“ und „Gartetal“ die Identifizierung der wahrscheinlichen Polleneltern. Der größte Anteil der ermittelten Paarungen fand zwischen benachbarten Bäumen im Abstand von etwa 10 bis 20 m statt.
- Die Analyse der beteiligten Paarungspartner nach dem Kriterium „der wievielte Nachbar ist der Pollenspender“ ergab, daß auf den nächsten und übernächsten Nachbarn der weitaus größte Anteil der Paarungskontakte entfällt.

- Ferntransport von Pollen über mehrere hundert Meter sowie von außerhalb des Bestandes findet ebenso statt.
- Bei dem Vergleich der Häufigkeiten eindeutig identifizierter Polleneltern in zwei Vegetationsperioden traten Unterschiede insbesondere in den Kategorien „Selbstbefruchtung“ und „Entfernung 10 m“ auf. Hieraus und aus der Analyse der Häufigkeit der Funktion eines Baums als Polleneltern für einen bestimmten Sameneltern ergeben sich Hinweise auf unterschiedliche Paarungsmuster in beiden Jahren.
- Die Bestimmung von Pollentransportweiten durch die Beobachtung der Verbreitung seltener Allele in Nachkommenschaften und Pollenwolken von 25 Bäumen im Bestand „Gartetal“ ergibt ein deutliches Bild von im wesentlichen eingeschränkten Transportweiten effektiven Pollens in dieser Reihenpflanzung des Feldahorns.
- Aus dem Vergleich der Häufigkeiten von Markerallelen in den Pollenwolken der untersuchten Bäume ist die Schlußfolgerung zu ziehen, daß effektive Mechanismen eine Selbstbefruchtung einschränken und damit Fremdbefruchtung fördern.
- Eingeschränkte Pollentransportweiten können sich auf abgeleitete genetische Parameter der Nachkommenschaften einzelner Bäume stark auswirken, wie das Beispiel der Werte für die allelische Diversität und den Heterozygotenanteil unter den Nachkommen der 25 Bäume im Bestand „Gartetal“ verdeutlicht.
- Im Zuge der Untersuchung von Genotyphäufigkeiten unter den Nachkommen verschiedener Bereiche innerhalb von Baumkronen war mit den vorliegenden Enzymgenmarkern eine Inhomogenität individueller effektiver Pollenwolken nur in Ausnahmefällen nachzuweisen.

4.3.4 Diskussion

Schätzung von Transportweiten effektiven Pollens durch Vaterschaftsanalyse

Zur Beobachtung der Pollenverbreitung innerhalb von oder zwischen Beständen steht eine Reihe verschiedener Methoden zur Verfügung. Bei **indirekten** Verfahren wird die Verbreitung des Pollens allgemein, nicht aber des *effektiven* Pollens, studiert. Dazu gehört beispielsweise die Beobachtung der Transportweiten farblich markierten Pollens (CAMPBELL 1991) oder die Erfassung der Flugdistanzen von Pollenvektoren (LEVIN and KERSTER 1974). Häufig wird angenommen, daß bei insektenbestäubten Arten ein Großteil des Pollens, der an einer Pflanze aufgenommen wird, beim nächsten oder übernächsten Blütenbesuch deponiert wird. Da dies jedoch nicht grundsätzlich zutrifft (HAMRICK and SCHNABEL 1984), können die tatsächlichen Transportweiten erheblich größer sein, als die Flugweiten der Bestäuber oder die Verbreitungsdistanzen von Pollen zunächst vermuten lassen (CAMPBELL 1991). Indirekte Messungen zur Pollenverbreitung erlauben weiterhin keine Aussage darüber, ob und in welchen Entfernungen Pollen tatsächlich zu einer Befruchtung geführt hat und damit effektiv geworden ist (ELLSTRAND and MARSHALL 1985); dies ist jedoch eine entscheidende Information über das Paarungssystem einer Art. Ein weiterer Nachteil indirekter Messungen liegt in ihrer begrenzten Anwendbarkeit. Schwierigkeiten bereitet nicht nur die Beobachtung windbestäubter

Arten, sondern auch die insektenbestäubter Arten, an deren Bestäubung eine große Anzahl verschiedener Pollenvektoren beteiligt ist. Insbesondere bei großen Pflanzen wie Waldbäumen stoßen diese Verfahren an ihre Grenzen (ADAMS et al. 1992).

Direkte Messungen der Transportweiten effektiven Pollens bedienen sich genetischer Marker wie z.B. Alloenzymen. Zu den häufig angewendeten Methoden gehört die Beobachtung der Verbreitung von Markerallelen unter den Nachkommen eines Kollektivs (dieses Verfahren wird weiter unten diskutiert) oder die Nutzung kombinierter Informationen vieler Genorte, um daraus die Vaterschaft von Nachkommen abzuleiten (Vaterschaftsanalyse, "paternity analysis"). Da bei der Vaterschaftsanalyse i.d.R. nur einem Teil der Nachkommen genau ein Paar aus Samenelter und Pollenelter zugewiesen werden kann, wurden eine Reihe von likelihood-Methoden entwickelt, um eine Vaterschaft auch für diejenigen Nachkommen zu ermitteln, für die eine eindeutige Zuordnung nicht möglich ist (Übersicht bei ADAMS 1992). Allen Verfahren gemeinsam ist der Versuch, die Zahl potentieller Eltern durch einen Vergleich der Multilocus-Genotypen von Nachkommen und Altbäumen soweit einzuschränken, daß im Idealfall genau ein Samenelter und ein Pollenelter für die Elternschaft in Frage kommen. Für eine effiziente Anwendung der Methode müssen bestimmte Voraussetzungen erfüllt sein. So sollten die Populationen klein sei, denn die Genotypen *aller* potentieller Eltern müssen bekannt sein, um sie gegebenenfalls ausschließen zu können. Die Ausschlußwahrscheinlichkeit selbst ist von der Anzahl polymorpher Loci, der Anzahl Allele pro Locus sowie der Häufigkeitsverteilung der Allele an jedem Locus abhängig, wobei Loci mit mehreren Allelen in nahezu gleichen Häufigkeiten das beste Unterscheidungsvermögen bieten (HAMRICK and SCHNABEL 1984; ADAMS and BIRKES 1991; ADAMS 1992).

Da *A. campestre* natürlicherweise in kleinen Populationen vorkommt, ist diese Art für Untersuchungen auf der Basis von Vaterschaftsanalysen besonders gut geeignet. In der vorliegenden Arbeit wurde Vaterschaftsanalyse in ihrer ursprünglichen Form, also ohne die Verwendung von likelihood-Verfahren für Samen mit mehr als einem potentiellen Pollenspender, zur Messung von Genfluß innerhalb von Beständen und für die Messung des Polleneintrags von außerhalb in die Versuchsbestände eingesetzt¹⁶. Durch die Wahl dieser Methode wird die Berechnung von Wahrscheinlichkeiten vermieden; allerdings muß berücksichtigt werden, daß nur ein Teil der tatsächlichen Paarungsereignisse rekonstruiert werden kann und aus diesem Grund mit Generalisierungen vorsichtig zu verfahren ist. So ist damit zu rechnen, daß die Nachkommen von Eltern mit seltenen Allelen in den Daten überrepräsentiert sind. Eine Auswirkung auf das Gesamtergebnis ist z.B. dann zu erwarten, wenn identische oder ähnliche Multilocus-Genotypen wie im Fall des bevorzugten Vorkommens verwandter Individuen in unmittelbarer räumlicher Nähe unter den Altbäumen geklumpt auftreten. Potentielle Pollenspender können dann bei einer Vaterschaftsanalyse oft nicht unterschieden werden und werden im Ergebnis nicht berücksichtigt.

¹⁶ Einige Autoren unterscheiden zwischen der „Verbreitung effektiven Pollens“ als dem Transport von Pollen innerhalb von Populationen, und „Genfluß“ als dem Eintrag von Genen von außerhalb in eine Population (s. ADAMS et al. 1992); in der vorliegenden Arbeit werden beide Arten des Pollentransports als Genfluß verstanden und es wird lediglich zwischen „Genfluß innerhalb eines Bestandes“ und „Genfluß zwischen Beständen“ bzw. „von außerhalb in einen Bestand“ unterschieden.

Transportweiten, die auf Paarungsereignisse dieser Bäume zurückzuführen sind, wären entsprechend im Gesamtergebnis unterrepräsentiert (MEAGHER 1986). Diese Gefahr besteht jedoch bei den hier untersuchten Feldahorn-Beständen kaum, da sie angepflanzt wurden und damit die räumliche Nähe verwandter Individuen wenig wahrscheinlich ist. Vegetative Vermehrung über Wurzelbrut ist zwar auch beim Feldahorn möglich (HOFFMANN 1960) und im Bestand „Gartetal“ abseits des ursprünglich bepflanzten Weges auch wahrscheinlich; es handelt sich dabei jedoch um nur wenige Bäume in einer Reihenauffälligkeit von insgesamt etwa 1,5 km Länge und die Beeinflussung des Gesamtergebnisses dürfte dementsprechend gering sein.

Da die Samen direkt vom Baum geerntet wurden und damit ein Elter bekannt ist, konnten durchschnittlich etwa 12 % der Samen einem Elternpaar eindeutig zugeordnet werden. Geht man davon aus, daß diese nachgewiesenen Paarungen für das Paarungssystem des Feldahorns repräsentativ sind, dann spricht das Ergebnis dieser Untersuchung für einen deutlichen Überhang von Pollentransportweiten über kurze Entfernungen im Vergleich zu der Erwartung bei zufälliger Paarung. Aus dem Anteil der Samen, für die keine Vaterschaft innerhalb des Bestandes in Frage kam, berechnete sich ein erheblicher Mindesteintrag von Pollen von außerhalb mit Werten zwischen 5,6 % und 9,2 % in beiden Versuchsbeständen und Jahren.

Vergleichbare, auf Vaterschaftsanalyse beruhende Untersuchungen von Genfluß innerhalb von Populationen sind bei insektenbestäubten Laubbäumen bislang erst wenige durchgeführt worden. So schätzten STACY et al. (1996) Pollenverbreitungsdistanzen von einigen hundert Metern bei drei tropischen Baumarten, die allerdings natürlicherweise in geringer Dichte vorkommen; insbesondere in geklumpten Populationen erfolgte jedoch auch bei diesen Arten der überwiegende Anteil der Paarungen zwischen nächsten Nachbarn. In einer Untersuchung über *Gleditsia triacanthos*, einer in Nordamerika beheimateten und hauptsächlich durch Bienen bestäubten diözischen Baumart aus der Familie der *Fabaceae*, ermittelten HAMRICK und SCHNABEL (1984) für die Nachkommen eines Individuums ebenfalls vergleichsweise geringe Pollentransportweiten von durchschnittliche 49,3 m. Andere Arbeiten über insektenbestäubte Angiospermen befassen sich vorzugsweise mit krautigen Pflanzen oder Stauden (z.B. GODT and HAMRICK 1993), die in ihren Eigenschaften, insbesondere der Populationsdichte und damit den minimalen Abständen benachbarter Individuen, von den Verhältnissen bei Laubholzarten i.d.R. stark abweichen. Interessanterweise fand jedoch MEAGHER (1986) für *Chamaelirium luteum*, einer insektenbestäubten *Liliaceae*, tendenziell ähnliche Ergebnisse wie die hier für Feldahorn präsentierten. Unter Verwendung der „most-likely method“ ermittelte der Autor bevorzugte Paarung von Individuen in geringem Abstand bei einer gleichzeitig großen Zahl von Paarungsereignissen zwischen weit entfernten Pflanzen.

Ein relativ hoher Anteil in einen Bestand eingetragenen Fernpollens scheint auch bei insektenbestäubten Laubbäumen nicht außergewöhnlich zu sein. Beispielsweise lagen die Schätzungen für zwei Populationen von *Gleditsia triacanthos* in jeweils zwei Jahren mit minimalen Anteilen von 17 % bis 30 % (SCHNABEL and HAMRICK 1995) noch wesentlich höher als die für *A. campestre* ermittelten Werte.

Verbreitung seltener Allele in Nachkommenschaften und Pollenwolken

Eine effektive und einfache Methode zur Analyse von Beziehungen zwischen Paarungserfolg und Abstand zwischen Paarungspartnern ist die Beobachtung der Verbreitung von Markerallelen (ADAMS and BIRKES 1991; ADAMS 1992). Voraussetzung für die Anwendung dieses Verfahrens ist das Vorhandensein von Allelen, das nur ein oder höchstens sehr wenige Individuen des Bestandes tragen. Dies impliziert die Notwendigkeit der Kenntnis der Genotypen möglichst aller Mitglieder des Bestandes, um auszuschließen, daß unbekannte Träger des Markerallels die Ergebnisse verfälschen. Für ein möglichst umfassendes Bild über die Allelverteilung und damit die Pollenverbreitung des Markerbaums ist die Analyse der Nachkommen möglichst aller Bäume des Versuchsbestandes wünschenswert, so daß auch diese Methode insbesondere in kleinen Populationen wie denen des Feldahorns an Aussagekraft gewinnt. Ein Vorteil solcher Analysen liegt in der Möglichkeit, neben der Bestimmung von Pollentransportweiten auch eine Schätzung der Paarungshäufigkeiten zwischen Bäumen vornehmen zu können. Die methodischen Grenzen liegen im Prinzip des Verfahrens selbst begründet, denn seltene Allele sind selten und nur wenige Individuen kommen als Markerbaum in Frage. Auch für die Schätzung von Genfluß über weite Entfernungen ist diese Methode weniger geeignet, da der Nachweis seltener Allele mit zunehmendem Abstand von der Pollenquelle immer schwieriger wird (STACY et al. 1996).

Bei der Beobachtung der Verbreitung von Markerallelen in der Reihenspflanzung „Gartetal“ zeigt sich eine deutliche Abhängigkeit zwischen der Häufigkeit von Paarungsereignissen und dem Abstand der Paarungspartner. Obwohl eine Verallgemeinerung der bei einzelnen Bäumen gefundenen Ergebnisse nicht möglich ist (ADAMS 1992), sind sie eine wertvolle Zusatzinformation, so daß im Zusammenhang mit der oben beschriebenen Methode des Vaterschaftsausschlusses ein recht umfassendes Bild über effektiven Genfluß durch Pollen beim Feldahorn entsteht.

Die Methode der Verbreitung seltener Allele wurden bereits im Jahr 1977 von MÜLLER (-STARCK) zur Schätzung effektiver Pollentransportweiten bei der Fichte (*Picea abies*) genutzt. Vergleichbare Untersuchungen an insektenbestäubten Laubbäumen sind bislang jedoch eine Ausnahme und in erster Linie an tropischen Baumarten durchgeführt worden. So verwendeten STACY et al. (1996) Markerallele als eine Methode zur Beschreibung von Genfluß bei *Spondias mombin* und fanden Pollentransportweiten bis Entfernungen von etwa 138 m von den Markerbäumen; da diese Baumart natürlicherweise in geringer Dichte vorkommt, blieben die Paarungen damit auf die nächsten Nachbarn beschränkt. Zu Schätzungen wesentlich geringerer Transportweiten effektiven Pollens kommt FINKELDEY (im Druck) bei der Beobachtung der Verbreitung eines Markerallels in einer Samenplantage von Teak (*Tectona grandis*); dort war der Pollen des Markerbaums in einem Umkreis von selten mehr als 18 m erfolgreich.

Eine interessante zusätzliche Information ergibt sich beim Feldahorn durch die Berechnung der Häufigkeiten von Markerallelen in den individuellen effektiven Pollenwolken der Bäume des untersuchten Bestandes, speziell der Markerbäume selbst. Da in den Pollenwolken ausschließlich die männlichen Beiträge verschiedener Pollenspender berücksichtigt sind, liefert die Häufigkeit eines für den Bestand einmaligen Allels in der Pollenwolke des einzig möglichen Spenders ein unmittelbares

Maß für den Anteil an Selbstbefruchtung. Die regelmäßige Anordnung der Bäume in der Reihenpflanzung „Gartetal“ ermöglicht eine bildhafte Darstellung der gegenüber den benachbarten Bäumen i.d.R. deutlich verminderten Befruchtungshäufigkeiten durch Eigenpollen und bestätigt die aufgrund der Beobachtungen zur Blühphänologie getroffene Voraussage einer Förderung von Fremdbefruchtung gegenüber Selbstbefruchtung. Die individuelle Variation von Blühphasen und eine Einschränkung der Überlappungsphasen zwischen einigen Mitgliedern des Bestandes sind neben Effekten der Stichprobengröße wahrscheinlich zu einem großen Teil dafür verantwortlich, daß ein Paarungskontakt in manchen Fällen trotz räumlicher Nähe der potentiellen Paarungspartner nicht nachgewiesen werden konnte. Besonders extrem stellen sich die Verhältnisse der Bäume 15 und 17 dar, die beide heterozygote Träger eines Markerallels am Genort IDH-A sind. Offensichtlich standen beide Bäume kaum in Paarungskontakt mit anderen Bäumen des Bestandes. Die Häufigkeit des Markerallels von über 40 % in der individuellen Pollenwolke von Baum 15 spricht entweder für einen besonders hohen Anteil an Selbstbefruchtung oder einen besonders ausgeprägten Paarungskontakt mit Baum 17. Da die Schätzung des maximalen Selbstbefruchtungsanteils für Baum 15 bei einem vergleichsweise niedrigen Wert von $s_{\max} = 11\%$ liegt (s. Abschnitt 4.4.1), hat Baum 17 wahrscheinlich einen erheblichen Anteil dieses Allels zur Pollenwolke von Baum 15 beigetragen. Die wenigen Paarungskontakte mit weiteren Bäumen hängen möglicherweise damit zusammen, daß einer oder beide Bäume im wesentlichen weiblich geblüht haben oder ihren Pollen zu einer Zeit entlassen haben, zu der ein großer Teil der potentiellen Paarungspartner keine weiblichen Blüten trug.

Transportweiten effektiven Pollens: Schlußfolgerungen

Die Pollenverbreitung bei entomophilen Arten ist naturgemäß mit dem Verhalten der Insekten bei ihrer Suche nach Nahrung eng verknüpft und steht daher im Zusammenhang mit den Wegen, die diese bei ihrer Nahrungssuche zurücklegen (ELLSTRAND and MARSHALL 1985). Wie weit ein Insekt fliegt, um zur nächsten Futterquelle zu gelangen, hängt jedoch von vielen Faktoren ab. Das Futterangebot, insbesondere die Anzahl von Blüten pro Baum dürfte dabei eine ebenso entscheidende Rolle spielen wie die Bestandesstruktur (LEVIN and KERSTER 1974). Diese kann das Verhalten der Bestäuber erheblich beeinflussen, wie STACY et al. (1996) nachweisen konnten. Die bereits erwähnten Untersuchungen dieser Autoren an drei tropischen insektenbestäubten Baumarten führten zu dem Ergebnis, daß bei einer geklumpten Verteilung der Bäume ein großer Anteil der Paarungen (bis zu 90 %) zwischen nächsten Nachbarn und ein geringer, aber substantieller Anteil über Distanzen von einigen bis möglicherweise mehreren hundert Metern stattfindet. Bei einem eher gleichmäßigen räumlichen Verteilungsmuster der Bäume findet die Pollenverbreitung hingegen weit über den nächsten Nachbarn hinaus statt. SCHNABEL und HAMRICK (1995) fanden bei *Gleditsia triacanthos* einen Zusammenhang zwischen Genfluß und der Dichte männlicher Blüten: Wenn Bestäuber in ungünstigen Jahren weitere Wege bei der Futtersuche zurücklegen mußten, stiegen die Distanzen genetisch effektiven Pollentransports entsprechend an.

Der Überhang von kurzen und langen Pollenverbreitungsdistanzen dürfte bei *A. campestre* in erster Linie auf das Verhalten der verschiedenen bestäubenden Insektenarten zurückzuführen sein. Von

Bienen als einem der Pollenvektoren des Feldahorns ist aus verschiedenen Untersuchungen bekannt, daß sie ihre Nahrung in sehr kleinen Gebieten suchen und bei aufeinanderfolgenden Ausflügen auch zu derselben Pflanze zurückkehren (eine Übersicht über Arbeiten zu diesem Thema findet sich bei LEVIN und KERSTER 1974). Ein solches Verhalten könnte für die große Zahl von Paarungskontakten zwischen benachbarten Bäume verantwortlich sein und beim Feldahorn auch dazu führen, daß in den relativ kurzen Überlappungsphasen männlicher und weiblicher Blüten *eines* Individuums eine effektive Übertragung von Eigenpollen (Selbstbestäubung) erfolgt. Der Ferntransport von Pollen könnte auf die Flugleistungen von Bestäubern zurückzuführen oder eine Folge der Verdriftung von Insekten durch Wind sein. Eine aktive Rolle des Windes als Pollenvektor auch über lange Distanzen ist nach den Ergebnissen aus Kapitel 4.2 ebenfalls wahrscheinlich.

Ein Vergleich ermittelter Polleneltern in zwei aufeinanderfolgenden Jahren im Bestand „Forstbotanischer Garten“ deutet darauf hin, daß sich das Paarungsmuster einzelner Bäume in verschiedenen Jahren stark unterscheiden kann. Dies ist auch intuitiv nachvollziehbar, denn trotz einer starken genetischen Komponente des Blühverlaufs führen unterschiedliche Umweltbedingungen in jedem Jahr zu neuen Ausgangssituationen für die Reproduktion.

Genetische Strukturen von Samen in verschiedenen Kronenbereichen

SMYTH und HAMRICK (1987) wiesen in einer auf Markerallelen an zwei Genorten basierenden Untersuchung künstlicher Populationen von *Carduus nutans*, einer Distel (*Asteraceae*), eine unregelmäßige Verteilung der Allele nicht nur unter den Individuen, sondern auch innerhalb der Köpfchen einzelner Pflanzen nach und betrachten dieses Ergebnis als eine Folge des Futtersuchverhaltens der Bestäuber. Bei insektenbestäubten Laubbäumen wäre eine ähnliche ungleichmäßige Verteilung genetischer Information unter den Samen eines Baumes dann zu erwarten, wenn sich Insekten mit genetisch nachweislich verschiedener Pollenfracht nur in bestimmten Bereichen der Baumkrone aufhalten, um dann zum nächsten Baum weiterzufliegen. Demgegenüber ließe eine homogene Verteilung darauf schließen, daß sich entweder einzelne Bestäuber relativ lange in einer Krone aufhalten und schließlich den größten Teil der Blüten einer Baumkrone besuchen, oder aber eine Vielzahl von Bestäubern dieselben Futterquellen oder solche mit Pollen gleicher oder ähnlicher genetischer Information besuchen und den Pollen in allen Bereichen der Baumkrone abladen.

Obwohl die Ergebnisse der Untersuchungen beim Feldahorn für eine homogene Verteilung genetischer Information unter den Samen verschiedener Kronenbereiche sprechen, kann daraus nicht auf eine grundsätzlich gleichmäßige Pollenverbreitung geschlossen werden, denn der Nachweis signifikanter Abweichungen von einer homogenen Verteilung ist aufgrund der Versuchsbedingungen schwer zu erbringen. Zum einen besteht die methodische Schwierigkeit der Feststellung von Signifikanzen bei geringen Stichprobenumfängen, zum anderen könnte wie bereits erwähnt die Gesamtheit der Flüge vieler Insekten zu einer gleichmäßigen Verteilung von Pollen ähnlicher oder gleicher genetischer Information führen, wenn die Bestäuber ähnliche Futterquellen besuchen. Möglicherweise existieren auch wesentlich kleinräumigere Muster, die mit der relativ groben Unterscheidung von zwei bzw. drei Kronenbereichen nicht zu erfassen sind. Die Nachweisbarkeit

hängt auch von der Häufigkeit der Allele ab, die mit dem Pollen transportiert werden, so daß die Wahrscheinlichkeit der Entdeckung unregelmäßiger Verteilungen beim Vorhandensein von Markerallelen wesentlich größer sind. Schließlich könnte sich auch der Beitrag von Windbestäubung nivellierend auswirken.

Als Ergebnis bleibt festzuhalten, daß die genetischen Strukturen innerhalb individueller Pollenwolken zumindest auf dem Level der relativ groben Unterteilung von zwei oder drei Kronenbereichen homogen erscheint, jedoch nicht ausgeschlossen werden kann, daß kleinräumigere Strukturen bei der angewendeten Untersuchungsmethode unentdeckt bleiben bzw. eine Erhöhung der Stichprobengröße zu anderen Ergebnissen führt.

4.4 Charakterisierung des Paarungssystems

4.4.1 Schätzung individueller Selbstbefruchtungsraten

Ein zentrales Anliegen der Erforschung des Paarungssystems einer Art ist die Schätzung von Selbst- und Fremdbefruchtungsanteilen innerhalb von Populationen. Verschiedene Ansätze zur Bestimmung der jeweiligen Anteile führen dabei zu Schätzwerten, die sich zum Teil erheblich voneinander unterscheiden. Eine vergleichsweise konservative Methode ist das Multilocus-Ausschlußverfahren (Abschnitt 4.4.1.1), bei dem minimale Fremdbefruchtungsraten bestimmt werden. Die Selbstbefruchtungsraten als Komplement zu 1 werden dabei i.d.R. stark überschätzt. Anderen Verfahren liegen Modellvorstellungen wie das "mixed mating model" zugrunde. Auf den Annahmen dieses Modells beruht das Verfahren zur Schätzung von Fremdbefruchtungsraten nach RITLAND und JAIN (1981). Da jedoch die grundlegenden Annahmen für die untersuchte Pflanzenart oft nicht oder nur eingeschränkt zutreffen, kann die Anwendung dieses Verfahrens im Extremfall zu Werten führen, die außerhalb des biologisch sinnvollen Bereichs liegen (Abschnitt 4.4.1.2). Zuverlässige und im Prinzip nur von der Stichprobengröße abhängige Schätzwerte erhält man bei einem auf privaten bzw. seltenen Allelen beruhenden Verfahren (Abschnitt 4.4.1.3), das jedoch den Nachteil hat, daß es nur auf die wenigen Bäume mit den entsprechenden Markerallelen anwendbar ist. In den folgenden Abschnitten sollen die oben erwähnten Methoden erläutert und Fremd- und Selbstbefruchtungsraten für die Bäume der beiden Feldhorn-Bestände geschätzt werden. In Abschnitt 4.4.1.4 wird eine neue Methode vorgestellt (im folgenden „Pollenwolken-Methode“ oder PW-Methode genannt), mit der maximale Selbstbefruchtungsraten durch einen Vergleich relativer Allelhäufigkeiten in der Pollenwolke eines Samenelters mit seinem Genotyp geschätzt werden. Diese Methode erlaubt weiterhin, individuelle maximale Pollenbeiträge der übrigen Mitglieder des Bestandes zu der betrachteten Pollenwolke zu schätzen.

4.4.1.1 Multilocus-Ausschlußverfahren

4.4.1.1.1 Methode

Das Multilocus-Ausschlußverfahren zur Schätzung von Selbst- und Fremdbefruchtungsraten einzelner Bäume beruht auf der Identifizierung von Fremdallelen unter ihren Nachkommen. Unter einem Fremdallel wird jedes Allel verstanden, das nicht vom Samenelter selbst weitergegeben und folgerichtig über den Pollen eines anderen Individuums eingetragen wurde. Für die Identifizierung eines Samens als aus Fremdbefruchtung entstanden genügt ein einziges nachgewiesenes Fremdallel an einem seiner Genorte. Die Analyse wird für jeden Samen der Stichprobe einer Nachkommenschaft unter Berücksichtigung aller untersuchten Genorte durchgeführt. Der minimale Fremdbefruchtungsanteil t_{\min} des Baumes errechnet sich aus dem Anteil seiner als fremdbefruchtet identifizierten Samen; der maximale Selbstbefruchtungsanteil s_{\max} ergibt sich dann aus der Differenz $s_{\max} = 1 - t_{\min}$. Die Schätzung von t ist vergleichsweise konservativ, denn es ist zu bedenken, daß der tatsächliche Fremdbefruchtungsanteil stark unterschätzt werden kann, weil Samen aus Fremdbefruchtung nicht erkannt werden, wenn sie Allele tragen, die auch vom Samenelter stammen könnten.

Die Ausschlußkraft des Verfahrens und damit die Genauigkeit der Schätzung steigt mit der Anzahl der in die Analyse einbezogenen Genorte, denn es erhöht sich dadurch die Wahrscheinlichkeit, an einem dieser Loci ein Fremdallel zu identifizieren. Wie bei allen Verfahren, die mit Stichproben arbeiten, ist auch bei Untersuchungen mit dieser Methode eine Abhängigkeit der Schätzgenauigkeit von der Stichprobengröße gegeben. Besonders stark fällt jedoch der Einfluß des Genotyps des betrachteten Samenelters und seiner Paarungspartner ins Gewicht. Je stärker sie sich voneinander unterscheiden, um so eher können Fremdallele unter den Samen erkannt werden. Im günstigsten Fall wäre der Samenelter an einem Genort Träger eines seltenen Allels im homozygoten Zustand; die Wahrscheinlichkeit, effektiven Fremdpollen als solchen zu erkennen, ist dann sehr hoch bzw. für den Fall, daß der Samenelter einziger Träger dieses Allels ist, sogar 100 %. Im anderen Extrem kann eine Fremdbefruchtung nicht nachgewiesen werden, wenn die Polleneltern lediglich solche Allele tragen, die der Samenelter ebenfalls aufweist.

4.4.1.1.2 Ergebnisse

Die Ergebnisse der Schätzungen maximaler Selbstbefruchtungsanteile auf der Basis des Multilocus-Ausschlußprinzips sind einzelbaumweise in Tabelle 4.8 für den Bestand „Forstbotanischer Garten“ (1998 und 1999) und Tabelle 4.9 für den Bestand „Gartetal“ aufgelistet.

Tab. 4.8. : Maximale Selbstbefruchtungsanteile von Bäumen des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ in den Jahren 1998 und 1999 nach der Multilocus-Ausschlußmethode; s_{\max} = maximaler Selbstbefruchtungsanteil; n.u. = nicht untersucht.

Baum	1998 s_{\max} in %	1999 s_{\max} in %
1	47	53
2	80	33
3	0	7
4	100	70
5	22	20
6	62	30
7	47	43
8	n.u.	32
9	79	20
10	n.u.	0
11	n.u.	40
12	n.u.	57
13	n.u.	17
14	13	7
15	n.u.	23
16	7	7
18	36	37
19	n.u.	7
22	n.u.	73
23	23	40
24	n.u.	10
25	0	10
26	18	7
27	7	n.u.
31	n.u.	73

Tab. 4.9. : Maximale Selbstbefruchtungsanteile von Bäumen des Bestandes „Gartetal“ im Jahr 1999 nach der Multilocus-Ausschlußmethode; s_{\max} = maximaler Selbstbefruchtungsanteil.

Baum	s_{\max} in %	Baum	s_{\max} in %
1	3	26	18
2	3	27	10
3	17	28	33
4	83	29	60
5	40	31	57
6	34	35	47
7	33	37	30
8	20	38	0
9	3	39	47
10	7	40	0
11	28	42	35
12	35	43	27
13	93	44	13
14	21	45	47
15	43	47	85
16	17	52	13
17	28	53	27
18	23	54	0
19	13	61	0
20	10	69	30
21	37	70	47
22	30	72	7
23	43	74	20
24	10	75	13
25	27	82	0

Die individuellen maximalen Selbstbefruchtungsraten im Bestand „Forstbotanischer Garten“ liegen nach den Ergebnissen des Multilocus-Ausschlußverfahrens 1998 zwischen 0 % und 100 % und im Jahr 1999 zwischen 0 % und 73,3 %. Die Schätzungen für einzelne Bäume in den aufeinanderfolgenden Jahren unterscheiden sich in einigen Fällen sehr stark (Abb. 4.16). So besteht bei vier von 14 Bäumen, für die in beiden Jahren Schätzungen vorgenommen werden konnten, eine Differenz von 30 %-Anteilen oder mehr (die Bäume 2, 4, 6 und 9); bei den übrigen Bäumen sind die Unterschiede mit maximal 16,7 %-Anteilen wesentlich geringer. Im Bestand „Gartetal“ liegen die minimalen bzw. maximalen Werte für die einzelnen Bäume zwischen 0 % und 93,3 %.

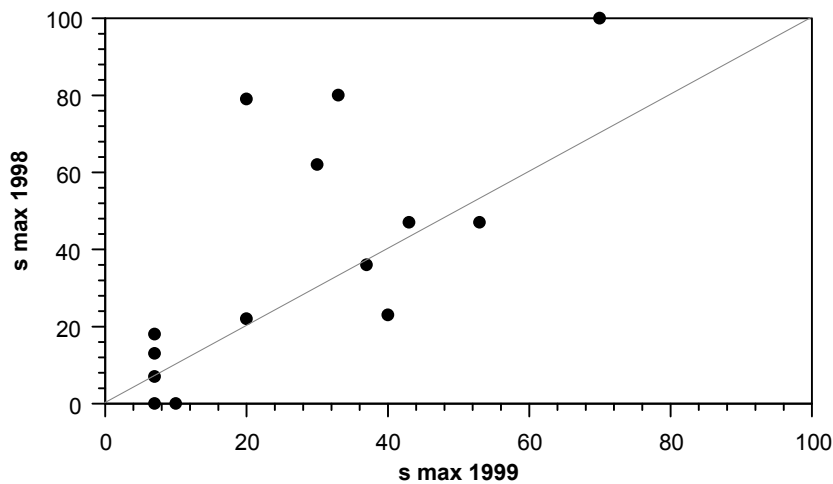


Abb. 4.16: Vergleich maximaler Selbstbefruchtungsraten s_{\max} im Bestand „Forstbotanischer Garten“ in den Jahren 1998 und 1999. Jeder Punkt steht für ein Wertepaar 1998/1999; Punkte auf der Diagonalen stehen für identische Werte in beiden Jahren; der Abstand eines Punktes von der Diagonalen ist ein Maß für die Verschiedenheit der beiden Werte. Berechnung von s_{\max} nach der Multilocus-Ausschlußmethode.

4.4.1.2 Verfahren nach RITLAND und JAIN

4.4.1.2.1 Methode

RITLAND und JAIN (1981) entwickelten ein Multilocus-maximum-likelihood-Verfahren zur Schätzung von Fremdbefruchtungsraten in Populationen oder Familien, das heute in der Fachliteratur für entsprechende Berechnungen vielfach eingesetzt wird. Grundlage für die Schätzungen ist das “mixed mating model”, das u. a. annimmt, daß Fremdbefruchtung zufallsmäßig erfolgt und die Allelhäufigkeiten in den Pollenwolken über alle Sameneltern gleichmäßig verteilt sind. Weiterhin sollen die Fremdbefruchtungsraten unabhängig vom Genotyp des Sameneltern sein und keine Selektion bis zum Zeitpunkt der Untersuchung stattfinden. Für die Berechnung der verschiedenen Parameter steht das “multilocus mating system program” MLTR, version 1.1. (RITLAND 1994) zur Verfügung. An dieser Stelle werden für einen Vergleich mit den anderen Methoden lediglich die Ergebnisse für die Schätzung individueller Selbstbefruchtungsraten benötigt.

4.4.1.2.2 Ergebnisse

Die Werte individueller Selbstbefruchtungsraten von Bäumen der Bestände „Forstbotanischer Garten“ und „Gartetal“ nach der Methode von RITLAND und JAIN (1981) können den Tabellen 4.10 und 4.11 entnommen werden.

Tab. 4.10 : Selbstbefruchtungsraten von Bäumen des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ in den Jahren 1998 und 1999, berechnet mit dem Programm MLTR; s = Selbstbefruchtungsanteil (in Klammern hinter jedem Wert ist die Standardabweichung angegeben); n.u. = nicht untersucht; * = Wert außerhalb des biologisch sinnvollen Bereichs ($t > 1$).

	1998	1999
Baum	S in %	s in %
1	17 (0,10)	31 (0,14)
2	78 (0,08)	26 (0,11)
3	*	7 (0,38)
4	100 (0,00)	64 (0,11)
5	3 (0,12)	9 (0,14)
6	*	*
7	*	13 (0,13)
8	n.u.	8 (0,14)
9	70 (0,07)	*
10	n.u.	*
11	n.u.	24 (0,10)
12	n.u.	54 (0,10)
13	n.u.	11 (0,07)
14	*	*
15	n.u.	*
16	7 (0,34)	4 (0,35)
18	4 (0,09)	*
19	n.u.	3 (0,38)
22	n.u.	62 (0,12)
23	*	0 (0,19)
24	n.u.	4 (0,23)
25	*	9 (0,20)
26	15 (0,06)	4 (0,32)
27	*	n.u.
31	n.u.	17 (0,18)

Tab. 4.11 : Selbstbefruchtungsraten von Bäumen des Bestandes „Gartetal“ im Jahr 1999, berechnet mit dem Programm MLTR; s = Selbstbefruchtungsanteil (in Klammern hinter jedem Wert ist die Standardabweichung angegeben); * = Wert außerhalb des biologisch sinnvollen Bereichs ($t > 1$).

Baum	s in %	Baum	s in %
1	3 (0,49)	26	13 (0,19)
2	*	27	10 (0,22)
3	*	28	28 (0,10)
4	68 (0,13)	29	42 (0,13)
5	37 (0,08)	31	37 (0,12)
6	19 (0,09)	35	33 (0,10)
7	*	37	9 (0,24)
8	5 (0,09)	38	*
9	3 (0,51)	39	44 (0,10)
10	5 (0,34)	40	*
11	15 (0,11)	42	20 (0,08)
12	22 (0,10)	43	*
13	100 (0,00)	44	9 (0,20)
14	*	45	28 (0,12)
15	35 (0,09)	47	82 (0,10)
16	2 (0,09)	52	8 (0,08)
17	7 (0,09)	53	15 (0,11)
18	7 (0,09)	54	*
19	3 (0,15)	61	*
20	*	69	10 (0,23)
21	33 (0,08)	70	32 (0,11)
22	15 (0,08)	72	1 (0,51)
23	33 (0,11)	74	2 (0,48)
24	*	75	*
25	8 (0,12)	82	*

Für 63 Bäume in beiden Beständen lagen die Selbstbefruchtungsraten mit Werten zwischen 0 % und 100 % innerhalb des biologisch sinnvollen Rahmens. Weitere 26 Werte (das sind etwa 29 % aller untersuchten Bäume) lagen außerhalb dieses Bereichs (Werte für Fremdbefruchtungsraten über 100 %, im Extremfall bis 200 %) und können daher nicht berücksichtigt werden. Die niedrigsten Selbstbefruchtungsraten betragen im Bestand „Forstbotanischer Garten“ 3 % im Jahr 1998 und 0 % im Jahr 1999, die höchsten Werte wurden mit 100 % bzw. 64 % berechnet. Im Bestand „Gartetal“ lagen die Schätzungen zwischen 1 % und 100 %.

4.4.1.3 Verfahren auf der Basis einmaliger oder seltener Allele

4.4.1.3.1 Methode

Für Individuen mit in einem Bestand oder einer Population einmaligen Allelen gibt es eine einfache Möglichkeit zur Berechnung ihrer Selbstbefruchtungsraten, die auf den Häufigkeiten der Genotypen unter ihren Nachkommen basiert. Ist beispielsweise ein Baum einziger Träger eines Allels A_i und liegt dieses homozygot vor, werden alle aus Selbstbefruchtung stammenden Nachkommen ebenfalls homozygote Träger des Allels A_i sein. Die Selbstbefruchtungsrate des Baumes entspricht in diesem Fall genau dem Anteil der Nachkommen mit dem Genotyp A_iA_i . Liegt A_i heterozygot A_iA_j vor, so sind nicht nur alle Träger des Genotyps A_iA_i aus Selbstbefruchtung entstanden, sondern auch ein bestimmter Anteil von Samen mit den Genotypen A_iA_j und A_jA_i . Die Selbstbefruchtungsrate ergibt sich aus dem Anteil der Samen mit dem Genotyp A_iA_i , multipliziert mit dem Faktor 4.

Die Ausschlußkraft dieser Methode ist in starkem Maß von der Stichprobengröße der untersuchten Nachkommenschaft abhängig und hat den Nachteil, daß naturgemäß nur wenige Individuen mit einmaligen Allelen ausgestattet sind. In der Praxis kann man sich bis zu einem gewissen Grad damit behelfen, daß nicht nur einmalige, sondern auch seltene Allele in die Betrachtungen einbezogen werden. Dies birgt jedoch das Risiko, daß Selbstbefruchtungsraten überschätzt werden, wenn das seltene Allel über Fremdpollen eingetragen, aber als aus Selbstbefruchtung entstanden gewertet wird.

4.4.1.3.2 Ergebnisse

Tab. 4.12 : Selbstbefruchtungsraten von Bäumen des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ in den Jahren 1998 und 1999, Berechnung auf der Basis seltener (Δ) oder einmaliger (\bullet) Allele; s = Selbstbefruchtungsanteil; n.u. = nicht untersucht.

Baum	1998 s in %	1999 s in %
3	0 (Δ)	0 (Δ)
16	13 (Δ)	0 (Δ)
19	n.u.	0 (\bullet)
22	n.u.	0 (\bullet)
24	n.u.	0 (Δ)

Die auf der Basis von seltenen oder einmaligen Allelen ermittelten Selbstbefruchtungsraten einiger Bäume der Bestände „Forstbotanischer Garten“ und „Gartetal“ sind in den Tabellen 4.12 und 4.13 aufgeführt. Bei Schätzungen auf der Grundlage seltener, aber nicht einmaliger Allele wurde besonders darauf geachtet, daß die betreffenden Bäume von weiteren Trägern des Allels möglichst weit entfernt standen. Beim Feldahorn kann davon ausgegangen werden, daß eine Überschätzung

der Selbstbefruchtungsrate bei großen Abständen zwischen zwei Trägern eines seltenen Allels eine eher untergeordnete Rolle spielt.

Tab. 4.13 : Selbstbefruchtungsraten von Bäumen des Bestandes „Gartetal“ im Jahr 1999, Berechnung auf der Basis seltener (Δ) oder einmaliger (\bullet) Allele; s = Selbstbefruchtungsanteil. Für die Bäume 1 und 27 liegen aufgrund von seltenen Allelen an den zwei Genorten jeweils zwei Schätzwerte vor; Baum 9 ist am Genort GOT-B heterozygoter Träger für das in diesem Bestand einmalige Allel 1 und das seltene Allel 5.

Baum	s in %	Baum	s in %
1 _{IDH-A}	13 (Δ)	21	40 (Δ)
1 _{AP-A}	0 (Δ)	25	27 (Δ)
4	11 (Δ)	27 _{ADH}	14 (Δ)
5	40 (Δ)	27 _{PGI}	41 (Δ)
9 _{GOT-B5}	0 (Δ)	28	13 (Δ)
9 _{GOT-B1}	13 (\bullet)	38	0 (Δ)
12	41 (Δ)	40	27 (Δ)
15	80 (Δ)	44	100 (\bullet)
17	10 (Δ)	54	0 (Δ)
18	0 (Δ)	61	13 (Δ)

Auf der anderen Seite muß bedacht werden, daß bei einem heterozygoten Markerbaum ein einziger nicht korrekt zugeordneter Genotyp mit dem Faktor 4 in das Ergebnis eingeht und dadurch im Falle einer geringen Stichprobengröße eine starke Verzerrung der tatsächlichen Verhältnisse bewirken kann. Die Stichprobengröße in der vorliegenden Untersuchung betrug bei den meisten Bäumen etwa 30 Samen.

Für den Bestand „Forstbotanischer Garten“ konnten in beiden Untersuchungsjahren nur insgesamt sieben Werte ermittelt werden, da lediglich zwei Bäume für diesen Bestand einmalige und nur wenige Bäume seltene Allele tragen (Tab. 4.12). Mit einer Ausnahme betragen die Schätzungen der Selbstbefruchtungsraten dieser Bäume jeweils 0 %.

Der Bestand „Gartetal“ bietet aufgrund seiner langgezogenen Struktur den Vorteil, daß einige Allele zumindest in bestimmten Bereichen des Bestandes selten sind. Insgesamt wurden für 17 verschiedene Bäume Werte ermittelt, wobei allerdings nur zwei Bäume einmalige Allele aufweisen (Tab. 4.13). Die geschätzten Selbstbefruchtungsraten liegen zwischen 0 % und 100 %. Für drei Bäume war es möglich, aufgrund von seltenen Allelen an zwei verschiedenen Genorten (Baum 1 und 27) bzw. zwei verschiedenen seltenen Allelen an einem Genort (Baum 9) jeweils zwei unabhängige Schätzungen durchzuführen. Die Ergebnisse unterscheiden sich relativ stark und verdeutlichen, wie sich der Einfluß der Stichprobengröße auswirken kann. So trat das Markerallel am Genort IDH-A unter den Nachkommen von Baum 1 bei einer Stichprobengröße von 30 Samen einmal homozygot auf, am zweiten Markergenort AP-A waren hingegen alle untersuchten Samen heterozygot. Die auf diesen beiden Genorten basierenden Schätzungen maximaler Selbstbefruchtungsraten führen zu Werten von 13 % bzw. 0 %. In gleicher Weise werden die Werte von 0 % und 13 % bei Baum 9 durch das Vorkommen bzw. Fehlen eines einzigen für das seltene Allel homozygoten Genotyps verursacht.

4.4.1.4 Pollenwolken-Methode

In diesem Abschnitt folgt eine theoretische Darstellung eines neu entwickelten Verfahrens für die Schätzung von Selbst- und Fremdbefruchtungsraten. Die „Pollenwolken-Methode“ (PW-Methode) nutzt Allelhäufigkeiten in individuellen effektiven Pollenwolken, um daraus Rückschlüsse auf maximal mögliche Pollenbeiträge potentieller Polleneltern zu ziehen. Für den speziellen Fall, daß der Samenerlter zugleich auch Pollenerlter ist, erlaubt diese Methode die Schätzung der individuellen maximalen Selbstbefruchtungsrate dieses Baumes.

In den folgenden Abschnitten wird die PW-Methode zunächst anhand eines einfachen Beispiels unter Berücksichtigung eines Genortes, anschließend mehrerer Genorte, in der Theorie dargestellt. Anschließend wird das Verfahren auf die Daten des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ (1999) angewendet.

4.4.1.4.1 Theoretische Darstellung der Pollenwolken-Methode

Folgende Annahmen liegen der PW-Methode zugrunde:

- reguläre Segregation der Pollen- und Eizellen
- keine Selektion bis zum Zeitpunkt der Untersuchung (Bestimmung des Genotyps in den geernteten Samen als Grundlage für die maximum-likelihood-Schätzung der Pollenwolken)
- Unabhängigkeit der Gametenfusion bei Multilocus-Betrachtungen (s. Abschnitt 4.4.5.1)

Die Schätzung maximaler Pollenbeiträge nach der Pollenwolken-Methode beruht auf folgendem Prinzip: Baum a soll einziger Pollenspender für einen Samenelter x sein: In diesem Extremfall würden sich die relativen Allelhäufigkeiten in der Pollenwolke von x so zusammensetzen, wie es der Allelbesetzung an allen Genorten von Baum a entspricht. Kommen weitere Bäume als Pollenspender hinzu, so wird sich die Zusammensetzung der Pollenwolke von x entsprechend den Anteilen ihrer Pollenbeiträge und entsprechend der Allelbesetzung an ihren Genorten ändern. Umgekehrt kann man aus den Informationen einer geschätzten Pollenwolke nicht nur auf beteiligte Polleneltern rückschließen, sondern auch den maximalen Wert ihrer Beiträge ermitteln, bzw. anders formuliert einen minimalen Anteil in der Pollenwolke bestimmen, der nicht von einem bestimmten Pollenelter abstammen kann. Wie diese Schätzungen vorgenommen werden, soll anhand eines einfachen Beispiels illustriert werden.

Schätzung maximaler Pollenbeiträge zu einer gegebenen Pollenwolke unter Berücksichtigung eines Genortes

Gegeben sind ein Samenelter x, dessen Pollenwolke (PW) sich am Genort A aus den relativen Anteilen der Allele A_1 , A_2 , A_3 und A_4 zusammensetzt, sowie die vier potentiellen Polleneltern (PE) a, b, c und d mit ihren entsprechenden Genotypen am Genort A (Abb. 4.17).

Struktur der PW von SE x	SE/PE x	PE a	PE b	PE c	PE d	Genotyp
	A ₁ A ₄	A ₁ A ₁	A ₁ A ₂	A ₁ A ₃	A ₂ A ₅	
A ₁ 0,6	0,1	0,6	0,2	0,1	-	<i>maximaler</i>
A ₂ 0,2	-	-	0,2	-	-	<i>Beitrag</i>
A ₃ 0,1	-	-	-	0,1	-	<i>zur PW</i>
A ₄ 0,1	0,1	-	-	-	-	<i>von x</i>
	0,2	0,6	0,4	0,2	0	gesamt

Abb. 4.17: Hypothetisches Beispiel für die maximalen Pollenbeiträge der Polleneltern PE a, b, c und d zur Struktur der Pollenwolke des Samenelterns SE x. Sameneltern x ist gleichzeitig Polleneltern x, wenn er sich selbst bestäubt; in diesem Fall entspricht der maximale Beitrag zu seiner eigenen Pollenwolke dem maximalen Selbstbefruchtungsanteil. Weitere Erläuterungen im Text.

Für die Schätzung des maximalen Beitrags des Pollenelterns a zur Pollenwolke von x muß der Genotyp von PE a am Genort A betrachtet werden. In dem dargestellten Beispiel kann PE a nur das Allel A₁ zur Pollenwolke beitragen. Der maximale Wert seines Beitrags wird durch den relativen Anteil von A₁ in der Pollenwolke von x begrenzt und kann demnach nicht mehr als 0,6 betragen. Folglich kann ein Anteil von mindestens 0,4 oder 40 % der Pollenwolke nicht von PE a stammen und muß von weiteren Polleneltern beigetragen worden sein.

Im Fall eines heterozygoten Genotyps wie z.B. bei PE b wird reguläre Segregation der männlichen Gameten angenommen. PE b steuert demzufolge die beiden Allele A₁ und A₂ gleich häufig zur Pollenwolke von x bei. Aus diesem Grund kann sein maximaler Beitrag zur Pollenwolke von x einen relativen Anteil von 0,4 nicht übersteigen, denn im günstigsten Fall könnte er alle Allele A₂ (mit einem relativen Anteil von 0,2) und einen ebenso großen Anteil von A₁ beigetragen haben. Der maximale Beitrag von PE b insgesamt berechnet sich demzufolge aus 0,2 (A₁) + 0,2 (A₂) = 0,4. Entsprechend errechnet sich der maximale Pollenbeitrag von PE c mit einem Wert von 0,2. PE d trägt zwar mit A₂ eines der Allele, die auch in der Pollenwolke von x vertreten sind; gleichzeitig besitzt er jedoch mit A₅ ein Allel, das in der PW überhaupt nicht vorkommt. Baum d kann als Polleneltern daher ausgeschlossen werden¹⁷.

Die Schätzung der maximalen Selbstbefruchtungsrate s_{\max} des Samenelterns x ist als ein Sonderfall des dargestellten Verfahrens zu betrachten, bei dem der Sameneltern gleichzeitig potentieller Polleneltern ist. Da in dem Beispiel oben die beide Allele A₁ und A₄ auch in der Pollenwolke vertreten sind, errechnet sich die Selbstbefruchtungsrate des Samenelterns x mit $s_{\max} = 20\%$ (0,1 A₁ + 0,1 A₄ = 0,2). Die minimale Fremdbefruchtungsrate t_{\min} ergibt sich aus $1-s_{\max}$ und beträgt in diesem Fall 0,8 bzw. 80 %.

¹⁷ Die Reihenfolge der Betrachtung verschiedener potentieller Polleneltern ist beliebig, da für jeden eine unabhängige Schätzung durchgeführt wird. Unter Annahme größtenteils geringer Pollentransportweiten wird man sich in der Praxis auf die Bäume in der näheren Umgebung des betrachteten Samenelterns konzentrieren.

Schätzung maximaler Pollenbeiträge zu einer gegebenen Pollenwolke unter Berücksichtigung mehrerer Genorte

Die Genauigkeit des Verfahrens steigt mit der Anzahl der in die Betrachtung einbezogenen polymorphen Genorte an. Jeder Genort eines potentiellen Pollenelters wird unabhängig von den übrigen betrachtet und der maximale Beitrag zur Pollenwolke nur aufgrund des jeweils betrachteten Genortes ermittelt. Da der tatsächliche Beitrag eines potentiellen Pollenelters jedoch für jeden seiner Genorte gleich ist, wird der Genort mit der größten Ausschlußkraft (dem niedrigsten Wert für einen maximalen Beitrag) ermittelt; dieser „minimale Maximalwert“ ist der maximal mögliche Pollenbeitrag dieses Pollenelters zu einer gegebenen Pollenwolke unter Berücksichtigung aller untersuchten Genorte.

Möglichkeiten und Grenzen der Pollenwolken-Methode

Die Güte der Schätzung wird von verschiedenen Faktoren beeinflusst. Je stärker sich die Polleneltern in Bezug auf ihre Allelbesetzung an mindestens einem Genort unterscheiden, um so sicherer wird ein unterschiedliches Maß ihrer Pollenbeiträge erkannt. Die Ausschlußkraft des Verfahrens steigt naturgemäß mit der Anzahl der in die Analyse einbezogenen polymorphen Genorte an. Es spielt jedoch nicht nur die Art der von den Polleneltern weitergegebenen Allele eine Rolle, denn schon allein die Tatsache, ob ein Allel an einem Genort des potentiellen Pollenelters homozygot oder heterozygot vorliegt, kann den Schätzwert für seinen maximalen Pollenbeitrag erheblich beeinflussen. So könnte ein homozygoter Träger eines Allels A_i eine Pollenwolke, die nur aus diesem Allel besteht, zu 100 % hervorgebracht haben, ein heterozygoter Träger für das Allel A_i kann hingegen als Pollenspender ausgeschlossen werden, da das zweite Allel in dieser Pollenwolke nicht vorkommt.

Ist ein potentieller Pollenelter einziger Träger eines Markerallels, so kann sein tatsächlicher Beitrag zu seiner eigenen Pollenwolke oder der eines jeden anderen Baumes sehr genau angegeben werden. Tritt das Markerallel in der untersuchten Pollenwolke nicht auf, so kann der Baum als Pollenelter ausgeschlossen werden; wird es jedoch in der Pollenwolke nachgewiesen, so erlaubt die PW-Methode die Schätzung nicht nur des maximalen, sondern des exakten Beitrags, da kein anderer Baum als Pollenspender für das Markerallel in Frage kommt. Auf der anderen Seite können im ungünstigsten Fall zwei oder mehr Bäume einen identischen Multilocus-Genotyp besitzen, so daß ihre Pollenbeiträge nicht unterschieden werden können.

Die Ausschlußkraft des Verfahrens hängt auch von der Anzahl der untersuchten Samen ab, auf denen die Schätzung der Pollenwolke des Samenelters basiert. Bei einer nur geringen Stichprobe ist mit der Möglichkeit zu rechnen, daß die geschätzten Allelhäufigkeiten in der Pollenwolke die tatsächlichen Verhältnisse nur ungenau wiedergeben (z.B. können seltene Allele durch die Zufallsstichprobe überbewertet oder aber mit der Stichprobe gar nicht erfaßt werden). Dies wirkt sich unmittelbar auf die Schätzungen der maximalen Pollenbeiträge, die auf den relativen Allelhäufigkeiten in der Pollenwolke beruhen, aus.

Welche Fragestellungen können mit der PW-Methode untersucht werden?

Mit dem hier dargestellten Verfahren können verschiedene Aspekte des Reproduktionssystems analysiert werden:

- a) **Schätzung individueller maximaler Selbstbefruchtungsanteile** eines Baumes (wie oben beschrieben).
- b) **Schätzung maximaler Pollenbeiträge potentieller Polleneltern** zu einer gegebenen Pollenwolke (wie oben beschrieben).
- c) **Analyse der effektiven Sexualfunktion von Bäumen.** Betrachtet man die gegenseitigen maximalen Pollenbeiträge zweier Bäume zu ihren respektiven Pollenwolken, so lassen sich mögliche Unterschiede in der jeweiligen Sexualfunktion gegenüber dem anderen Baum feststellen (hat Baum A gegenüber Baum B sowohl männliche als auch weibliche Funktion? Wie ist es umgekehrt?).
Betrachtet man die maximalen Pollenbeiträge eines Pollenelterns zu den Pollenwolken *aller* Bäume des Bestandes, so kann man im Vergleich mit anderen Polleneltern mögliche Unterschiede bezüglich ihrer Effektivität als Pollenspender entdecken (welche Bäume sind besonders effektive Pollenspender, welche bringen ihren Pollen kaum oder gar nicht unter? s. Abschnitt 4.4.3.2).
- a) **Analyse der Zusammensetzung einer Pollenwolke aus den Beiträgen verschiedener Polleneltern.** Nimmt man an, daß die Wahrscheinlichkeit eines Paarungskontaktes zwischen zwei Bäumen hauptsächlich von ihrer Entfernung abhängt, sollte die Zusammensetzung der Pollenwolke im wesentlichen durch die Beiträge der Nachbarbäume des Samenelterns erklärbar sein. Um dies zu prüfen, kann der Kreis potentieller Polleneltern vom Sameneltern ausgehend schrittweise erweitert werden mit dem Ziel, die Zusammensetzung einer gegebenen Pollenwolke durch eine Mindestanzahl beitragender Polleneltern vollständig zu erklären. Die kumulative Darstellung des in verschiedenen Abständen den jeweiligen Polleneltern zugeordneten Anteils an der Pollenwolke läßt für den Fall einer ausschließlich von der Entfernung bestehenden Abhängigkeit einen charakteristischen Kurvenverlauf erwarten (s. Abschnitt 4.4.5.1).

Nach der theoretischen Darstellung der Methode und ihrer Einsatzmöglichkeiten folgt nun ihre praktische Anwendung anhand von Datenmaterial aus den Versuchsbeständen. Die Ergebnisse zu den oben beschriebenen Punkten a) und b) werden im folgenden Abschnitt beschrieben. Die Analyse der Sexualfunktion von Bäumen (Punkt c) sowie der Zusammensetzung einer Pollenwolke aus den Beiträgen verschiedener Polleneltern (Punkt d) erfolgt in den Abschnitten 4.4.3.2 und 4.4.5.1. Der Schwerpunkt der Untersuchung lag auf der Analyse der Alloenzymdaten der Samen des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ aus dem Herbst 1999, für den entsprechende Beobachtungen zum Blühverlauf als zusätzliche Informationsquelle zur Verfügung stehen.

4.4.1.4.2 Schätzung maximaler individueller Selbstbefruchtungsraten und maximaler Pollenbeiträge potentieller Polleneltern

Aus Gründen der Übersichtlichkeit und der Darstellbarkeit der Ergebnisse werden die Schätzungen maximaler Selbstbefruchtungsraten sowie der maximalen Pollenbeiträge potentieller Polleneltern zu den gegebenen Pollenwolken gemeinsam abgehandelt. Die Ergebnisse für den Bestand „Forstbotanischer Garten“ im Jahr 1999 sind in Tabelle 4.14 dargestellt. In der ersten Spalte sind die Sameneltern aufgeführt, und in der obersten Zeile die potentiellen Polleneltern ihrer Reihenfolge im Bestand entsprechend aufgelistet¹⁸. Jedem Feld der Tabelle ist der maximale Beitrag eines möglichen Polleneltern zur Pollenwolke eines Samenelterns zu entnehmen. So hat beispielsweise Baum 2 zur Pollenwolke von Baum 1 einen Beitrag von maximal 53,4% geleistet. Verfolgt man die Zeile für den Sameneltern 1, kann der maximale Selbstbefruchtungsanteil dieses Baumes aus dem ersten Feld mit 26,6% entnommen werden (maximaler Beitrag von Baum 1 als Polleneltern für sich selbst).

In Tabelle 4.14 sind insgesamt 22 Sameneltern und 25 potentielle Polleneltern aufgeführt. Da die Bäume 21 und 27 einen sehr geringen Samenansatz aufwiesen, wurden sie in dem betreffenden Jahr nicht beerntet; Baum 17 blühte nur männlich und wird aus diesem Grund nicht als Sameneltern aufgeführt. Die Bäume 6 und 23 sowie die Bäume 12 und 13 haben jeweils einen identischen Multilocus-Genotyp, was zu identischen Werten ihrer geschätzten Pollenbeiträge führt. Baum 6 befindet sich als Jungwuchs zwei Meter von Baum 23 entfernt. Beide weisen auch nahezu identische Blühmuster auf und werden für die nachfolgende Analyse als ein Individuum betrachtet. Auch die Bäume 12 und 13 sind nur einen Meter voneinander entfernt. Für die Entscheidung, welcher der beiden Bäume tatsächlich einen Pollenbeitrag geleistet haben könnte, hilft in vielen Fällen der unterschiedliche Verlauf ihrer Blühphasen. Oft kann einer der beiden Bäume als Polleneltern allein dadurch ausgeschlossen werden daß seine männliche Blühphase mit der weiblichen eines betrachteten Samenelterns nicht überlappt.

¹⁸ Als Polleneltern nicht aufgeführt sind die Bäume 8, 28, 29, 30 und 31, die als relativ junge Bäume kaum blühten und somit als Bestäuber höchstens eine sehr untergeordnete Rolle gespielt haben konnten.

Tab. 4.14: Maximale Pollenbeiträge potentieller Polleneltern zu den Pollenwolken von 22 Samaneltern im Bestand „Forstbotanischer Garten“ im Jahr 1999. Die potentiellen Polleneltern PE (oberste Zeile) und die Samaneltern SE (erste Spalte) sind ihrer Position im Bestand entsprechend aufgelistet. Die maximalen Selbstbefruchtungsraten (Polleneltern = Samaneltern) sind den fett umrandeten Kästchen zu entnehmen. Der jeweils höchste geschätzte Wert eines Pollenbeitrags zur Pollenwolke eines gegebenen Samanelterns ist grau hinterlegt. In einigen Fällen ist der maximale Selbstbefruchtungsanteil zugleich der höchste für den entsprechenden Baum geschätzte Pollenbeitrag. Die Bäume 6 und 23 bzw. 12 und 13 besitzen jeweils einen identischen Multilocus-Genotyp; ihre Werte sind durch *kursive* Zahlen gekennzeichnet.

	PE 1	PE 2	PE 16	PE 17	PE 18	PE 3	PE 21	PE 22	PE 19	PE 4	PE 5	PE 6	PE 23	PE 7	PE 24	PE 25	PE 26	PE 9	PE 10	PE 11	PE 12	PE 13	PE 14	PE 15	PE 27
SE 1	0,266	0,534	-	0,200	0,066	-	0,067	-	0,066	-	0,134	0,134	0,134	0,134	-	-	0,200	0,066	0,066	0,266	0,033	0,033	0,450	0,200	0,066
SE 2	0,200	0,533	-	0,266	-	-	0,200	-	-	-	-	0,266	0,266	0,266	-	0,200	0,167	-	-	0,200	-	-	0,266	0,266	-
SE 16	-	0,133	0,733	0,200	0,334	-	0,067	-	0,334	0,134	-	-	-	0,134	-	-	0,133	0,266	-	-	0,133	0,133	-	0,266	-
SE 18	-	0,200	0,666	-	0,134	-	-	-	0,134	-	-	-	-	-	-	-	0,267	0,334	0,067	-	0,167	0,167	0,134	0,534	0,134
SE 3	-	0,167	0,466	-	0,066	-	0,033	-	0,066	0,066	-	-	-	0,066	-	-	0,167	0,334	-	-	0,333	0,333	-	0,334	-
SE 22	-	-	-	-	0,308	-	0,308	-	0,308	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SE 19	-	0,300	-	0,400	-	-	0,133	-	0,588	0,266	0,266	0,266	0,266	0,266	-	-	0,294	0,066	0,066	-	0,033	0,033	0,266	0,400	0,066
SE 4	-	0,233	0,200	0,200	-	-	0,033	0,066	0,588	0,066	0,066	0,066	0,066	0,066	-	-	0,200	-	-	-	-	-	0,066	0,200	-
SE 5	-	0,400	0,200	0,200	0,400	0,120	0,033	-	0,400	0,066	0,066	0,066	0,066	0,066	-	0,066	0,200	0,134	0,060	-	0,067	0,067	0,120	0,200	0,120
SE 6	-	-	-	0,134	-	-	-	-	-	-	0,220	0,220	0,220	0,134	-	0,066	0,134	-	-	-	-	-	0,220	0,134	-
SE 23	-	0,134	-	0,334	-	-	0,067	-	0,134	-	0,142	0,142	0,142	0,142	-	0,066	0,313	0,200	0,200	-	0,100	0,100	0,466	0,334	0,200
SE 7	-	-	-	0,134	-	-	-	-	-	-	0,334	0,134	0,134	0,200	-	-	0,067	0,066	0,066	-	0,033	0,033	0,266	0,134	0,066
SE 24	-	0,134	-	0,200	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,066	0,462	0,266	-	-	0,133	0,133	-	0,400	-
SE 25	-	-	-	0,066	-	-	-	-	-	-	-	0,066	0,066	0,134	-	0,106	0,033	0,534	0,200	-	0,266	0,266	0,200	0,066	0,200
SE 26	0,066	0,134	-	0,380	0,066	-	0,067	-	0,134	0,134	0,266	0,200	0,200	0,200	-	-	0,200	0,066	0,066	0,066	0,033	0,033	0,433	0,380	0,066
SE 9	-	-	-	0,134	-	-	-	-	-	-	-	0,066	0,066	0,066	-	-	0,067	0,286	0,586	-	0,134	0,134	0,666	0,134	0,134
SE 10	-	0,066	-	-	-	-	0,033	-	-	-	-	-	-	-	-	0,066	-	0,676	-	-	-	-	-	-	-
SE 11	-	-	-	0,134	0,110	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,067	0,600	-	-	0,200	0,200	-	0,134	-
SE 12	-	0,134	-	0,143	-	-	0,067	-	-	0,200	0,200	0,200	0,200	0,200	-	-	0,100	0,286	0,133	-	0,286	0,286	0,266	0,200	0,266
SE 13	0,066	0,134	-	0,200	0,066	-	0,067	0,066	-	0,200	0,200	0,200	0,200	0,266	-	0,066	0,100	0,400	0,167	0,066	0,200	0,200	0,334	0,200	0,334
SE 14	-	0,466	-	0,167	-	-	0,167	-	-	-	-	0,134	-	0,334	-	0,066	0,400	0,134	-	-	0,067	0,067	-	0,334	-
SE 15	0,066	0,279	0,066	0,488	0,066	-	0,233	0,134	0,066	0,134	0,134	0,134	0,134	0,466	0,066	-	0,279	0,276	0,067	0,066	0,138	0,138	0,134	0,558	0,134

Aus Tabelle 4.14 lassen sich einige allgemeine Aussagen ableiten:

- Die Schätzwerte für die maximalen Pollenbeiträge einzelner Individuen liegen zwischen 0 % und 73,3 % (Baum 17 als Pollenelter von Samen des Baums 16).
- Die Polleneltern mit dem jeweils höchsten Wert für einen maximalen Pollenbeitrag (in Tab. 4.14 grau hinterlegt) befinden sich mit zwei Ausnahmen (Samenelter 6/23 und 14) in enger Nachbarschaft des betrachteten Samenelters (maximal durch fünf Bäume getrennt), oder der Samenelter selbst weist den höchsten Schätzwert auf.
- Bei den Bäumen 2, 4, 6, 12 und 15 wurden die höchsten Werte eines Pollenbeitrags für den Samenelter selbst geschätzt (Selbstbefruchtung). Bei den Bäumen 6 und 12 könnten die tatsächlichen Werte jedoch niedriger liegen, denn auch die Bäume 23 bzw. 13 mit jeweils identischem Multilocus-Genotyp können zu den entsprechenden Werte beigetragen haben. Insbesondere für Baum 12 ist eine Selbstbefruchtung nach den Beobachtungen seiner Blühphasen eher unwahrscheinlich (keine Überlappung männlicher und weiblicher Blühphasen beobachtet, s. Abb. 4.4 in Kap. 4.1). Baum 2 ist im Bestand räumlich, Baum 4 durch seine für den Bestand außergewöhnlich späte weibliche Blühphase zeitlich relativ stark isoliert, was die hohen Selbstbefruchtungsraten dieser beiden Bäume erklären könnte.
- Bei neun von 22 Bäumen wurde ein maximaler Selbstbefruchtungsanteil von 0 geschätzt (100 % Fremdbefruchtung).
- Obwohl räumliche Nähe zwischen Pollenelter und Samenelter ein wesentliches Kriterium für einen hohen Pollenbeitrag zur Pollenwolke ist, zeigen zahlreiche Beispiele unmittelbar benachbarter Bäume ohne nachgewiesenen Paarungskontakt, daß weitere Faktoren über Zustandekommen und Ausmaß von Paarungen entscheiden. Solche Faktoren könnten der Blühzeitpunkt der Bäume, ihr Standort (räumliche Isolation, Abschirmung durch Bäume anderer Arten), Konkurrenz um Paarungspartner und das Bestäuberverhalten sein.

4.4.1.5 Vergleich der Methoden zur Schätzung individueller Selbstbefruchtungsraten

Aus Gründen der Übersichtlichkeit, und da die Ergebnisse der PW-Methode für den Bestand „Forstbotanischer Garten“ für das Jahr 1998 und für den Bestand „Gartetal“ zuvor noch nicht aufgeführt wurden, folgt in den Tabellen 4.15, 4.16 und 4.17 eine Zusammenstellung aller mit den verschiedenen Verfahren ermittelten Werte individueller Selbstbefruchtungsraten. Am Beispiel des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ (1999) sind die mit den Verfahren Multilocus-Ausschluß, Pollenwolken-Methode und MLTR ermittelten Werte nochmals graphisch dargestellt (Abb. 4.18).

Tab. 4.15: Zusammenstellung der nach verschiedenen Methoden ermittelten individuellen Selbstbefruchtungsraten im Bestand „Forstbotanischer Garten“ im Jahr 1998; ML-A = Multilocus-Ausschlußverfahren; PW-M = Pollenwolken-Methode; MLTR = multilocus mating system program; sAll = Methode der einmaligen oder seltenen Allele; s_{\max} = maximaler Selbstbefruchtungsanteil, s = Selbstbefruchtungsanteil; * = Wert außerhalb des biologisch sinnvollen Bereichs ($t > 1$); k.B. = keine Berechnung möglich; grau hinterlegte Werte beziehen sich auf den Vergleich zwischen Multilocus-Ausschlußverfahren und Pollenwolken-Methode: der jeweils niedrigere Schätzwert ist hervorgehoben (weitere Erläuterungen im Text).

Baum	ML-A s_{\max} (%)	PW-M s_{\max} (%)	MLTR s (%)	sAll s (%)
1	47	14	17	k.B.
2	80	67	78	k.B.
3	0	0	*	0
4	100	50	100	k.B.
5	22	0	3	k.B.
6	62	0	*	k.B.
7	47	0	*	k.B.
9	79	86	70	k.B.
14	13	0	*	k.B.
16	7	10	7	13
18	36	17	4	k.B.
23	23	0	*	k.B.
25	0	0	*	k.B.
26	18	22	15	k.B.
27	7	0	*	k.B.

Tab. 4.16: Zusammenstellung der nach verschiedenen Methoden ermittelten individuellen Selbstbefruchtungsraten im Bestand „Forstbotanischer Garten“ im Jahr 1999; ML-A = Multilocus-Ausschlußverfahren; PW-M = Pollenwolken-Methode; MLTR = multilocus mating system program; sAll = Methode der einmaligen oder seltenen Allele; s_{\max} = maximaler Selbstbefruchtungsanteil, s = Selbstbefruchtungsanteil; * = Wert außerhalb des biologisch sinnvollen Bereichs ($t > 1$); k.B. = keine Berechnung möglich; grau hinterlegte Werte beziehen sich auf den Vergleich zwischen Multilocus-Ausschlußverfahren und Pollenwolken-Methode: der jeweils niedrigere Schätzwert ist hervorgehoben (weitere Erläuterungen im Text).

Baum	ML-A s_{\max} (%)	PW-M s_{\max} (%)	MLTR s (%)	sAll s (%)
1	53	27	31	k.B.
2	33	53	26	k.B.
3	7	0	7	0
4	70	59	64	k.B.
5	20	12	9	k.B.
6	30	22	*	k.B.
7	43	20	13	k.B.
8	32	29	8	k.B.
9	20	29	*	k.B.
10	0	0	*	k.B.
11	40	0	24	k.B.
12	57	29	54	k.B.
13	17	20	11	k.B.
14	7	0	*	k.B.
15	23	56	*	k.B.
16	7	0	4	0
18	37	0	*	k.B.
19	7	0	3	0
22	73	0	62	0
23	40	14	0	k.B.
24	10	0	4	0
25	10	11	9	k.B.
26	7	20	4	k.B.
31	73	14	17	k.B.

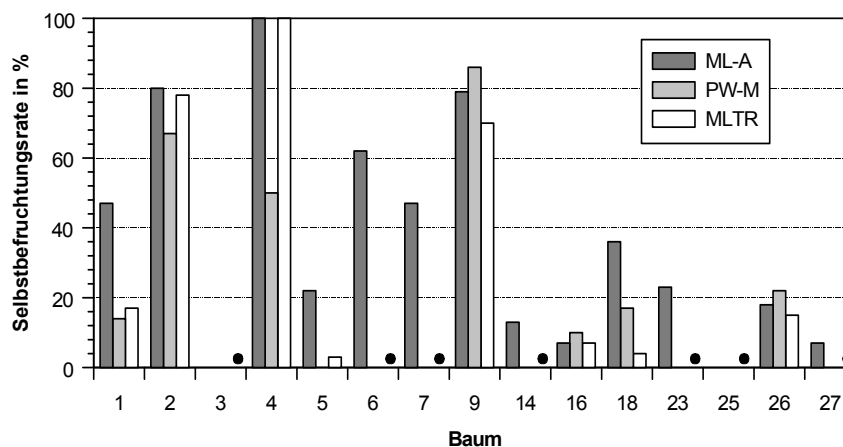


Abb. 4.18: Vergleich der mit den Verfahren Multilocus-Ausschluß (ML), Pollenwolken-Methode (PW-M) und multilocus mating system program (MLTR) ermittelten Selbstbefruchtungsraten im Bestand „Forstbotanischer Garten“ im Jahr 1999. Nicht definierte Werte nach MLTR (Werte außerhalb des biologisch sinnvollen Bereichs) sind mit einem schwarzen Kreis gekennzeichnet.

Baum	ML-A s _{max} in %	PW-M s _{max} in %	MLTR s in %	sAll s in %
1	3	0	3	13/0 [∇]
2	3	3	*	k.B.
3	17	0	*	k.B.
4	83	20	68	11
5	40	27	37	40
6	34	69	19	k.B.
7	33	0	*	k.B.
8	20	0	5	k.B.
9	3	0	3	0/13 [∇]
10	7	7	5	k.B.
11	28	35	15	k.B.
12	35	40	22	41
13	93	50	100	k.B.
14	21	0	*	k.B.
15	43	11	35	80
16	17	0	2	k.B.
17	28	12	7	10
18	23	0	7	0
19	13	29	3	k.B.
20	10	30	*	k.B.
21	37	27	33	40
22	30	40	15	k.B.
23	43	48	33	k.B.
24	10	0	*	k.B.
25	27	21	8	27
26	18	25	13	k.B.
27	10	0	10	14/41 [∇]
28	33	11	28	13
29	60	60	42	k.B.
31	57	64	37	k.B.
35	47	24	33	k.B.
37	30	31	9	k.B.
38	0	0	*	0
39	47	50	44	k.B.
40	0	0	*	27
42	35	15	20	k.B.
43	27	21	*	k.B.
44	13	0	9	100
45	47	0	28	k.B.
47	85	0	82	k.B.
52	13	87	8	k.B.
53	27	63	15	k.B.
54	0	0	*	0
61	0	0	*	13
69	30	62	10	k.B.
70	47	50	32	k.B.
72	7	33	1	k.B.
74	20	67	2	k.B.
75	13	40	*	k.B.
82	0	10	*	k.B.

Tab.: 4.17 Zusammenstellung der nach verschiedenen Methoden ermittelten individuellen Selbstbefruchtungsraten im Bestand „Gartetal“ im Jahr 1998; ML-A = Multilocus-Ausschlußverfahren; PW-M = Pollenwolken-Methode; MLTR = multilocus mating system program; sAll = Methode der einmaligen oder seltenen Allele; s_{max} = maximaler Selbstbefruchtungsanteil, s = Selbstbefruchtungsanteil; * = Wert außerhalb des biologisch sinnvollen Bereichs ($t > 1$); [∇] = zwei Werte aus unabhängigen Schätzungen; k.B. = keine Berechnung möglich; grau hinterlegte Werte beziehen sich auf den Vergleich zwischen MultilocusAusschlußverfahren und Pollenwolken-Methode: der jeweils niedrigere Schätzwert ist hervorgehoben (weitere Erläuterungen im Text).

Die Wahl der Methode zur Schätzung individueller Selbstbefruchtungsraten führt in i.d.R. zu sehr verschiedenen Ergebnissen. Das Verfahren nach RITLAND und JAIN (1981) erscheint für die Schätzung von Fremd- und Selbstbefruchtungsraten bei *A. campestre* wenig geeignet, da es bei fast einem Drittel aller untersuchten Nachkommenschaften zu nicht verwertbaren Resultaten führt. Das Verfahren der Schätzung von Selbstbefruchtungsraten bei Trägern einmaliger oder seltener Allele ist nur für wenige Bäume eines Bestandes möglich. In der vorliegenden Untersuchung wurden für 24 von 89 Nachkommenschaften Berechnungen durchgeführt, jedoch waren davon nur vier Bäume im Besitz von im jeweiligen Bestand einmaligen Allelen. Die restlichen 20 Bäume besaßen lediglich seltene Allele, so daß eine Überschätzung von Selbstbefruchtungsraten nicht auszuschließen ist.

Das Multilocus-Ausschlußverfahren und die Pollenwolken-Methode liefern jeweils maximale Selbstbefruchtungsraten. Dabei sind die mit der PW-Methode ermittelten Werte in den meisten Fällen niedriger. Bei einigen Bäumen unterscheiden sich die mit diesen beiden Verfahren ermittelten Werte erheblich, so z.B. bei Baum 6 („Forstbotanischer Garten“ 1998), den Bäumen 11, 22 und 31 („Forstbotanischer Garten“ 1999), und den Bäumen 4, 47 und 52 („Gartetal“). Die Ursachen für die Differenzen der ermittelten Werte können im Einzelfall sehr verschieden sein. So ist z.B. die hohe

Selbstbefruchtungsrate von 73 % für Baum 22 im Bestand „Forstbotanischer Garten“ (1999) nach der Multilocus-Ausschlußmethode dadurch zu erklären, daß dieser Baum an fünf von neun polymorphen Genorten heterozygot für häufige Allele ist. Die Wahrscheinlichkeit, ein Fremdalel als solches zu erkennen, ist allein dadurch bereits herabgesetzt. Tatsächlich konnten nur an insgesamt zwei Genorten überhaupt Fremddallele nachgewiesen werden. Demgegenüber basiert die nach der PW-Methode geschätzte Selbstbefruchtungsrate von 0 % auf der Ausschlußkraft lediglich eines Genortes (PGI): Der Samenelter besitzt den Genotyp B_3B_4 , in der Pollenwolke ist jedoch das Allel B_4 zu 100 % vertreten. Da der Samenelter als Pollenelter auch Allel B_3 beisteuern würde, wird Selbstbefruchtung ausgeschlossen.

In den Fällen, in denen die nach der PW-Methode berechneten Werte höher sind als die mit dem Multilocus-Ausschlußverfahren ermittelten Anteile, könnten sich entweder Stichprobeneffekte auswirken, oder es liegt eine Situation vor, in der durch den Beitrag eines oder mehrerer Polleneltern eine Pollenwolkenstruktur entsteht, die auch durch den Samenelter in seiner Funktion als Pollenelter hervorgebracht worden sein könnte. Da beide Methoden zur Schätzung *maximaler* Selbstbefruchtungsrate führen, ist es zulässig, den jeweils kleineren Wert als obere Grenze des Selbstbefruchtungsanteils anzunehmen. In den Tabellen 4.15 bis 4.17 ist der jeweils niedrigere der beiden Werte grau hinterlegt.

4.4.2 Selbstbefruchtungsrate und Hohlkornanteile

Bei der Präparation von Samen für die Laboruntersuchungen fiel auf, daß bei manchen Bäumen weit mehr als die Hälfte aller geöffneten Früchte leer waren, während bei anderen nahezu jede Frucht auch einen Samen enthielt. Die Ursachen für das Auftreten sogenannter Hohlkörner können vielfältig sein. So können Schäden durch Insekten auftreten; in anderen Fällen ist eine Bestäubung möglicherweise ausgeblieben, so daß es erst gar nicht zu einer Befruchtung kommen konnte. Da die Anfangsstadien der Fruchtentwicklung beim Feldahorn auch ohne Befruchtung ablaufen, können solche Früchte zusammen mit den voll ausgereiften bei der Samenernte abgesammelt werden.

Eine weitere mögliche Ursache für eine verminderte Viabilität von Samen ist ihre Entstehung aus Selbstbefruchtung (Inzucht). Bei teilweiser, für einzelne Bäume aber einheitlicher Mortalität der aus Selbstbefruchtung stammenden Embryonen erlaubt dann der Selbstbefruchtungsanteil der lebenden Embryonen einen Schluß auf die Ursache des Hohlkornanteils. Um zu prüfen, ob ein solcher Zusammenhang zu erkennen ist, werden in diesem Abschnitt individuelle maximale Selbstbefruchtungsrate¹⁹ und Hohlkornanteile zueinander in Beziehung gesetzt.

¹⁹ Die Schätzung maximaler Selbstbefruchtungsrate erfolgte wie in Abschnitt 4.4.1 dargestellt aus der Kombination von Multilocus-Ausschlußverfahren und Pollenwolken-Methode.

Als Datenbasis wurden alle untersuchten Einzelbaumnachkommenschaften der Bestände „Forstbotanischer Garten“ (1998 und 1999) und „Gartetal“ (insgesamt 89 Wertepaare) herangezogen.

In den Diagrammen in Abbildung 4.19 sind die Werte für die maximalen Selbstbefruchtungsraten s_{max} in aufsteigender Reihenfolge aufgetragen (schwarze Punkte); die zugehörigen Hohlkornanteile sind mit grauen Punkten dargestellt.

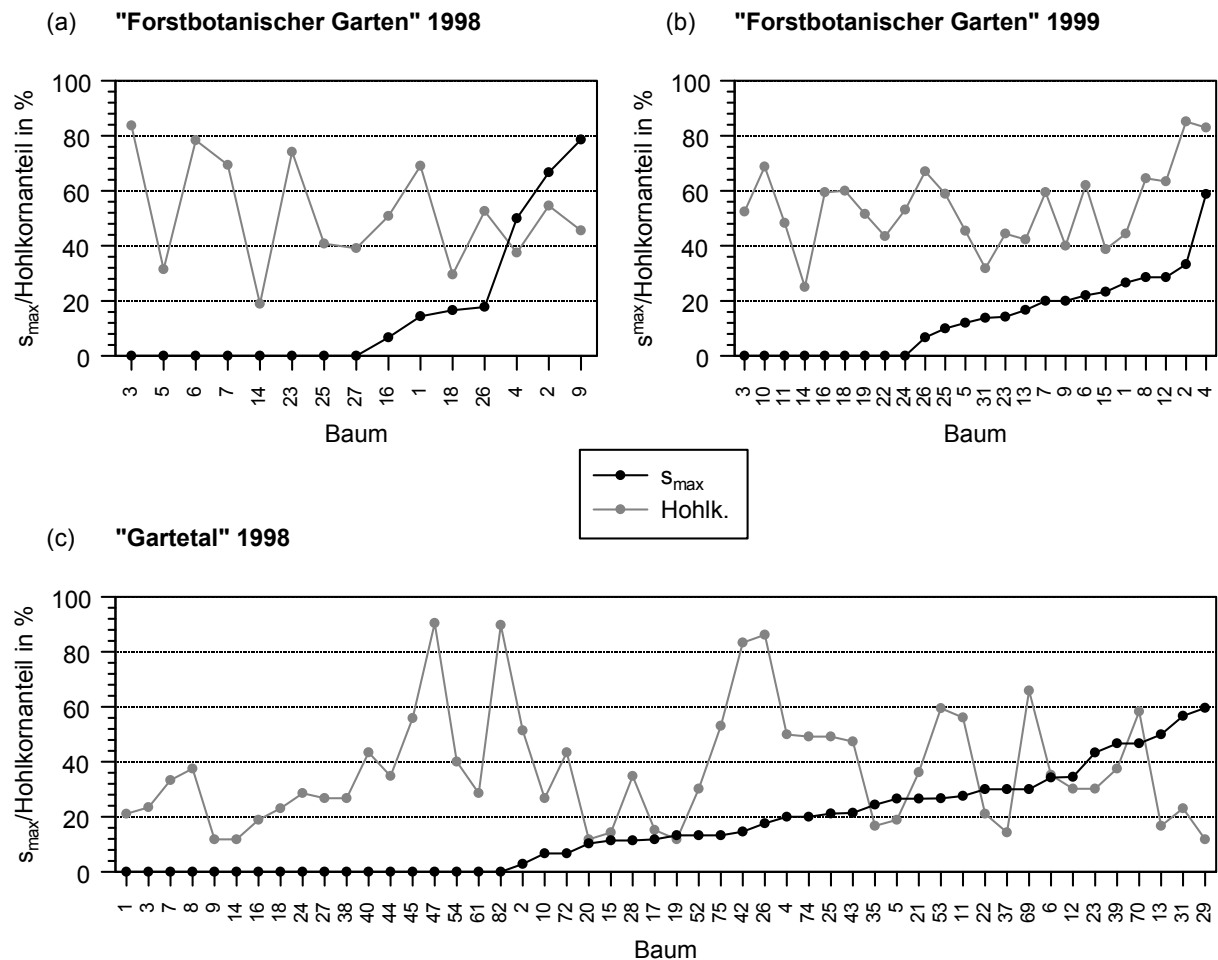


Abb. 4.19: Maximale Selbstbefruchtungsraten s_{max} und Hohlkornanteile von Bäumen der Bestände „Forstbotanischer Garten“ in den Jahren 1998 (a) und 1999 (b) und „Gartetal“ (c). Die Bäume sind in aufsteigender Reihenfolge der geschätzten s_{max} aufgetragen; schwarze Punkte = s_{max} , graue Punkte = Hohlkornanteile.

In keinem der beiden Bestände ist ein Zusammenhang zwischen maximaler Selbstbefruchtungsrate und Hohlkornanteil zu erkennen. Besonders auffällig ist die Schwankungsbreite von Hohlkornanteilen verschiedener Bäume, für die vollständige Fremdbefruchtung geschätzt wurde ($s_{max} = 0$). So liegen die individuellen Hohlkornanteile im Bestand „Gartetal“ für diese Bäume zwischen 12 % und 90 %. Bäume mit hohem s_{max} wie z.B. Baum 29 im gleichen Bestand können auch besonders niedrige Hohlkornanteile aufweisen.

4.4.3 Nachweis bevorzugter Paarung

In den vorherigen Kapiteln sind bereits an verschiedenen Stellen Hinweise auf ein von der Zufalls-
paarung abweichendes Paarungssystem des Feldahorns enthalten. Unter Zufallspaarung versteht
man ganz allgemein die Abwesenheit jeglicher Paarungspräferenzen zwischen Individuen eines
bestimmten Typs für Individuen eines beliebigen anderen Typs: Die Zusammenstellung der
Paarungspartner geschieht also rein zufällig. Unter natürlichen Verhältnissen weicht das
Paarungssystem verschiedener Arten i.d.R. mehr oder weniger stark von zufallsmäßiger Paarung ab,
indem die Übertragung von Pollen auf Eizellen von bestimmten, nicht-zufälligen Faktoren gesteuert
wird. Welche Faktoren eine Rolle spielen und wie groß ihr Einfluß ist, unterscheidet sich von Art zu Art
und kann zum einen von den äußeren Gegebenheiten bestimmt sein (z.B. Bestandesstruktur,
Ausbreitungsbarrieren für Pollen etc.), insbesondere jedoch von artspezifischen Mechanismen zur
Verbreitung des Pollens (Insekten-, Windbestäubung), von Besonderheiten des Blühverhaltens
(Menge des von Individuen produzierten Pollens und/oder der Eizellen und damit innerartliche
Konkurrenz, Blühchronologie etc.) sowie der Existenz von Inkompatibilitätssystemen.

Das Paarungssystem des Feldahorns ist in besonderem Maße vom individuellen Blühverhalten der
Bäume geprägt. Die Blühphänologie sowie die mit zunehmendem Abstand potentieller Paarungs-
partner sinkende Wahrscheinlichkeit für das Zustandekommen einer Paarung wirken einem auf
zufallsmäßiger Paarung beruhenden System entgegen. In Abschnitt 4.4.3.2 wird der Einfluß des
individuellen Blühverhaltens unter diesem Gesichtspunkt betrachtet. Zunächst sollen jedoch die
Strukturen individueller effektiver Pollenwolken unter dem Aspekt ihrer Differenzierung analysiert
werden (Abschnitt 4.4.3.1).

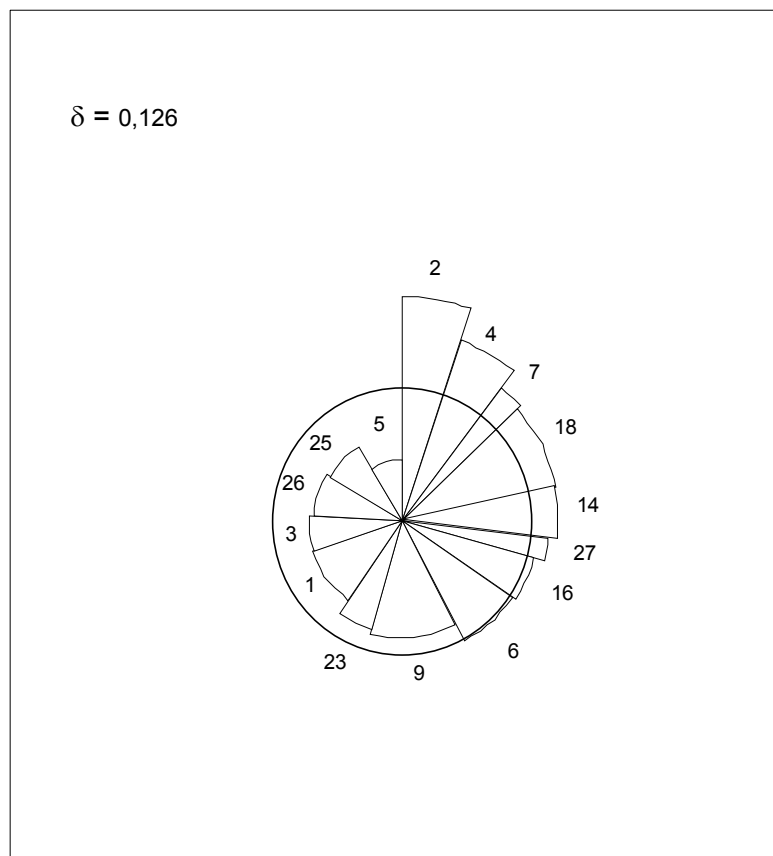
4.4.3.1 Strukturen individueller effektiver Pollenwolken

In Kapitel 4.3 wurde durch die Beobachtung der Verbreitung von Markerallelen der Nachweis einer
bevorzugten Paarung benachbarter Bäume in der Reihenpflanzung „Gartetal“ erbracht. Zeichnen sich
bestimmte Polleneltern durch den Besitz seltener oder einmaliger Allele aus, führt dies in den
Pollenwolken der vom Markerbaum befruchteten Sameneltern an diesem Genort zu einer allelischen
Struktur, die sich von derjenigen der meisten anderen Bäume des Bestandes unterscheidet. Aus der
Beobachtung der Verbreitung einzelner Allele läßt sich jedoch nicht generell auf eine Differenzierung
individueller effektiver Pollenwolken schließen. Unterschiede sind z.B. dann schwer nachzuweisen,
wenn an einem Genort nur häufige Allele vorkommen und diese im Bestand regelmäßig verteilt sind.
Da heterogene individuelle Pollenwolkenstrukturen als ein grundsätzliches Indiz für nicht
zufallsmäßige Paarung zu werten sind, soll in diesem Abschnitt untersucht werden, ob solche
Strukturen beim Feldahorn nachweisbar sind.

4.4.3.1.1 Methode

Um die Differenzierung zwischen einer effektiven Pollenwolke und den Pollenwolkenstrukturen der übrigen Bäume eines Bestandes zu messen, eignet sich das Differenzierungsmaß D_j . Mit diesem Maß läßt sich das Konzept des genetischen Abstandes auf die Betrachtung mehrerer Kollektive (hier: Pollenwolken) erweitern, indem jeweils die Differenzierung eines Kollektivs (einer Pollenwolke) von seinem Komplement (der Gesamtheit der übrigen Pollenwolken) berechnet wird. Das Ergebnis läßt sich sehr anschaulich als sogenannte „Differenzierungsschnecken“ darstellen. Die nachfolgende Analyse basiert auf den Werten von zehn Genorten; die Schätzung der Allelhäufigkeiten in den Pollenwolken erfolgte nach der maximum-likelihood-Methode von GILLET (1997). Die Berechnung der Differenzierung D_j erfolgte mit dem Programm GSED (GILLET 1998).

4.4.3.1.2 Ergebnisse



Die Abbildungen 4.20, 4.21 und 4.22 zeigen die Differenzierungsschnecken für die effektiven Pollenwolken von Bäumen der Bestände „Forstbotanischer Garten“ (1998 und 1999) und „Gartetal“. Jeder Baum wird durch einen Kreissektor repräsentiert, dessen Winkel die Stichprobengröße berücksichtigt und dessen Radius der Höhe des Wertes für die Differenzierung D_j entspricht.

Durch die Anordnung der Sektoren entsprechend der Höhe von D_j entsteht ein anschauliches Bild des Ausmaßes der Differenzierung der einzelnen Bäume. Die durchgezogene Kreislinie repräsentiert den Wert für die mittlere Differenzierung δ ; er gibt an, wie stark die Pollenwolken der Bäume *im Mittel* von denen im Rest des Bestandes

Abb. 4.20: Differenzierungsschnecke der effektiven Pollenwolken von 15 Bäumen des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ im Jahr 1998. Zahlen an den Kreissektoren = Baumnummern; δ = mittlere Differenzierung.

differenziert sind. Im Bestand „Forstbotanischer Garten“ liegt δ mit 12,6 % (im Jahr 1998) bzw. 11,9 % (im Jahr 1999) etwas niedriger als im Bestand „Gartetal“ ($\delta = 16,2$ %).

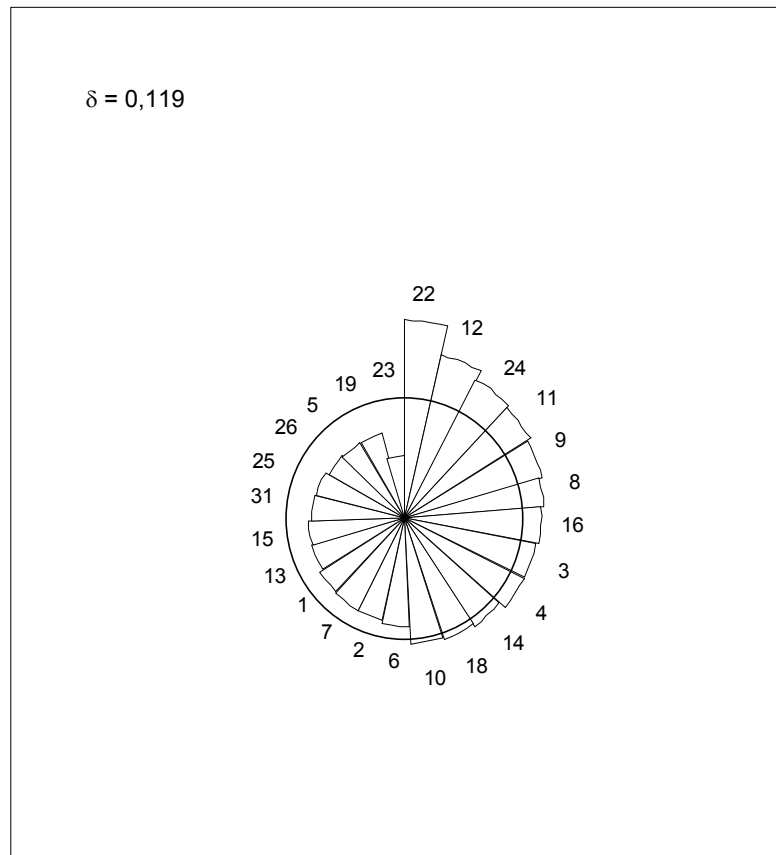


Abb. 4.21: Differenzierungsschnecke der effektiven Pollenwolken von 24 Bäumen des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ im Jahr 1999. Zahlen an den Kreissektoren = Baumnummern; δ = mittlere Differenzierung.

Die Heterogenität der Pollenwolkenstrukturen unter Berücksichtigung aller untersuchten Genorte ist in beiden Beständen und beiden Jahren deutlich zu erkennen. Die minimalen und maximalen Werte für die Differenzierung der Pollenwolken der einzelnen Bäume liegen im Bestand „Forstbotanischer Garten“ 1998 bei 6 % und 22,7 % (Baum 5 und Baum 2; s. Tab. 4.18) und im darauffolgenden Jahr bei 6,1 % und 19,9 % (Baum 23

und Baum 22; s. Tab. 4.19). Im Bestand „Gartetal“ liegt der höchste für die Differenzierung einer Pollenwolke gemessene Wert bei 31,4 % (Baum 2), der Minimalwert bei 9,5 % (Baum 12; s. Tab. 4.20).

In den Tabellen 4.18 bis 4.20 sind neben den Werten für den Genpool auch diejenigen für die Differenzierung der einzelnen Genorte aufgeführt. Hier zeigt sich, daß sich die Pollenwolken vieler Bäume an einzelnen Loci erheblich von den übrigen Mitgliedern des Bestandes unterscheiden (vgl. z.B. die große Anzahl von Werten mit $D_j = 40$ % oder darüber, die in den Tabellen grau hinterlegt sind). Die höchste Differenzierung einer Pollenwolke wurde mit 62,9 % für Baum 22 am Genort AP-B im Bestand „Forstbotanischer Garten“ im Jahr 1999 ermittelt. Den Tabellen ist auch zu entnehmen, daß die einzelnen Genorte in Abhängigkeit von der Anzahl, Häufigkeit und Verteilung der an ihnen auftretenden Allele in unterschiedlichem Maß zur Differenzierung der Pollenwolken einzelner Bäume beitragen. Während sich beispielsweise die Genorte PGM-C (in den Beständen „Gartetal“ und „Forstbotanischer Garten“ 1999) und ADH (im Bestand „Forstbotanischer Garten“ 1998) durch besonders hohe Werte für die mittlere Differenzierung auszeichnen, tragen IDH-A und GOT-B aufgrund der geringen bzw. nicht vorhandenen Variation zu einer Differenzierung kaum oder überhaupt nicht bei. Bei einzelnen Bäumen kann jedoch gerade die Seltenheit eines Allels und seine begrenzte Verbreitung zu einer hohen Differenzierung einer individuellen Pollenwolke führen, wie das Beispiel der Bäume 2 und 15 am Genort IDH-A zeigt (Tab. 4.20).

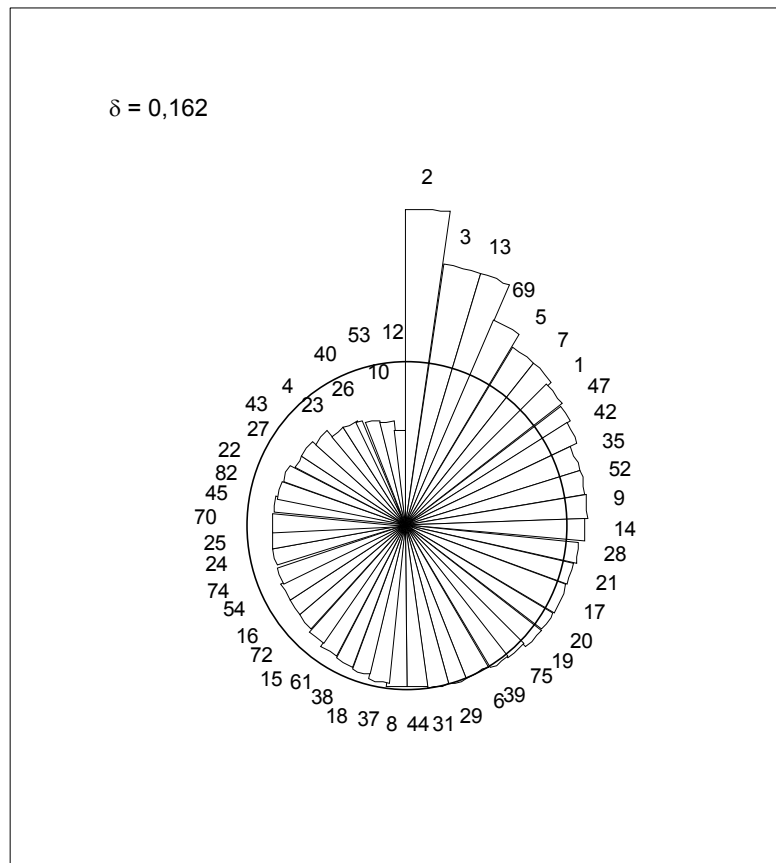


Abb. 4.22: Differenzierungsschnecke der effektiven Pollenwolken von 49 Bäumen des Bestandes „Gartetal“ im Jahr 1998. Zahlen an den Kreissektoren = Baumnummern; δ = mittlere Differenzierung.

Aufschlußreich ist auch ein Vergleich der in den Differenzierungsschnecken dargestellten Ergebnisse mit den Häufigkeitsverteilungen von Markerallelen in den Pollenwolken der Bäume 1 bis 25 des Bestandes „Gartetal“. Nach den Ergebnissen des Abschnitts 4.3.1.3 wurde Baum 2 nahezu ausschließlich von Baum 1 befruchtet, der an den Genorten AP-A und IDH-A Träger seltener Allele ist. Dieser Umstand trägt offensichtlich dazu bei, daß Baum 2 den höchsten in dieser Untersuchung gemessenen Wert für die Differenzierung einer Pollenwolke aufweist (Abb. 4.22). Auch andere Bäume in der Umgebung von Markerbäumen weisen eine Tendenz zu hohen Werten für D_j auf. So liegt die Differenzierung der beiden Nachbarn von Baum 4

(Träger eines seltenen Allels am Genort GOT-B) mit Werten von 26,1 % (Baum 3) und 20,8 % (Baum 5) sehr hoch. Einen ähnlichen Einfluß hat offensichtlich Baum 18 (ebenfalls Träger eines seltenen Allels am Genort GOT-B) auf die Bäume 17 ($D_j = 17,6$ %), 19 ($D_j = 17,4$ %) und 20 ($D_j = 17,6$ %).

Die vorliegenden Ergebnisse bestätigen den Zusammenhang zwischen den Transportweiten effektiven Pollens und der heterogenen Verteilung genetischer Varianten unter den Nachkommen bzw. der starken Differenzierung individueller effektiver Pollenwolken beim Feldahorn. Diese Effekte treten in der Reihenpflanzung „Gartetal“ besonders auffällig in Erscheinung.

Tab. 4.18: Differenzierung D_j individueller effektiver Pollenwolken von 15 Bäumen des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ im Jahr 1998. Einzellocus- und Genpool-Werte sind nach dem Stichprobenumfang gewichtet; δ = mittlere Differenzierung; Werte für D_j von 40 % oder mehr sind grau hinterlegt.

Baum	PGI-B	PGM-B	PGM-C	GOT-B	GOT-C	IDH-A	AP-A	AP-B	AP-C	ADH	Genpool
1	0,132	0,091	0,196	0,021	0,147	0,000	0,121	0,051	0,046	0,180	0,098
2	0,077	0,156	0,486	0,019	0,174	0,000	0,177	0,217	0,542	0,420	0,227
3	0,108	0,031	0,311	0,020	0,077	0,000	0,084	0,090	0,067	0,180	0,097
4	0,108	0,153	0,463	0,019	0,174	0,000	0,133	0,301	0,110	0,462	0,192
5	0,014	0,052	0,056	0,020	0,002	0,000	0,044	0,127	0,107	0,180	0,060
6	0,234	0,113	0,054	0,163	0,034	0,000	0,037	0,187	0,147	0,420	0,139
7	0,203	0,122	0,168	0,019	0,101	0,000	0,275	0,177	0,162	0,462	0,169
9	0,037	0,072	0,137	0,021	0,302	0,000	0,109	0,190	0,131	0,180	0,118
14	0,108	0,161	0,381	0,019	0,066	0,000	0,294	0,161	0,260	0,180	0,163
16	0,077	0,302	0,393	0,103	0,039	0,000	0,037	0,276	0,025	0,180	0,143
18	0,112	0,053	0,437	0,020	0,093	0,000	0,237	0,242	0,037	0,420	0,165
23	0,134	0,015	0,062	0,022	0,074	0,000	0,213	0,126	0,025	0,462	0,113
25	0,055	0,057	0,136	0,010	0,010	0,000	0,158	0,138	0,123	0,180	0,087
26	0,036	0,226	0,208	0,019	0,010	0,000	0,085	0,026	0,123	0,180	0,091
27	0,074	0,152	0,272	0,019	0,199	0,000	0,281	0,146	0,209	0,180	0,153
δ	0,094	0,108	0,233	0,032	0,104	0,000	0,140	0,158	0,130	0,265	0,126

Tab. 4.19: Differenzierung D_j individueller effektiver Pollenwolken von 24 Bäumen des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ im Jahr 1999. Einzellocus- und Genpool-Werte sind nach dem Stichprobenumfang gewichtet; δ = mittlere Differenzierung; Werte für D_j von 40 % oder mehr sind grau hinterlegt.

Baum	PGI-B	PGM-B	PGM-C	GOT-B	GOT-C	IDH-A	AP-A	AP-B	AP-C	ADH	Genpool
1	0,150	0,099	0,198	0,001	0,111	0,000	0,184	0,117	0,126	0,045	0,103
2	0,081	0,064	0,094	0,001	0,146	0,000	0,168	0,082	0,370	0,045	0,105
3	0,204	0,182	0,320	0,001	0,208	0,000	0,184	0,030	0,230	0,045	0,140
4	0,163	0,099	0,250	0,001	0,140	0,000	0,320	0,062	0,300	0,045	0,138
5	0,099	0,099	0,181	0,001	0,077	0,000	0,224	0,097	0,057	0,045	0,088
6	0,039	0,134	0,059	0,001	0,146	0,000	0,398	0,099	0,165	0,045	0,109
7	0,106	0,029	0,094	0,001	0,111	0,000	0,294	0,204	0,165	0,045	0,105
8	0,321	0,154	0,152	0,001	0,145	0,000	0,303	0,223	0,117	0,045	0,146
9	0,559	0,134	0,303	0,001	0,007	0,000	0,086	0,204	0,165	0,045	0,150
10	0,169	0,204	0,094	0,001	0,237	0,000	0,194	0,204	0,131	0,045	0,128
11	0,204	0,099	0,042	0,001	0,173	0,000	0,194	0,181	0,165	0,489	0,155
12	0,032	0,252	0,442	0,001	0,451	0,000	0,194	0,169	0,096	0,045	0,168
13	0,179	0,147	0,132	0,001	0,069	0,000	0,168	0,147	0,096	0,045	0,099
14	0,143	0,147	0,376	0,001	0,077	0,000	0,263	0,167	0,092	0,045	0,131
15	0,142	0,113	0,213	0,033	0,034	0,000	0,159	0,110	0,126	0,045	0,098
16	0,204	0,287	0,355	0,011	0,007	0,000	0,086	0,319	0,126	0,045	0,143
18	0,073	0,147	0,216	0,001	0,034	0,000	0,149	0,132	0,059	0,489	0,130
19	0,066	0,008	0,181	0,001	0,106	0,000	0,180	0,062	0,231	0,045	0,088
22	0,202	0,202	0,491	0,001	0,105	0,000	0,107	0,629	0,208	0,045	0,199
23	0,116	0,029	0,129	0,001	0,042	0,000	0,086	0,062	0,096	0,045	0,061
24	0,143	0,043	0,372	0,001	0,007	0,000	0,194	0,236	0,096	0,489	0,158
25	0,039	0,064	0,076	0,001	0,138	0,000	0,159	0,238	0,165	0,045	0,093
26	0,359	0,008	0,039	0,001	0,111	0,000	0,189	0,042	0,096	0,045	0,089
31	0,099	0,067	0,111	0,001	0,077	0,000	0,086	0,022	0,165	0,333	0,096
δ	0,160	0,116	0,204	0,003	0,115	0,000	0,190	0,157	0,152	0,093	0,119

Tab. 4.20: Differenzierung D_j individueller effektiver Pollenwolken von 49 Bäumen des Bestandes „Gartetal“ im Jahr 1998. Einzellocus- und Genpool-Werte sind nach dem Stichprobenumfang gewichtet; δ = mittlere Differenzierung; Werte für D_j von 40 % oder mehr sind grau hinterlegt.

Baum	PGI-B	PGM-B	PGM-C	GOT-B	GOT-C	IDH-A	AP-A	AP-B	AP-C	ADH	Genpool
1	0,168	0,147	0,416	0,046	0,147	0,035	0,139	0,250	0,212	0,461	0,202
2	0,237	0,147	0,530	0,046	0,147	0,494	0,508	0,289	0,285	0,461	0,314
3	0,237	0,147	0,406	0,339	0,147	0,172	0,157	0,319	0,226	0,461	0,261
4	0,150	0,118	0,054	0,073	0,147	0,033	0,140	0,377	0,021	0,114	0,123
5	0,412	0,147	0,143	0,266	0,147	0,033	0,139	0,308	0,026	0,461	0,208
6	0,092	0,118	0,092	0,252	0,147	0,055	0,121	0,202	0,109	0,461	0,165
7	0,202	0,365	0,367	0,012	0,113	0,033	0,139	0,047	0,332	0,461	0,207
8	0,168	0,263	0,126	0,069	0,113	0,033	0,139	0,376	0,196	0,114	0,160
9	0,236	0,147	0,537	0,042	0,147	0,033	0,139	0,080	0,400	0,114	0,187
10	0,113	0,025	0,197	0,174	0,113	0,033	0,139	0,089	0,042	0,114	0,104
12	0,156	0,041	0,084	0,046	0,067	0,033	0,139	0,129	0,140	0,114	0,095
13	0,236	0,147	0,537	0,046	0,112	0,033	0,139	0,429	0,434	0,500	0,261
14	0,201	0,112	0,359	0,031	0,147	0,033	0,139	0,270	0,105	0,461	0,186
15	0,092	0,079	0,027	0,046	0,147	0,410	0,139	0,274	0,128	0,114	0,145
16	0,434	0,331	0,095	0,046	0,067	0,033	0,107	0,047	0,128	0,114	0,140
17	0,566	0,143	0,267	0,122	0,092	0,020	0,114	0,301	0,024	0,114	0,176
18	0,094	0,467	0,154	0,046	0,079	0,001	0,139	0,386	0,060	0,114	0,154
19	0,298	0,297	0,265	0,120	0,092	0,033	0,139	0,284	0,094	0,114	0,174
20	0,433	0,030	0,429	0,136	0,067	0,033	0,139	0,270	0,107	0,114	0,176
21	0,264	0,118	0,435	0,046	0,158	0,001	0,139	0,264	0,230	0,114	0,177
22	0,468	0,025	0,262	0,046	0,124	0,033	0,139	0,070	0,042	0,114	0,132
23	0,094	0,079	0,084	0,046	0,079	0,033	0,139	0,104	0,042	0,455	0,115
24	0,378	0,045	0,160	0,012	0,113	0,033	0,107	0,206	0,212	0,114	0,138
25	0,264	0,161	0,197	0,046	0,079	0,033	0,107	0,080	0,128	0,287	0,138
26	0,218	0,027	0,138	0,046	0,099	0,032	0,107	0,134	0,206	0,114	0,112
27	0,156	0,161	0,052	0,046	0,128	0,033	0,240	0,047	0,110	0,287	0,126
28	0,147	0,146	0,112	0,046	0,447	0,033	0,351	0,193	0,212	0,114	0,180
29	0,202	0,113	0,146	0,046	0,447	0,033	0,215	0,123	0,212	0,114	0,165
31	0,202	0,147	0,212	0,046	0,276	0,033	0,215	0,184	0,212	0,114	0,164
35	0,236	0,147	0,385	0,046	0,276	0,033	0,139	0,293	0,212	0,114	0,188
37	0,147	0,147	0,324	0,046	0,106	0,033	0,048	0,441	0,178	0,114	0,158
38	0,181	0,045	0,154	0,046	0,072	0,033	0,139	0,339	0,212	0,287	0,151
39	0,134	0,147	0,188	0,046	0,106	0,033	0,107	0,441	0,178	0,287	0,167
40	0,145	0,147	0,092	0,046	0,140	0,033	0,107	0,152	0,178	0,114	0,115
42	0,165	0,066	0,148	0,046	0,278	0,033	0,363	0,200	0,177	0,461	0,194
43	0,270	0,045	0,364	0,046	0,162	0,033	0,107	0,047	0,076	0,114	0,126
44	0,078	0,025	0,432	0,046	0,045	0,033	0,381	0,070	0,042	0,461	0,161
45	0,165	0,195	0,500	0,046	0,067	0,033	0,078	0,058	0,094	0,114	0,135
47	0,235	0,146	0,344	0,046	0,066	0,032	0,138	0,326	0,211	0,461	0,201
52	0,202	0,079	0,398	0,046	0,074	0,033	0,139	0,240	0,212	0,461	0,188
53	0,202	0,113	0,126	0,012	0,234	0,033	0,139	0,070	0,042	0,114	0,108
54	0,146	0,147	0,398	0,046	0,090	0,033	0,107	0,138	0,178	0,114	0,140
61	0,078	0,113	0,364	0,046	0,230	0,033	0,121	0,169	0,212	0,114	0,148
69	0,236	0,059	0,194	0,046	0,192	0,033	0,589	0,206	0,212	0,461	0,223
70	0,202	0,093	0,237	0,046	0,079	0,033	0,458	0,070	0,042	0,114	0,137
72	0,166	0,195	0,084	0,046	0,015	0,033	0,422	0,206	0,128	0,114	0,141
74	0,215	0,229	0,262	0,046	0,079	0,033	0,322	0,047	0,042	0,114	0,139
75	0,111	0,045	0,129	0,046	0,079	0,033	0,347	0,386	0,400	0,114	0,169
82	0,180	0,079	0,330	0,046	0,033	0,033	0,249	0,104	0,178	0,114	0,134
δ	0,214	0,135	0,252	0,069	0,136	0,054	0,189	0,209	0,159	0,199	0,162

4.4.3.2 Individuelles Blühverhalten und Paarungserfolg

Bei zufallsmäßiger Paarung zwischen den Bäumen eines Bestandes besteht zu jedem Zeitpunkt die Möglichkeit, daß ein Baum einen beliebigen anderen befruchtet oder von ihm befruchtet wird. Bereits die Trennung in funktionell männliche und weibliche Blüten und ihr Erscheinen in zeitlich mehr oder weniger stark getrennten Blühphasen bedeutet beim Feldahorn eine erhebliche Einschränkung der Möglichkeiten der Zufallspaarung. Durch die Ausbildung von Blühphasen verschiedenen Geschlechts stehen zu einem gegebenen Zeitpunkt nicht mehr alle reproduktionsfähigen Individuen des Bestandes als Paarungspartner zur Verfügung, so daß die effektive Populationsgröße reduziert ist. Dies kann sich beispielsweise darin äußern, daß ein Baum gegenüber einem Paarungspartner eine Rolle nur als Pollen- oder Eizellenspender übernimmt, oder auf Bestandesebene eine der beiden Sexualfunktionen besonders betont wird.

Betrachtet man die gegenseitigen maximalen Pollenbeiträge von Paaren von Bäumen (s. PW-Methode, Tab. 4.14 in Abschnitt 4.4.1.4.2), so findet man zahlreiche Beispiele für die Betonung der männlichen bzw. weiblichen Sexualfunktion bei jeweils nur einem der betrachteten Paarungspartner. So tritt Baum 4 gegenüber dem unmittelbar benachbarten Baum 19 in seiner männlichen Sexualfunktion stark hervor; umgekehrt fungiert Baum 19 gegenüber Baum 4 als weiblicher Geschlechtspartner, nicht aber als Pollenspender. Tatsächlich war auch keine Überlappung der männlichen Phase von Baum 19 mit der weiblichen von Baum 4 zu beobachten (s. Abb. 4.4 in Abschnitt 4.1.2). Ähnliches gilt für die Bäume 9 und 25, die Bäume 24 und 26 u.a. Die Bäume 1 und 2 oder 9 und 10 sind hingegen Beispiele für Paarungspartner, bei denen eine gegenseitige starke Befruchtung wahrscheinlich ist.

Auf Bestandesebene nimmt die Betonung der männlichen oder weiblichen Sexualfunktion z.T. extreme Formen an, wenn einige Bäume aufgrund des Blühverlaufs im Bestand als Pollenspender überhaupt nicht effektiv werden und ihre genetische Information somit nur über ihre Eizellenbeiträge an die nachfolgende Generation weitergeben können, während andere, deren männliche Blühphase in eine günstige Zeit fällt, eine Vielzahl weiblicher Paarungspartner vorfinden. Folge ist eine unterschiedliche Frequenz von Allelen in den männlichen und weiblichen Gameten und damit sexuelle Asymmetrie.

Betrachtet man die in Tabelle 4.14 in Abschnitt 4.4.1.4.2 dargestellten Ergebnisse der maximalen Pollenbeiträge einzelner Bäume des Bestandes „Forstbotanischer Garten“, so wird deutlich, daß die Bäume 16, 3, 19 und 24 als Pollenspender auf Bestandesebene nicht in Erscheinung treten. Die Bäume 17, 4 und 9 treten dagegen in ihrer männlichen Sexualfunktion sehr stark hervor. Wie diese Unterschiede zustande kommen können, zeigt besonders eindrucksvoll das Beispiel der unmittelbar benachbarten Bäume 16 und 17. Beide Bäume weisen im Frühjahr 1999 eine intensive und langandauernde männliche Blühphase auf (Abb. 4.4 in Abschnitt 4.1.2). Trotzdem gelingt es nur Baum 17, seinen Pollen effektiv zu verbreiten, während die Pollenbeiträge von Baum 16 ineffektiv bleiben, da zum Zeitpunkt seiner männlichen Blühphase abgesehen von dem von umgebender Vegetation stark abgeschirmten Baum 3 kein Mitglied des Bestandes weiblich blüht.

4.4.4 Einfluß von Blühverhalten und Abstand zwischen Paarungspartnern auf den Paarungserfolg

Die genetische Struktur einer Samenpopulation ist das Ergebnis der Paarungsereignisse der vorangegangenen Blühperiode und gegebenenfalls der nachfolgenden Selektion. Faktoren wie Witterungsverhältnisse zur Zeit der Pollen- und Eizellenreife, die Art und das Verhalten von Pollenvektoren und - wie oben dargestellt - die Entfernung zwischen den beteiligten Paarungspartnern und ihr Blühverhalten haben großen Einfluß auf den Paarungserfolg. Im folgenden Abschnitt soll untersucht werden, ob sich eine Beziehung zwischen Paarungserfolg und den beiden Faktoren „Blühverhalten“ und „Abstand zwischen den Paarungspartnern“ anhand charakteristischer Verteilungen von Markerallelen unter den Nachkommenschaften und Pollenwolken einzelner Bäume nachweisen läßt.

4.4.4.1 Material und Methode

Von 22 Bäumen des Bestandes „Forstbotanischer Garten“, deren Blühverhalten im Frühjahr 1999 protokolliert wurde, konnten im darauffolgenden Herbst Samen geerntet werden. Für jeden Baum standen die Daten von etwa 30 Samen aus der Alloenzym-Analyse zur Verfügung (Größe der Gesamtstichprobe 656 Samen)²⁰, auf deren Basis die Häufigkeiten von Markerallelen in den Nachkommenschaften sowie in den effektiven Pollenwolken berechnet wurden.

Um den Einfluß des Abstands zwischen den Paarungspartnern sowie dem ihres individuellen Blühverhaltens auf den Paarungserfolg zu untersuchen, wurde die Verbreitung von Markerallelen analysiert. Dazu wurden Bäume ausgewählt, die sich durch den alleinigen Besitz eines Allels auszeichnen oder zumindest ein im Altbestand seltenes Allel tragen.

Geht man davon aus, daß die effektive Populationsgröße eines Bestandes aufgrund des Abstands und des individuellen Blühverlaufs der reproduzierenden Individuen eingeschränkt ist, so ist zu erwarten, daß sich dies in einer charakteristischen Verteilung der Allelhäufigkeiten von Markerallelen in den Nachkommenschaften und individuellen Pollenwolken der umstehenden Bäume widerspiegelt. Im folgenden Abschnitt wird die Verbreitung von Markerallelen im Bestand „Forstbotanischer Garten“ am Beispiel von drei Markerbäumen untersucht und die Ergebnisse zum Blühverhalten der Bäume in Beziehung gesetzt.

²⁰ Da von den Bäumen 24 und 31 kein ausreichender Datensatz zum Blühverlauf vorliegt, werden beide Bäume nicht in die Untersuchung einbezogen.

4.4.4.2 Ergebnisse

In den Balkendiagrammen zu den folgenden Beispielen wird jeweils die Häufigkeit eines Markerallels in den Nachkommenschaften bzw. Pollenwolken der 22 untersuchten Bäume angegeben. Auf der x-Achse sind die Bäume ihrer Reihenfolge im Bestand entsprechend aufgetragen. Neben der Nummer eines jeden Baums ist in Klammern die jeweilige Entfernung zum Markerbaum angegeben.

Baum 25

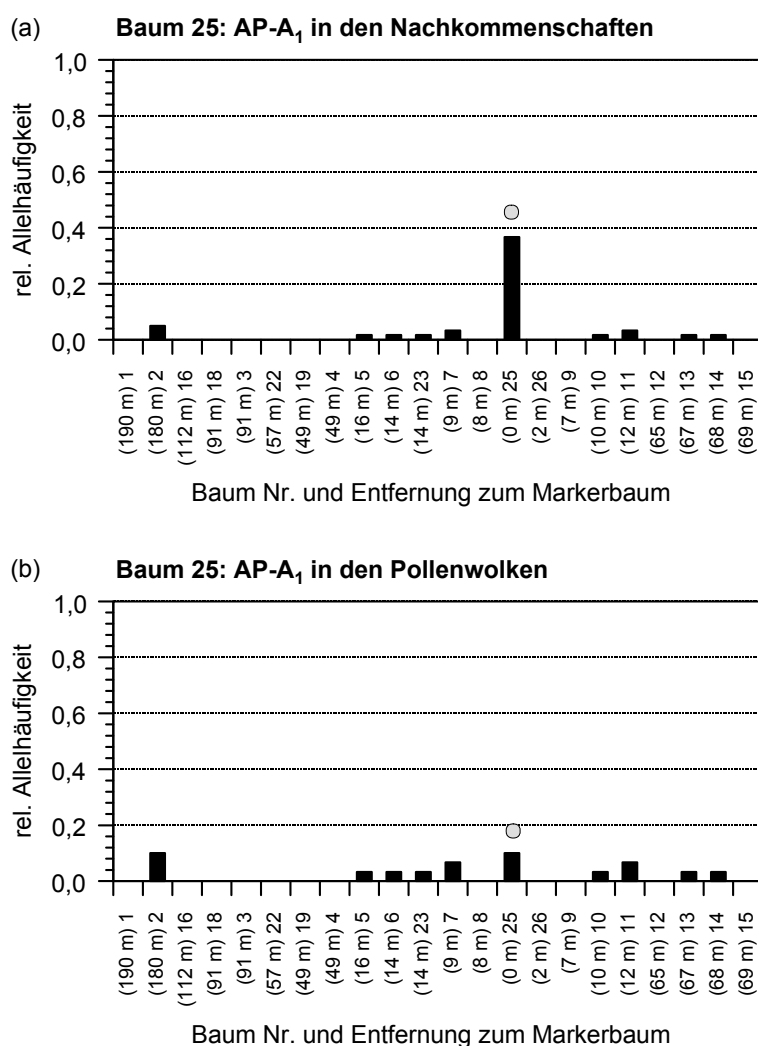


Abb. 4.23: Relative Allelhäufigkeiten des Allels A₁ am Genort AP-A in den Nachkommenschaften (a) und effektiven Pollenwolken (b) von 22 Bäumen des Bestandes „Forstbotanischer Garten“. Die Reihenfolge der Bäume auf der x-Achse entspricht ihrer Position im Bestand; in Klammern neben jeder Baumnummer ist die jeweilige Entfernung zum Markerbaum angegeben. Baum 25 ist als heterozygoter Träger des Markerallels mit einem Punkt gekennzeichnet.

Unter den Bäumen des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ ist Baum 25 einziger Träger des Allels 1 am Genort AP-A. Dieses Markerallel besitzt unter den Nachkommen von Baum 25 eine Häufigkeit von 36,7 % (Abb. 4.23 a) und ist unter den übrigen Bäumen mit Häufigkeiten von maximal 5 % vertreten. In den effektiven Pollenwolken ist A₁ mit Häufigkeiten bis maximal 6,7% (in der Pollenwolke von Baum 25 selbst) nachweisbar (Abb. 4.23 b). Nimmt man an, daß ein Polleneintrag von außerhalb des Bestandes vernachlässigbar ist, so muß ein Pollentransport über Entfernungen von bis zu 180 m stattgefunden haben (Abstand zu Baum 2). Dem Balkendiagramm der Abbildung 4.23 b ist zu entnehmen, daß aus der unmittelbaren Nachbarschaft nur die Bäume 7, 23, 6 und 5 auf der einen Seite, sowie die Bäume 10 und 11 auf der anderen Seite von Baum 25 einen Beitrag zu ihren Pollenwolken erhielten. Die Bäume 26, 9 und 8 in nur 2 m, 7 m bzw. 8 m

Entfernung vom Pollenspender weisen dagegen das Markerallel nicht auf. Den Daten zum Blühverlauf (Abschnitt 4.1.2) ist zu entnehmen, daß zwischen der männlichen Phase von Baum 25 und der rezeptiven Phase von Baum 8 keine, mit derjenigen der Bäume 26 und 9 eine nur sehr geringe Überlappung während der schwachen Blühphase bestand; Baum 25 kam somit als Pollenelter kaum in Frage. Die Bäume 7, 23 und 6 auf der einen Seite des Markerbaums und die Bäume 10 und 11 auf der anderen Seite hatten eine Phase intensiver weiblicher Blüte genau zu der Zeit der männlichen Blüte von Baum 25.

Mit einer insgesamt zehn Tage andauernden intensiven männlichen Blühphase war die Produktion männlicher Gameten bei diesem Baum sehr hoch, was auch darin zum Ausdruck kommt, daß die Hälfte aller Nachkommenschaften dieser Untersuchung das Markerallel aufweisen. Die im Einzelfall relativ niedrigen Werte der Pollenbeiträge sind möglicherweise auf Konkurrenz durch weitere Polleneltern zurückzuführen.

Baum 16

Baum 16 ist heterozygoter Träger des Allels 5 am Genort GOT-B²¹. Unter den Nachkommenschaften der Bäume des Bestandes konnte dieses Allel außer unter den Samen des Markerbaums selbst (Allelhäufigkeit 26,7 %) nur bei einem einzigen Baum (Nr. 15) nachgewiesen werden (ein Allel von 60 bei einer Stichprobengröße von 30 Samen). Für die Häufigkeit des Markerallels in der effektiven Pollenwolke von Baum 15 ergibt sich somit ein Wert von 3,3 %. Dieses Ergebnis entspricht damit dem Resultat der „Pollenwolken-Methode“ (s. Abschnitt 4.4.1.4), durch die Baum 16 auch als ein auf Bestandesebene ineffektiver Pollenspender identifiziert wurde²². Obwohl Baum 16 an 14 Tagen intensiv männlich blühte, trat er als Pollenspender nicht in Erscheinung. Betrachtet man den Blühverlauf des Bestandes, so erkennt man, daß Baum 16 als einer der ersten Bäume des Bestandes zu blühen begann (männliche Phase). Als seine männliche Phase abgeschlossen war, fing bei den meisten anderen Bäumen die weibliche Blühphase gerade erst an. Lediglich Baum 3 stand zum Zeitpunkt der männlichen Blüte als potentieller Paarungspartner von Baum 16 zur Verfügung. Ein Paarungskontakt zwischen diesen beiden Bäumen war möglicherweise stark reduziert oder nicht vorhanden, da Baum 16 einerseits relativ isoliert zwischen abschirmenden Bäumen anderer Artzugehörigkeit steht, andererseits in unmittelbarer Nachbarschaft zu Baum 3 mehrere Feldahorn-Bäume zu diesem Zeitpunkt ebenfalls männlich blühten und somit zu Baum 16 in Konkurrenz treten konnten. Eine zweite männliche Phase als zweite Chance, männliche Gameten unterzubringen, gab es bei Baum 16 nicht.

²¹ Baum 24 im Bestand „Forstbotanischer Garten“ ist ebenfalls Träger dieses Allels; allerdings war es nicht möglich, für diesen Baum ausreichende Daten für gesicherte Aussagen zum Blühverlauf zu erheben, da die Baumkrone nur schlecht eingesehen werden kann; die wenigen Blüten, die beobachtet werden konnten, waren ausschließlich weiblich; dennoch kann die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, daß das einzige unter den Nachkommen der Bäume des Bestandes gefundene Markerallel auch von diesem Baum abstammt.

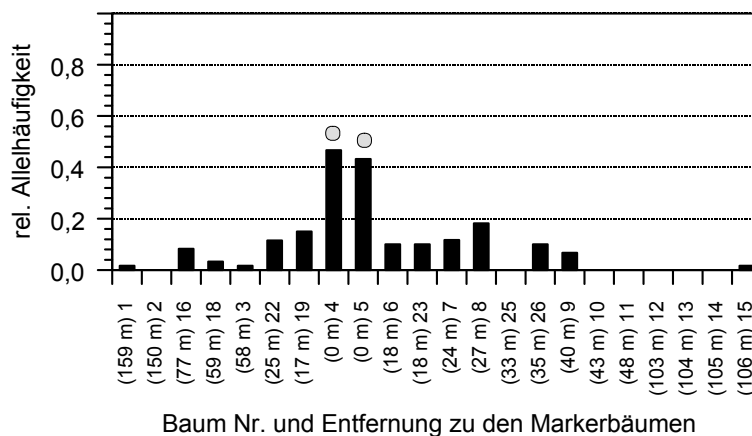
²² Dieses Beispiel verdeutlicht die Bedeutung von Markerallelen auch bei der „Pollenwolken-Methode“. Die hohe Ausschlußkraft für diesen Baum wird auch hier durch das Allel GOT-B₅ erreicht.

Die genetischen Strukturen individueller Nachkommenschaften werden also nicht nur dadurch geprägt, daß bei entsprechender Blühphasenüberlappung genetische Information über Pollen übertragen wird, sondern indirekt auch dadurch, daß die Weitergabe genetischer Information bei ungünstigen Blühterminen eingeschränkt wird oder sogar ausbleiben kann.

Baum 4 und 5

Die Bäume 4 und 5 sind einzige Träger des Allels A_4 am Genort AP-A. Sie sind 33 m voneinander entfernt und zwischen ihnen befinden sich keine weiteren Feldahorn-Bäume, so daß sie bezogen auf

(a) **Baum 4 und 5: AP- A_4 in den Nachkommenschaften**



(b) **Baum 4 und 5: AP- A_4 in den Pollenwolken**

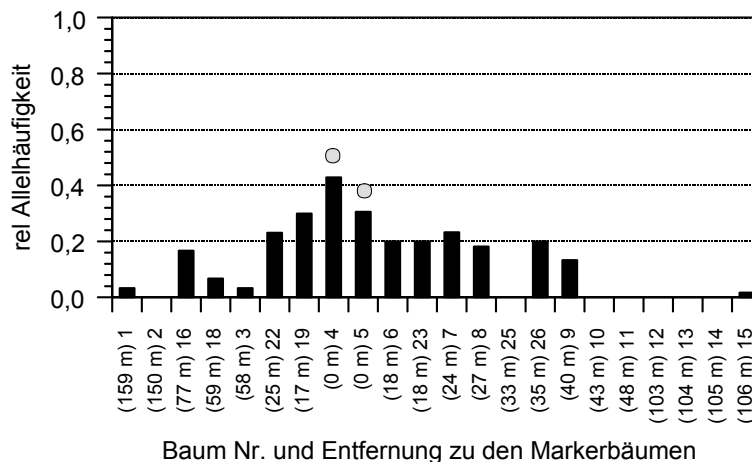


Abb. 4.24: Relative Allelhäufigkeiten des Allels A_4 am Genort AP-A in den Nachkommenschaften (a) und effektiven Pollenwolken (b) von 22 Bäumen des Bestandes „Forstbotanischer Garten“. Die Reihenfolge der Bäume auf der x-Achse entspricht ihrer Position im Bestand; in Klammern neben jeder Baumnummer ist jeweils die *mittlere* Entfernung zu den beiden Markerbäumen angegeben. Die Bäume 4 und 5 sind als heterozygoter Träger des Markerallels mit einem Punkt gekennzeichnet.

die Bestandesstruktur unmittelbare Nachbarn sind. Bei Betrachtung der Verteilung des Markerallels unter den Nachkommen im Bestand fällt zum einen die weite Verbreitung des Allels A_4 auf (nachgewiesen in den Nachkommenschaften und Pollenwolken von 15 der 22 Bäume), zum anderen sein Auftreten in wesentlich größeren Häufigkeiten im Vergleich zu den vorher analysierten Beispielen, was nicht allein durch das zweimalige Vorhandensein des Markerallels im Bestand erklärt werden kann (Abb. 4.24). Zusammen weisen beide Beobachtungen auf eine insgesamt starke Pollenproduktion und einen hohen Paarungserfolg dieser beiden Bäume hin. Bei Betrachtung der Blühperioden (Abb.4.4 in Abschnitt 4.1.2) wird deutlich, daß Baum 5 schon früh in der Vegetationsperiode mit einer männlichen Phase zu blühen begann. Zur Zeit der weiblichen Blüte von Baum 5 war die Pollenproduktion von Baum 4 sehr ausgeprägt. Bei Baum 5 schloß sich noch eine zweite männliche

Phase an, so daß die Pollenproduktion beider Bäume zusammen fast die gesamte Blühperiode des Bestandes abdeckte.

Besonders häufig tritt das Markerallel in den effektiven Pollenwolken der nächsten Nachbarn der Bäume 4 und 5 auf, während es in denen weiter entfernt stehender Bäume seltener und schließlich gar nicht mehr nachgewiesen wurde (Abb. 4.24 b). In der Pollenwolke von Baum 25 fehlt A_4 dagegen vollständig, obwohl die Entfernung zu Baum 5 nur 16 m beträgt (49 m zu Baum 4) und eine Blühphasenüberlappung mit beiden Markerbäumen besteht. Da das Markerallel in den Pollenwolken von Bäumen in unmittelbarer Umgebung von Baum 25 auftritt (z.B. bei Baum 26 mit einem sehr ähnlichen Blühverlauf wie Baum 25), reichen die Faktoren „Blühverlauf“ und „Entfernung zum Pollenspender“ in diesem Fall nicht aus, um die Abwesenheit des Markerallels in der Pollenwolke von Baum 25 zu erklären.

4.4.5 Methoden zur Beschreibung von Determinanten des Paarungssystems

Aus den Untersuchungen zum Genfluß ist bekannt, daß beim Feldahorn ein Großteil des Pollens in der unmittelbaren Umgebung des Pollenspenders effektiv wird (Abschnitt 4.3.1). Damit haben nicht alle Mitglieder einer Population oder eines Bestandes die gleiche Chance, Pollen eines Pollenspenders zu erhalten, was zur Folge haben kann, daß sich die individuellen effektiven Pollenwolken einzelner Bäume stark unterscheiden (Abschnitt 4.4.3.1). Das individuelle Blühverhalten ist ein weiterer Faktor, der über den Paarungserfolg entscheidet (Abschnitt 4.4.3.2). In den folgenden beiden Abschnitten werden zwei verschiedene methodische Ansätze beschrieben, die geeignet sind, die Bedeutung der Faktoren „Abstand zwischen Paarungspartnern“ bzw. „individuelles Blühverhalten“ für den Paarungserfolg zu verdeutlichen.

4.4.5.1 Minimale Anzahl zu einer Pollenwolke beitragender Polleneltern

Der Abstand zwischen Paarungspartnern kann nach den bisherigen Ausführungen als ein wesentlicher Faktor benannt werden, der einer zufallsmäßigen Paarung entgegenwirkt. Wie der Einfluß der Entfernung im Vergleich zu anderen Faktoren zu gewichten ist, läßt sich auf direktem Wege jedoch kaum ermitteln. Um seine Bedeutung zu verdeutlichen, kann man sich einer Modellvorstellung bedienen, nach der die Wahrscheinlichkeit für das Zustandekommen einer Paarung allein vom Abstand zwischen Sameneltern und Polleneltern abhängen soll. Unter dieser Annahme ist zu erwarten, daß sich die Pollenwolke eines gegebenen Samenelterns überwiegend durch die Beiträge unmittelbar benachbarter Bäume erklären läßt, während die Beiträge weiter entfernter Individuen eine zunehmend geringere Bedeutung haben.

Die maximalen Pollenbeiträge nicht nur jedes einzelnen potentiellen Pollenelterns (s. Abschnitt 4.4.1.4), sondern auch die von zwei oder mehr Polleneltern gemeinsam geleisteten maximalen Beiträge zur Pollenwolke eines Samenelterns lassen sich berechnen. Dazu muß das Verfahren der Pollenwolken-Methode auf eine Multilocus-Betrachtung erweitert werden. Wie diese Berechnung erfolgt und welche Folgerungen für die Bedeutung des Faktors „Abstand“ auf das Paarungssystem des Feldahorns daraus abgeleitet werden können, wird im folgenden Abschnitt beschrieben.

4.4.5.1.1 Methode

Nimmt man an, daß die Entfernung zum Samenerler für alle Polleneltern eines Bestandes das einzige Kriterium ist, das über ihren Paarungserfolg bestimmt, dann sinkt die Wahrscheinlichkeit einer Paarung mit zunehmendem Abstand der beteiligten Bäume. Die Zusammensetzung der Pollenwolke eines Samenerlers sollte demzufolge im Wesentlichen durch den Beitrag der umstehenden Bäume erklärbar sein. Die Entstehung einer Pollenwolke bestimmter Zusammensetzung kann man sich modellhaft so vorstellen, daß zunächst der unmittelbare Nachbar seinen Pollen auf den Samenerler überträgt und eine bestimmte Anzahl von Eizellen befruchtet²³. Danach kommt der nächste Nachbar zum Zuge und befruchtet einen Anteil der jetzt noch zur Verfügung stehenden Eizellen, usw. Stellt man den einer bestimmten Anzahl von Polleneltern zuzuordnenden Anteil an der Pollenwolke in Abhängigkeit von der Entfernung zum Samenerler dar, so erwartet man bei einer kumulativen Darstellung einen starken Anstieg der Kurve in unmittelbarer Nähe zum Samenerler und mit wachsender Entfernung einen zunehmend flacheren Kurvenverlauf. Bei einem relativen Wert von 1,0 ist die Pollenwolke nach dieser Vorstellung in einem bestimmten Abstand durch die Beiträge einer bestimmten Anzahl von Polleneltern vollständig erklärt.

Im Zuge der Berechnung solcher Pollenbeiträge muß die Frage beantwortet werden, wieviele Bäume mindestens herangezogen werden müssen, um die Zusammensetzung einer gegebenen Pollenwolke zu erklären, oder anders formuliert: Wie weit muß der Kreis um einen Baum x mit seiner gegebenen Pollenwolke ausgedehnt werden, damit die relativen Anteile ihrer Allele an allen untersuchten Genorten durch die Beiträge entsprechender Polleneltern erklärt werden können?

Die Berechnung des von zwei oder mehr Polleneltern gemeinsam maximal geleisteten Pollenbeitrags zu einer Pollenwolke erfolgt in Anlehnung an die „Pollenwolken-Methode“ durch eine Multilocus-Betrachtung, deren Prinzip anhand eines einfachen Beispiels in seinen Grundzügen erläutert werden soll. Ausgangspunkt in der folgenden Tabelle (1) ist der Samenerler x (SE x), in dessen effektiver Pollenwolke (PW) an den drei Genorten A, B und C die Allele 1, 2 und 3 in jeweils verschiedenen Häufigkeiten vertreten sind.

(1)	Spalte 1	Spalte 2	Spalte 3	Spalte 4	Spalte 5
Zeile 1	SE x	PW	A	B	C
Zeile 2	Allel	1		0,5	0,9
Zeile 3	Allel	2			
Zeile 4	Allel	3	1,0	0,5	0,1

²³ Der Samenerler als gleichzeitiger Pollenerler nimmt bei dieser Betrachtungsweise eine Sonderstellung insofern ein, als hier zusätzliche Mechanismen i.d.R. Selbstbefruchtung zwar zulassen, eine Fremdbefruchtung jedoch fördern.

In diesem Beispiel ist in der Pollenwolke des Samenelters x am Genort A (Spalte 3) ausschließlich Allel 3 vertreten (relative Häufigkeit 1,0), am Genort B (Spalte 4) sind es jeweils zur Hälfte die Allele 1 und 3 und am Genort C (Spalte 5) das Allel 1 mit 90 % sowie das Allel 2 mit 10 %. Zunächst wird der maximale Selbstbefruchtungsanteil bestimmt, also der Anteil der Pollenwolke berechnet, den der Samenelter x zu seiner Pollenwolke selbst beigetragen haben kann. Wie in Abschnitt 4.4.1.4 zum Verfahren der „Pollenwolken-Methode“ erläutert, wird dazu auf der Basis des jeweiligen Genotyps des Pollenelters, hier also des Samenelters selbst, der maximale Pollenbeitrag (PB) für jeden einzelnen Genort bestimmt. Für das Beispiel der in Tabelle (2) angegebenen Genotypen an den drei Genorten A, B und C ergeben sich folgende maximale Pollenbeiträge:

(2)	Spalte 1	Spalte 2	Spalte 3	Spalte 4	Spalte 5
	Zeile 1	SE x = PE x			
	Zeile 2	Genort	A	B	C
	Zeile 3	Genotyp	A₃A₃	B₁B₃	C₂C₂
	Zeile 4	max. PB	pro Genort	1,0	1,0
Zeile 5	max. PB	gesamt	0,2	0,2	0,2

Unter Berücksichtigung nur der Genorte A und B würde der maximale Pollenbeitrag bei 100 % liegen (Zeile 4, Spalten 3 und 4). Da am tatsächlichen Pollenbeitrag jedoch alle Genorte gleichermaßen beteiligt sind und somit auch der von jedem Genort geleistete Beitrag gleich hoch ist, kann im Beispiel von Tabelle (2) kein Wert höher liegen, als der niedrigste an einem Genort ermittelte Wert. In diesem Fall kann der maximale Pollenbeitrag aufgrund der Schätzung für Genort C den Wert von 0,2 (Zeile 4, Spalte 5) nicht übertreffen, und der maximale Pollenbeitrag an allen drei betrachteten Genorten wird somit auf den Wert von 0,2 begrenzt (Zeile 5). Als Teilergebnis läßt sich daher festhalten, daß ein maximaler Anteil von 20 % an der Pollenwolke vom SE x durch diesen selbst in seiner Funktion als Pollenelter erklärt werden kann. Die restlichen 80 % müssen von anderen Polleneltern stammen. Die Zusammensetzung dieses verbleibenden Anteils ergibt sich aus den relativen Allelhäufigkeiten der ursprünglichen Pollenwolke *abzüglich* des bereits dem Samenelter zugeordneten Anteils.

Um den verbleibenden Anteil (PW_{rest}) zu bestimmen, wird aus der ursprünglichen Pollenwolke (Tabelle 1) an jedem Genort der dem Pollenelter x zugeordnete Anteil entnommen (*subtrahiert*; s. Tabelle 3). Am Genort A wird dazu von dem ursprünglichen Anteil von 1,0 (Tabelle 1, Zeile 4, Spalte 3) für das Allel A₃ der Betrag von 0,2 (Tabelle 2, Zeile 5, Spalte 3) subtrahiert. Es bleibt ein Restanteil von 0,8 (Tabelle 3, Zeile 4, Spalte 3) für dieses Allel, das von anderen als den bisher betrachteten, Polleneltern zur Pollenwolke beigetragen worden sein muß. Am Genort B beträgt der Anteil entsprechend $0,5 - 0,1 = 0,4$ für die Allele B₁ und B₃ (Tabelle 3, Spalte 4, Zeile 2 und 4), sowie am Genort C $0,9 - 0,1 = 0,8$ für das Allel C₁ (Tabelle 3, Zeile 2, Spalte 5), während der gesamte Anteil des Allels C₂ bereits dem Samenelter zugeordnet werden kann ($0,1 - 0,1 = 0$; Zeile 3, Spalte 5).

(3)		Spalte 1	Spalte 2	Spalte 3	Spalte 4	Spalte 5
	Zeile 1	verbleibender Rest in PW von x (PW_{rest})		A	B	C
	Zeile 2	Allel	1		0,4	0,8
	Zeile 3	Allel	2			0,0
	Zeile 4	Allel	3	0,8	0,4	

Jetzt wird der nächste Nachbar (PE a) herangezogen, um den Anteil zu bestimmen, den dieser zum Rest der Pollenwolke beigetragen haben kann. Dazu muß zunächst sein maximaler Pollenbeitrag zur *ursprünglichen* Pollenwolke bestimmt werden, denn dieser Wert gibt grundsätzlich die obere Grenze des Anteils an, den dieser Pollenelter überhaupt zur Pollenwolke von x beigetragen haben kann (Tabelle 4). Der niedrigste geschätzte Wert und damit der maximale Pollenbeitrag von PE a zur Pollenwolke x wird im Beispiel durch den Genort B begrenzt und beträgt 50% (Zeile 4, Spalte 4).

(4)		Spalte 1	Spalte 2	Spalte 3	Spalte 4	Spalte 5
	Zeile 1	PE a (max. Beitrag zu PW x)				
	Zeile 2	Genort		A	B	C
	Zeile 3	Genotyp	von PE a	A_3A_3	B_3B_3	C_1C_1
	Zeile 4	max. PB	pro Genort	1,0	0,5	0,9
Zeile 5	max. PB	gesamt	0,5	0,5	0,5	

Der nächste Schritt besteht darin, den maximalen Anteil zu bestimmen, den PE a zum Pollenwolkenrest beigetragen haben kann. Dieser Wert kann nie über dem oben bestimmten Maximalwert von 0,5 liegen, wohl aber weniger betragen. Die Werte berechnen sich wie folgt: Am Genort A könnte PE a von dem verbliebenen Restanteil für A_3 von 0,8 (Tabelle 3, Zeile 4, Spalte 3) den Maximalwert von 0,5 erklären, da er aufgrund seines Genotyps A_3A_3 lediglich dieses Allel zur Pollenwolke beitragen kann; nach Subtraktion verbleibt ein Anteil (PW_{rest}) von 0,3 (Tabelle 5, Zeile 4, Spalte 3). Am Genort B kann PE a höchstens zur Verminderung des Anteils von B_3 beitragen, da er für dieses Allel homozygot ist (Tabelle 4, Zeile 3, Spalte 4). Da lediglich ein Restanteil von 0,4 vorhanden ist (Tabelle 3, Zeile 4, Spalte 4), kann der Anteil von B_3 höchstens auf Null reduziert werden (Tabelle 5, Zeile 4, Spalte 4), während der Anteil von 0,4 für das Allel B_1 unberührt bleibt (Tabelle 5, Zeile 2, Spalte 4). Am Genort C wird entsprechend der Anteil von C_1 um 0,5 auf einen Rest von 0,3 reduziert (Tabelle 5, Zeile 2, Spalte 5).

(5)	Spalte 1	Spalte 2	Spalte 3	Spalte 4	Spalte 5
Zeile 1	verbleibender Rest in PW von x (PW_{rest})		A	B	C
Zeile 2	Allel	1		0,4	0,3
Zeile 3	Allel	2			-
Zeile 4	Allel	3	0,3	0,0	

An den drei Genorten verbleibt in diesem Beispiel ein unterschiedlicher Restanteil in der Pollenwolke von x, der dadurch zustandekommt, daß der Anteil am Genort B nur um 0,4 und nicht um die theoretisch maximal möglichen 0,5 vermindert werden konnte. Da ein Pollenelter aber an jedem Genort den gleichen Beitrag leistet, ist in diesem Fall Genort B ausschlaggebend und **als Ergebnis läßt sich festhalten, daß die ersten beiden Polleneltern gemeinsam einen maximalen Beitrag von 0,6** (0,2 von PE x plus 0,4 von PE a) **zur Pollenwolke von x beigetragen haben können.** Obwohl an den Genorten A und C nur noch ein Pollenwolken-Rest von 0,3 (Tabelle 5, Spalte 3 und 5) den ersten beiden Polleneltern *nicht* zugeordnet werden kann, gibt bei der Multilocus-Betrachtung also der Genort mit dem „ungünstigsten Wert“ (Genort B mit einem nicht zugeordneten Anteil von 0,4; Tabelle 5, Spalte 4) den Ausschlag.

Alle weiteren Berechnungen erfolgen nach dem gleichen Prinzip: Der Baum mit dem nächst größeren Abstand wird hinzugenommen usw. Die Ergebnisse lassen sich als kumulative Kurven darstellen, in denen gezeigt wird, wie der Anteil des zugeordneten Teils einer Pollenwolke mit zunehmender Entfernung vom Samenelter ansteigt.

4.4.5.1.2 Ergebnisse

Am Beispiel von zehn Bäumen des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ sind Berechnungen zur Zusammensetzung der Pollenwolken in der Vegetationsperiode 1999 vorgenommen worden. Die graphische Darstellung des Zusammenhangs zwischen einer zunehmenden Anzahl von Polleneltern und den von ihnen gemeinsam maximal geleisteten Beiträgen zur Pollenwolke eines Samenelters in Abhängigkeit von der Entfernung führt zu verschiedenen Kurventypen.

Als Beispiel für Typ 1 dient Baum 16 in Abb. 4.25. Charakteristisch ist der steile Anstieg der Kurve in wenigen Metern Entfernung zum Samenelter und der anschließend deutlich flachere Verlauf. Einen ähnlichen Kurvenverlauf weisen die Bäume 1, 11, und 18 auf (Abb. 4.31 bis 4.33 in Teil II des Anhangs). Dieser Typ entspricht in etwa dem erwarteten Verlauf unter der Annahme, daß die Entfernung zwischen Samenelter und Pollenelter das entscheidende Kriterium für den Paarungserfolg ist.

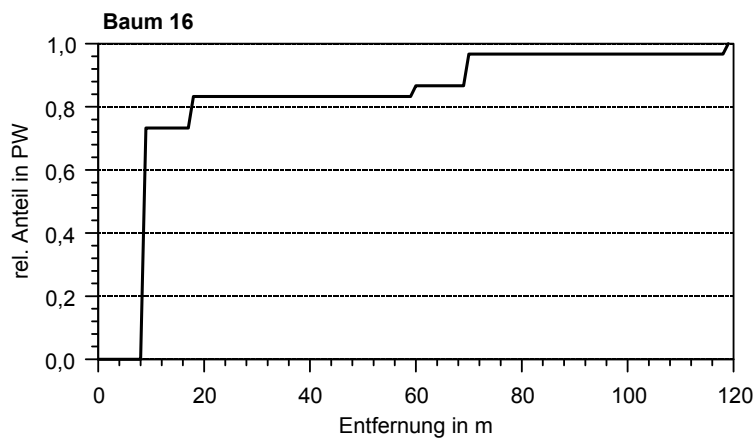


Abb. 4.25: Maximale Beiträge von Polleneltern zur Pollenwolke von Baum 16 in Abhängigkeit von der Entfernung zum Sameneltern. Angegeben ist jeweils der relative Anteil an der Pollenwolke von Baum 16, der in der entsprechenden Entfernung durch die bis dorthin vorkommenden potentiellen Polleneltern erklärt werden kann.

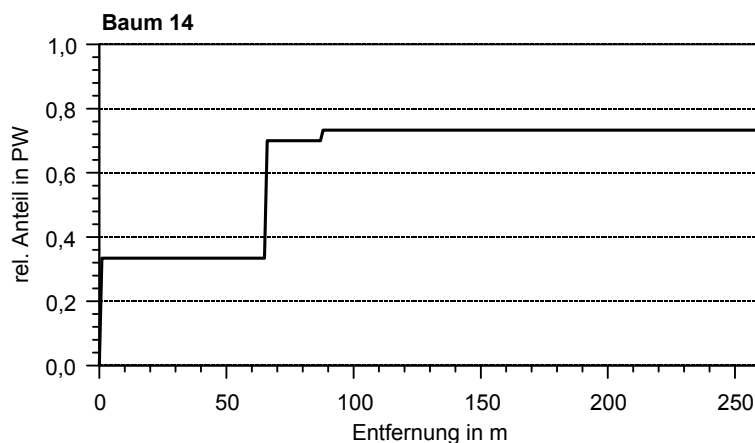


Abb. 4.26: Maximale Beiträge von Polleneltern zur Pollenwolke von Baum 14 in Abhängigkeit von der Entfernung zum Sameneltern. Angegeben ist jeweils der relative Anteil an der Pollenwolke von Baum 14, der in der entsprechenden Entfernung durch die bis dorthin vorkommenden potentiellen Polleneltern erklärt werden kann.

Demgegenüber zeichnet sich der zweite Kurventyp, hier repräsentiert durch Baum 14 in Abbildung 4.26, durch einen vergleichsweise geringen Anstieg in unmittelbarer Nähe des Samenelterns, und einen stärkeren Zuwachs in größerer Entfernung aus. Im Beispiel von Baum 14 weist der Sameneltern selbst wiederum keine Selbstbefruchtung auf. Der erste Anstieg der Kurve ist auf den Beitrag von Baum 15 zurückzuführen, der nur etwa einen Meter vom betrachteten Sameneltern entfernt ist. Der Anstieg auf den Wert von 0,7 wird in diesem Beispiel erst in 66 m Entfernung durch den potentiellen Polleneltern 26 verursacht, obwohl sich acht weitere Feldahorn-Bäume in geringerem Abstand von Baum 14 befinden. Auch die Bäume 3 und 9 entsprechen diesem Typ (Abb. 4.34 und 4.35 im Anhang). Ein solcher Kurvenverlauf widerspricht den Erwartungen eines streng nach dem Kriterium „Entfernung“ zustandekommenden Paarungsmusters und deutet auf den Einfluß weiterer Faktoren hin.

Als einer dieser Faktoren ist der individuelle Blühverlauf bereits identifiziert worden. Betrachtet man die Blühphasenüberlappung der beteiligten Bäume an den Punkten starken Anstiegs der Kurven vom Typ 2, so findet man tatsächlich eine i. d. R. hohe Anzahl von Tagen, an denen die jeweiligen Bäume Gelegenheit zur Pollenübertragung hatten. Demgegenüber steht ein hoher Pollenbeitrag bei Kurvenverläufen vom Typ 1 in erster Linie mit geringer Entfernung und nicht zwingend mit einer besonders ausgeprägten Blühphasenüberlappung im Zusammenhang, wie das Beispiel von Baum 1 zeigt. Baum 2 als sein unmittelbarer Nachbar stellt einen wahrscheinlich sehr hohen Anteil der Pollenbeiträge, obwohl nur an drei Tagen überhaupt eine Blühphasenüberlappung beobachtet wurde.

Während Baum 19 (Abb. 4.36 im Anhang) etwa eine Zwischenstellung zwischen Typ 1 und 2 einnimmt, lassen sich die Kurven der Bäume 4 (Abb. 4.27) und 2 (Abb. 4.37 im Anhang) vor allem

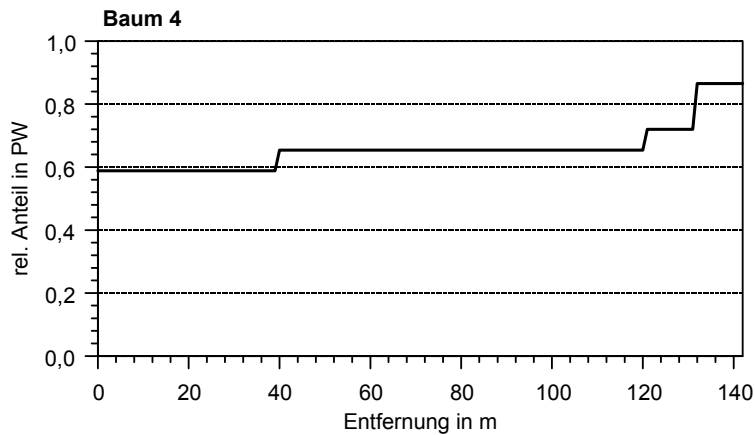


Abb. 4.27: Maximale Beiträge von Polleneltern zur Pollenwolke von Baum 4 in Abhängigkeit von der Entfernung zum Sameneltern. Angegeben ist jeweils der relative Anteil an der Pollenwolke von Baum 4, der in der entsprechenden Entfernung durch die bis dorthin vorkommenden potentiellen Polleneltern erklärt werden kann.

potentielle Paarungspartner abgesehen von dem unmittelbar benachbarten Baum 1 bereits 70 m entfernt ist. Der relativ späte Anstieg hat daher Gründe, die in der Verteilung der Bäume im Raum zu suchen sind. Bei Baum 4 dagegen ist keine räumliche Isolation gegeben; allein die Tatsache seiner späten weiblichen Blühphase könnte dazu führen, daß eine starke Abhängigkeit von den Blühzeitpunkten jetzt nur noch weniger anderer Bestandesmitglieder entsteht, also die effektive Populationsgröße so stark eingeschränkt ist, daß auch Bäume in weit größeren als den typischen Entfernungen für eine Befruchtung sorgen.

Von den hier analysierten zehn Bäumen konnte nur die Zusammensetzung der Pollenwolke von Baum 16 zu 100 % durch Polleneltern innerhalb des Bestandes erklärt werden. Am Beispiel von Baum 14 läßt sich nachweisen, daß Pollentransport von außerhalb des Bestandes dafür verantwortlich sein kann: Die Pollenwolke dieses Baumes kann nur zu maximal 73,3 % durch Polleneltern innerhalb des Bestandes erklärt werden, denn von diesen ist keiner Träger des Allels AP-A₅; dieses Allel ist jedoch mit einem Anteil von 26,7 % in der geschätzten Pollenwolke vertreten und muß daher von außen eingetragen worden sein. Die relativ isolierte Position von Baum 14 innerhalb des Bestandes (s. Abb. 2.2), sowie die Tatsache, daß das Allel A₅ im wesentlichen in den effektiven Pollenwolken der unmittelbar benachbarten Bäume 12, 13 und 15 auftritt, sprechen für einen Pollenspende in der näheren Umgebung dieser Baumgruppe, der in der Kartierung nicht erfaßt wurde²⁴.

²⁴ Von den 24 untersuchten Nachkommenschaften des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ weisen sechs das Allel AP-A₅ auf. Abgesehen von der Nachkommenschaft von Baum 14 ist A₅ mit einer Häufigkeit von jeweils 3,3 % in den Pollenwolken der Bäume 2 und 26 vertreten. Die unmittelbaren Nachbarn von Baum 14 weisen das Allel mit Häufigkeiten von 6,7 % (Baum 12, Baum 13) bzw. 10 % auf (Baum 15).

durch einen hohen maximalen Selbstbefruchtungsanteil und einen anschließend relativ flachen Kurvenverlauf charakterisieren, der darauf hindeutet, daß in nächster Nähe zum Sameneltern keine außergewöhnlich starken Polleneinträge zu verzeichnen sind (Typ 3). Mögliche Gründe für einen hohen Selbstbefruchtungsanteil dieser beiden Bäume sind in Abschnitt 4.4.1.4 bereits genannt worden; bei Baum 2 wirkt sich in der kumulativen Darstellung in Abhängigkeit von der Entfernung die Tatsache auf den Kurvenverlauf aus, daß der nächste

In weniger eindeutigen Fällen muß jedoch berücksichtigt werden, daß schon aufgrund von Stichprobeneffekten eine vollständige Zuordnung von Pollenwolken zu bestimmten Polleneltern verhindert werden kann.

4.4.5.2 Genpool-Abstand zwischen beobachteten und konstruierten effektiven Pollenwolkenstrukturen

Im vorangegangenen Abschnitt wurde der Einfluß des Faktors „Entfernung“ auf die Zusammensetzung individueller effektiver Pollenwolken dargestellt. Die Bedeutung weiterer Faktoren, insbesondere des individuellen Blühverhaltens, wurde dabei indirekt erkennbar. Im folgenden Abschnitt soll eine weitere Möglichkeit vorgestellt werden, die Zusammensetzung einer Pollenwolkenstruktur aus den Beiträgen möglicher Pollenspender zu erklären. Bei diesem Verfahren wird versucht, aus der Gesamtheit der Bäume eines Bestandes diejenigen zu ermitteln, die als Polleneltern eine beobachtete individuelle Pollenwolke am wahrscheinlichsten hervorgebracht haben könnten. Dazu werden nach bestimmten Kriterien zusammengestellte Pollenwolken konstruiert und ihre jeweiligen Unterschiede zur tatsächlich beobachteten Pollenwolkenstruktur bestimmt.

4.4.5.2.1 Methode

Als Maß für die Verschiedenheit einer hypothetischen von einer tatsächlich beobachteten effektiven Pollenwolkenstruktur eignet sich der genetische Abstand d_0 , der den Anteil der Varianten angibt, die man austauschen müßte, um aus der einen Pollenwolke die Struktur der anderen entstehen zu lassen. Die Berechnung einer hypothetischen Pollenwolkenstruktur erfolgt auf der Basis der Multilocus-Genotypen der jeweiligen Bäume, die als Pollenspender dienen sollen. Die Beiträge eines jeden Baumes wurden dabei gleich gewichtet.

Im Ergebnisteil wird das Verfahren zunächst am Beispiel von sieben Bäumen des Bestandes „Gartetal“ demonstriert. Anschließend wird die Zusammensetzung der Pollenwolken von zwei Bäumen aus dem Bestand „Forstbotanischer Garten“ unter verschiedenen Aspekten betrachtet. Die Kriterien für die Zusammenstellung der Gruppe der Bäume, die die jeweiligen hypothetischen Pollenwolkenstrukturen hervorgebracht haben sollen, sind ihr Abstand zum Sameneltern sowie die Blühphasenüberlappung zwischen diesem und den jeweiligen potentiellen Polleneltern.

4.4.5.2.2 Ergebnisse

Das oben erläuterte Verfahren wird zunächst am Beispiel der beobachteten effektiven Pollenwolke von Baum 1 des Bestandes „Gartetal“ und verschiedenen hypothetischen Pollenwolkenstrukturen (PW_h) unter Einbeziehung der Bäume 2 bis 7 dargestellt. Da in diesem Bestand keine Blühbeobachtungen durchgeführt wurden, sind die PW_h allein auf der Basis verschieden großer Nachbarschaften zusammengestellt worden. Dabei wurden von Baum 1 ausgehend für jede neue PW_h sukzessive jeweils ein weiterer potentieller Pollenelter in die Berechnung einbezogen.

In Abbildung 4.28 ist der genetische Abstand von sieben verschiedenen hypothetischen Pollenwolken zur effektiven Pollenwolke von Baum 1 dargestellt, wobei davon ausgegangen wird, daß Baum 1

Genetischer Abstand zwischen der effektiven PW von Baum 1 („Gartetal“) und verschiedenen PW_h

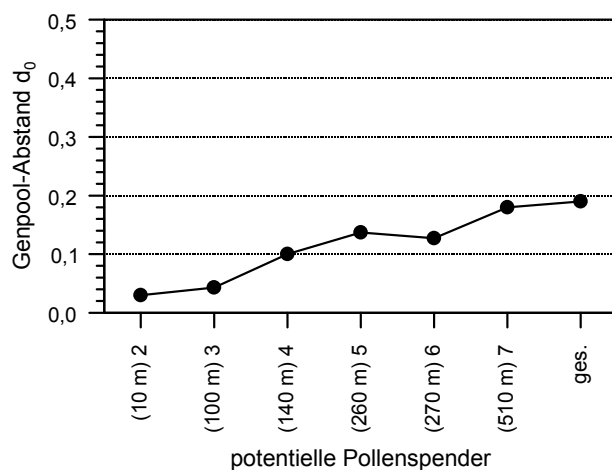


Abb. 4.28: Genetischer Abstand d_0 zwischen der effektiven Pollenwolke von Baum 1 im Bestand „Gartetal“ und verschiedenen hypothetischen Pollenwolken PW_h . Die Baumnummern auf der x-Achse kennzeichnen jeweils den Baum mit dem größten Abstand zu Baum 1, der in die Konstruktion von PW_h einbezogen wurde; die Entfernungsangaben beziehen sich jeweils auf den Abstand zu Baum 1; ges. = Gesamtheit aller Bäume des Bestandes.

mit $d_0 = 0,19$ diejenige PW_h , die aus der Gesamtheit aller 87 Bäume des Bestandes „Gartetal“ konstruiert wurde. Die Tatsache, daß die allein aus dem Beitrag von Baum 2 konstruierte Pollenwolke am besten mit der beobachteten übereinstimmt, deutet darauf hin, daß Baum 1 fast ausschließlich von Baum 2 befruchtet wurde. Da beide Bäume auch räumlich von den nächsten Nachbarn relativ isoliert sind, entspricht dieses Ergebnis bei Annahme geringer Pollentransportweiten den Erwartungen und stimmt mit den Ergebnissen der Analyse der Verbreitung von Markerallelen überein (Abschnitt 4.3.1.3). Aufgrund der besonderen Gegebenheiten in der Reihenpflanzung kann das hier angeführte Beispiel als ein Modellfall betrachtet werden.

selbst keinen Beitrag zu seiner eigenen Pollenwolke geleistet hat (der Anteil von Selbstbefruchtung wird also als vernachlässigbar gering betrachtet). Die Baumnummern auf der x-Achse bezeichnen jeweils den Baum in der größten Entfernung zu Baum 1, der in die Berechnung der hypothetischen Pollenwolke einbezogen wurde. So wurde z.B. für die PW_h an der Position von Baum 2 nur dieser herangezogen, während die PW_h an der Position von Baum 5 die Bäume 2, 3, 4 und 5 mit gleicher Gewichtung berücksichtigt.

Mit einem Wert von $d_0 = 0,03$ wird der geringste Abstand zur beobachteten Pollenwolke durch die hypothetische, nur durch Baum 2 erzeugte Pollenwolkenstruktur erzielt. Mit zunehmender Größe der einbezogenen Nachbarschaft wird der Abstand immer größer.

Den Maximalwert erreicht in diesem Beispiel

Die folgenden Berechnungen wurden für die Bäume 4 und 9 des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ auf der Basis der Datenerhebung aus dem Jahr 1999 vorgenommen. Da für beide Bäume relativ hohe maximale Selbstbefruchtungsraten geschätzt wurden (s_{\max} Baum 4 = 58,8 %, s_{\max} Baum 9 = 20 %²⁵), wurde der jeweils betrachtete Baum bei der Zusammenstellung verschiedener hypothetischer Pollenwolken mit einbezogen (Selbstbefruchtung zugelassen).

Baum 4

Genetischer Abstand zwischen der effektiven PW von Baum 4 („Forstbotanischer Garten“) und verschiedenen hypothetischen Pollenwolken

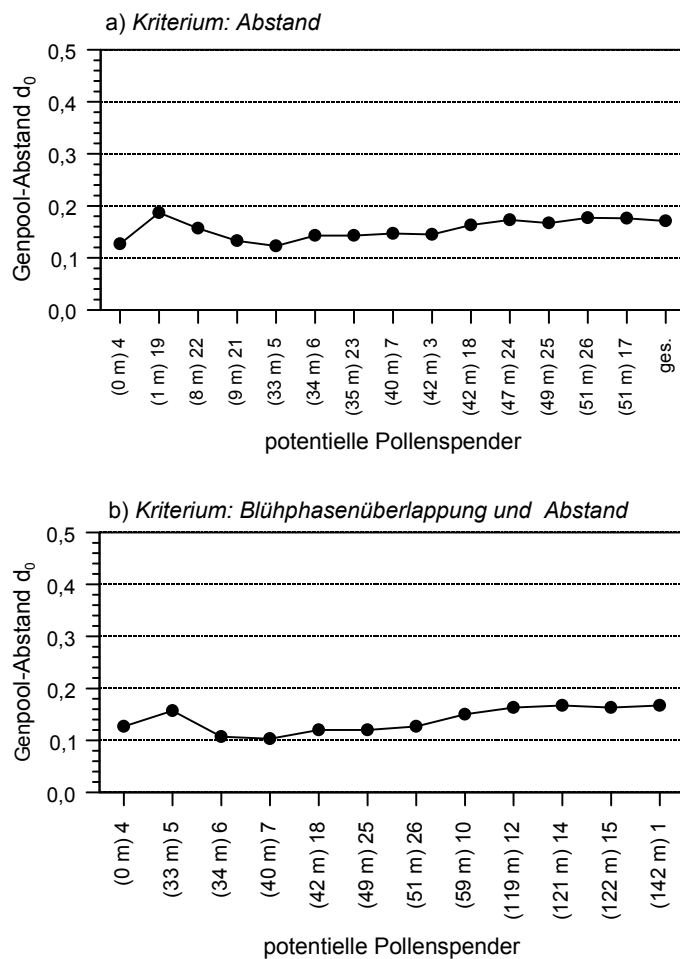


Abb. 4.29: Genetischer Abstand d_0 zwischen der effektiven Pollenwolke von Baum 4 im Bestand „Forstbotanischer Garten“ und verschiedenen hypothetischen Pollenwolken PW_h . (a) Zusammenstellung der PW_h nach dem Kriterium „Abstand“; (b) nach den Kriterien „Blühphasenüberlappung“ sowie „Abstand“. Die Baumnummern auf der x-Achse kennzeichnen jeweils den Baum mit dem größten Abstand zu Baum 4, der in die Konstruktion von PW_h einbezogen wurde; die Entfernungsangaben beziehen sich jeweils auf den Abstand zu Baum 4; ges. = Gesamtheit aller Bäume des Bestandes.

In Abbildung 4.29 a wurden die verschiedenen PW_h nach dem einzigen Kriterium „Abstand“ zum betrachteten Samenelter (Baum 4) zusammengestellt, wobei die Baumnummern auf der x-Achse wie im Beispiel zuvor jeweils den Baum mit der größten Entfernung kennzeichnen, der in die Berechnung der hypothetischen Pollenwolke einbezogen wurde. Die Berechnungen wurden mit potentiellen Pollenspendern in einem Umkreis bis zu 51 m von Baum 4 durchgeführt. Im unteren Teil der Abbildung (4.29 b) wurde die Zahl möglicher Pollenspender zunächst nach

dem Kriterium „Blühphasenüberlappung“ eingegrenzt und die PW_h anschließend nach dem zweiten Kriterium „Abstand“ zusammengestellt.

Der vergleichsweise geringe Abstand zwischen der tatsächlich beobachteten und der hypothetischen, ausschließlich von Baum 4 selbst erzeugten Pollenwolke entspricht der Erwartung für einen Baum mit hohem maximalen Selbstbefruchtungsanteil. Der sehr hohe Abstand von $d_0 = 0,187$ einer aus den Bäumen 4 und 19 konstruierten PW_h in Abbildung 4.29 a ist darauf zurückzuführen, daß Baum 19 mit

²⁵ Berechnung auf der Basis der Kombination von Multilocus-Ausschlußverfahren und Pollenwolken-Methode (Abschnitt 4.4.1).

Baum 4 keine Blühphasenüberlappung aufweist und dementsprechend zu dessen Pollenwolke nicht beigetragen hat (s. Abb. 4.4 in Abschnitt 4.1.2). Trägt der potentielle Pollenspender in einem solchen Fall Allelkombinationen, die den tatsächlich beobachteten Strukturen in der Pollenwolke des Samenelterns nicht entsprechen, weicht die hypothetische von der beobachteten Pollenwolkenstruktur entsprechend stark ab.

Berücksichtigt man ausschließlich diejenigen Bäume, die als Pollenspender zum entsprechenden Zeitpunkt tatsächlich zur Verfügung standen (Abb. 4.29 b), so wird der niedrigste Wert mit $d_0 = 0,103$ für einen Abstand zwischen beobachteter und hypothetischer Pollenwolke unter Einbeziehung der Bäume bis in etwa 40 m erreicht (Bäume 4, 5, 6 und 7). Damit wird eine bessere Anpassung erzeugt als bei Einbeziehung *aller* Bäume (Abb. 4.29 a), wo der Minimalwert mit $d_0 = 0,123$ in einer Entfernung von 33 m liegt. Große genetische Abstände zwischen den tatsächlichen und hypothetischen Pollenwolken in der näheren Umgebung des Samenelterns verdeutlichen hier den Einfluß der Blühphänologie. Mit wachsender Entfernung und unter Einbeziehung weiterer potentieller Pollenspender steigen die Werte wieder an.

Baum 9

Genetischer Abstand zwischen der effektiven PW von Baum 9 ("Forstbotanischer Garten") und verschiedenen hypothetischen Pollenwolken

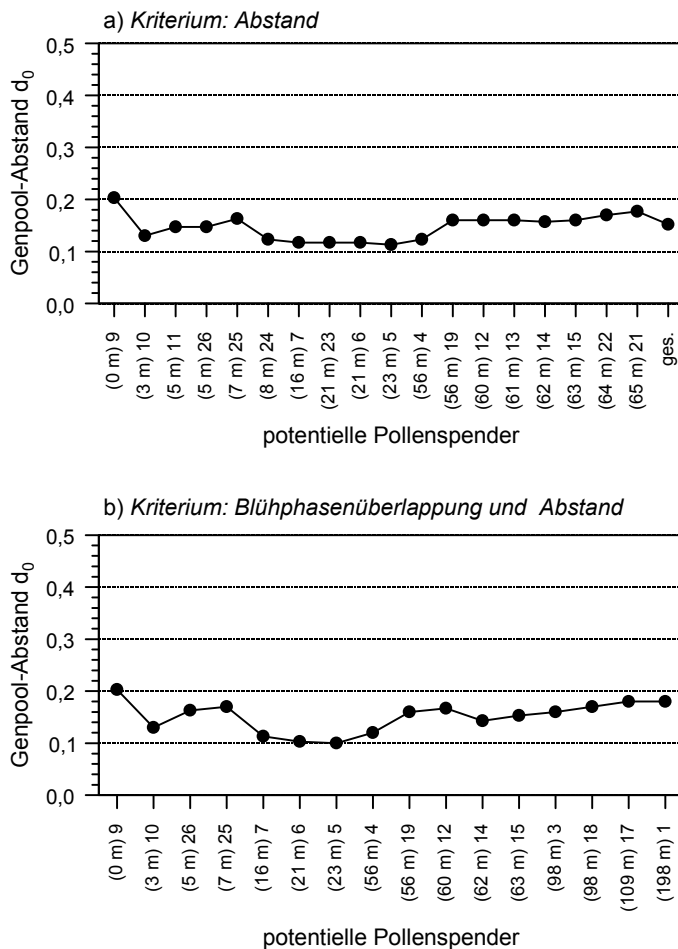


Abb. 4.30: Genetischer Abstand d_0 zwischen der effektiven Pollenwolke von Baum 9 im Bestand „Forstbotanischer Garten“ und verschiedenen hypothetischen Pollenwolken PW_h . (a) Zusammenstellung der PW_h nach dem Kriterium „Abstand“; (b) nach den Kriterien „Blühphasenüberlappung“ sowie „Abstand“. Die Baumnummern auf der x-Achse kennzeichnen jeweils den Baum mit dem größten Abstand zu Baum 9, der in die Konstruktion von PW_h einbezogen wurde; die Entfernungsangaben beziehen sich jeweils auf den Abstand zu Baum 9; ges. = Gesamtheit aller Bäume des Bestandes.

Der relativ große Abstand von $d_0 = 0,203$ zwischen der beobachteten effektiven Pollenwolke von Baum 9 und der hypothetischen, nur durch ihn selbst erzeugten, Pollenwolke deutet darauf hin, daß Selbstbefruchtung in einem geringeren Ausmaß als bei Baum 4 stattfand (Abb. 4.30). Auch in diesem Beispiel lassen sich etwas niedrigere Werte für d_0 erzeugen, wenn die Zahl der potentiellen Pollenspender auf diejenigen beschränkt wird, die tatsächlich eine Blühphasenüberlappung mit dem betrachteten Baum aufweisen: Der Minimalwert für d_0 beträgt für diesen

Fall 0,1 (Abb. 4.30 b) während er unter Berücksichtigung *aller* Bäume bei 0,113 liegt (Abb. 4.30 a). In beiden Fällen wird die beste Anpassung unter Einbeziehung der Bäume bis einschließlich Baum 5 in einer Entfernung von 23 m von Baum 9 erreicht; dies könnte mit der starken männlichen Blühphase von Baum 5 zur Zeit der weiblichen Blüte des betrachteten Samenelters zusammenhängen (vgl. Abb. 4.4 in Abschnitt 4.1.2).

In den Beispielen der Bäume 4 und 9 sind klare Tendenzen zu erkennen, die jedoch in beiden Fällen relativ schwach ausgeprägt erscheinen. Dies ist ein deutlicher Hinweis auf die Komplexität der Umstände, die zur Erzeugung einer individuellen effektiven Pollenwolke führen. Um eine noch bessere Anpassung der PW_h an die tatsächlichen Verhältnisse zu erreichen, wäre vor allem zu berücksichtigen, daß die Beiträge einzelner Pollenspender zu einer individuellen effektiven Pollenwolke nicht gleich sind. Hier ist ein deutlicher Einfluß von der Entfernung zum Samenelter zu erwarten. Außerdem dürften die Länge der Blühphasenüberlappung, die Intensität der Blüte sowie weitere Faktoren (Konkurrenz, Standortfaktoren, Bestäuberverhalten) eine Rolle spielen. Das Beispiel von Baum 1 aus dem Bestand „Gartetal“ zeigt jedoch, daß die Zusammensetzung individueller effektiver Pollenwolken bei einer übersichtlichen Bestandesstruktur und bei Beteiligung von insgesamt nur wenigen Paarungspartnern mit diesem Verfahren gut erklärbar ist.

4.4.6 Zusammenfassung

- Verschiedene Methoden zur Schätzung individueller Selbst- und Fremdbefruchtungsraten führen in vielen Fällen zu unterschiedlichen Ergebnissen.
- Das Verfahren nach RITLAND und JAIN (1981) ist zur Schätzung von Selbstbefruchtungsraten beim Feldahorn nicht geeignet.
- Berechnungen auf der Basis einmaliger oder seltener Allele können naturgemäß nur für ausgewählte Individuen durchgeführt werden.
- Das Multilocus-Ausschlußverfahren und die Pollenwolken-Methode liefern maximale individuelle Selbstbefruchtungsraten; eine Kombination dieser beiden Verfahren, bei der jeweils der niedrigere der beiden Werte als obere Grenze möglicher Selbstbefruchtung angenommen wird, wird als ein geeignetes Verfahren vorgeschlagen.
- Neben der Schätzung individueller Selbstbefruchtungsraten ermöglicht die Pollenwolken-Methode die Schätzung maximaler Pollenbeiträge beliebiger potentieller Polleneltern; Berechnungen im Bestand „Forstbotanischer Garten“ (1999) zeigen eine deutliche Abhängigkeit der Pollenbeiträge von der Entfernung zum Samenelter; Beispiele unmittelbar benachbarter Bäume ohne Paarungskontakt verdeutlichen jedoch, daß weitere Faktoren beim Zustandekommen von Paarungen des Feldahorns entscheidend mitwirken.
- Ein Zusammenhang zwischen individuellen Selbstbefruchtungsraten und Hohlkornanteilen ist nicht erkennbar.
- Das Paarungssystem des Feldahorns weicht stark vom System der Zufallspaarung ab; dies wird durch die heterogenen Strukturen individueller effektiver Pollenwolken belegt.

- Die Pollenwolken-Methode bietet die Möglichkeit, die Sexualfunktion von Individuen bezogen auf einzelne Paarungspartner sowie die Gesamtheit der Mitglieder eines Bestandes zu analysieren. So wurde festgestellt, daß es zwischen Paarungspartnern zu einer gegenseitigen starken Befruchtung kommen kann (beide Individuen üben gegenüber dem anderen sowohl männliche als auch weibliche Funktion aus), während bei anderen nur ein Baum die Rolle des Pollenspenders übernimmt. Auf Bestandesebene fallen einige Bäume als starke Pollenspender auf, während andere diesbezüglich kaum oder gar nicht in Erscheinung treten.
- Genetische Strukturen in Nachkommenschaften und Pollenwolken lassen sich aus dem Zusammenwirken von Blühphasenüberlappung und Entfernung zwischen Sameneltern und Polleneltern i.d.R. sehr gut erklären.
- Die Beispiele potentieller Polleneltern, die trotz scheinbar optimalen Voraussetzungen wie geringem Abstand und starker Blühphasenüberlappung keinen wesentlichen Beitrag zur Pollenwolke eines Samenelters leisten, verdeutlichen die Komplexität der Umstände, die darüber entscheiden, ob und in welchem Ausmaß zwei Bäume paaren.
- Die Analyse der Zusammensetzung einer Pollenwolke durch die maximalen Pollenbeiträge eines schrittweise zu erweiternden Kreises potentieller Polleneltern verdeutlicht, daß „Entfernung“ ein wichtiger, nicht aber der einzige Faktor ist, der über das Ausmaß individueller Pollenbeiträge zu einer Pollenwolke entscheidet.
- Der Vergleich beobachteter effektiver Pollenwolkenstrukturen mit solchen, die nach verschiedenen Kriterien aus unterschiedlichen Anzahlen potentieller Pollenspender zusammengestellt werden, dient dazu, diejenigen Bäume zu identifizieren, welche die beobachtete Pollenwolke am wahrscheinlichsten hervorgebracht haben. In den angeführten Beispielen ließen sich die geringsten Abstände zwischen beobachteter und konstruierter Pollenwolke dann erzeugen, wenn die Menge potentieller Pollenspender auf diejenigen mit einer entsprechenden Blühphasenüberlappung reduziert wurde.

4.4.7 Diskussion

Schätzung individueller Selbstbefruchtungsraten

Unter den Samenpflanzen sind vielfältige Mechanismen verwirklicht, die für eine effektive Bestäubung und Befruchtung der Samenanlagen durch Pollen sorgen. Morphologische, anatomische und physiologische Blütenmerkmale entscheiden darüber, ob männliche Gameten auch die weiblichen Keimzellen ein und derselben Pflanze bestäuben und gegebenenfalls eine Selbstbefruchtung herbeiführen können. Während manche Arten auf eine Bestäubung durch andere Individuen der gleichen Art sogar vollkommen verzichten und obligat selbstbefruchtet sind, zeichnen sich viele Arten durch ein Paarungssystem aus, das sich mit der Fähigkeit zur Produktion von Samen sowohl aus Selbst- als auch aus Fremdbefruchtung beschreiben läßt. Sie besitzen ein sogenanntes „gemischtes Paarungssystem“ („mixed mating system“). Fremdbefruchtung kann durch Inkompatibilitätsmechanismen, morphologische Anpassungen der Blüten oder zeitliche Trennung der Reife

männlicher und weiblicher Gameten gefördert oder sogar erzwungen werden. Bei diözischen Arten wird die Produktion der männlichen und weiblichen Gameten von verschiedenen Individuen übernommen und dadurch die Möglichkeit einer Selbstbefruchtung vollständig ausgeschlossen.

Methoden zur Schätzung von Selbst- und Fremdbefruchtungsraten

A. campestre ist sowohl zur Selbst- als auch zur Fremdbefruchtung befähigt und besitzt daher ein gemischtes Paarungssystem. In den vorangegangenen Kapiteln wurde bereits erläutert, wie Fremdbefruchtung durch eine zeitliche und räumliche Trennung der Produktion männlicher und weiblicher Gameten gegenüber einer Selbstbefruchtung gefördert wird. In dem hier besprochenen Kapitel interessiert als ein wichtiges Merkmal des Paarungssystems das Ausmaß, in dem Selbstbefruchtung bei verschiedenen Individuen stattfindet. Entsprechende Schätzungen wurden nach vier verschiedenen Methoden vorgenommen („Ausschlußverfahren“, „maximum-likelihood Verfahren“ nach RITLAND und JAIN 1981, „seltene Allele“, „Pollenwolken-Methode) und führten zu unterschiedlichen Ergebnissen. Die Vor- und Nachteile der einzelnen Verfahren wurden in den entsprechenden Kapiteln im wesentlichen bereits erläutert; für alle gilt die Abhängigkeit der Güte der Schätzung von der Stichprobengröße, von der Zahl der untersuchten polymorphen Genorte sowie von der Anzahl und Häufigkeit der Allele.

Die Beobachtung der Verbreitung **seltener Allele** in einem Kollektiv vermittelt ein Bild von der Pollenverbreitung um einen Markerbaum und erlaubt nicht nur die Schätzung der Häufigkeiten von Paarungen mit anderen Individuen, sondern auch der Häufigkeit der Paarung eines Baumes mit sich selbst (MÜLLER [-STARCK] 1976; 1977 b). Das Vorhandensein seltener Allele ist aber nicht nur Voraussetzung für die Anwendung dieses Verfahrens, sondern ist auch für die Erhöhung der Ausschlußkraft der übrigen Verfahren von Vorteil. Dabei ist zu bedenken, daß sich die Wahrscheinlichkeit für die Identifizierung von Fremddallelen bei einer unregelmäßigen Verteilung seltener Allele in dem untersuchten Kollektiv unter Umständen bei verschiedenen Individuen von vornherein erheblich unterscheiden und so zu einer Verzerrung der Ergebnisse führen kann. Wird beispielsweise ein Samenelter zu einem großen Anteil von einem Pollenelter bestäubt, der Träger eines seltenen Allels ist, so ist die Wahrscheinlichkeit, beim Ausschlußverfahren fremdbefruchtete Samen oder bei der PW-Methode Fremddallele in der Pollenwolke als solche zu erkennen, entsprechend höher als für Bäume, in deren effektiver Pollenwolke vorzugsweise solche Allele enthalten sind, die auch der Samenelter selbst trägt.

Während das **Ausschlußverfahren** in der Berechnung und den zugrundeliegenden Annahmen unkompliziert, aber statistisch nicht so sicher wie andere Verfahren ist (ADAMS and BIRKES 1991), besteht bei **maximum-likelihood Verfahren**, die auf den Annahmen des Modells des gemischten Paarungssystems beruhen, grundsätzlich das Problem, daß die dem Modell zugrundeliegenden und im folgenden beschriebenen Annahmen keine generelle Gültigkeit besitzen:

(a) *Alle Paarungsereignisse kommen durch zufällige Fremdbefruchtung oder Selbstbefruchtung zustande.* Die Möglichkeit assortativer Paarung oder der Paarung nahe verwandter Individuen wird nicht zugelassen (HAMRICK and SCHNABEL 1984).

(b) *Die Allelhäufigkeiten in den bestäubenden Pollenwolken sind für alle Samenertern gleich.* Bei einer nichtzufälligen Verteilung von Genotypen innerhalb der Population und einer bevorzugten Paarung zwischen benachbarten Individuen wird diese Annahme verletzt (HAMRICK and SCHNABEL 1984).

(c) *Die Fremdbefruchtungsrate ist vom Genotyp des Samenertern unabhängig.* Es könnte jedoch zutreffen, daß unterschiedliche Selbstbefruchtungsraten vom Genotyp abhängen (HAMRICK and SCHNABEL 1984).

(d) *Eine die Markerloci betreffende Selektion zwischen dem Zeitpunkt der Paarung und der Bestimmung der Genotypen der Nachkommen findet nicht statt.* Auch diese Annahme kann unzutreffend sein, wenn Embryos aus Selbstung oder einer anderen Form der Inzucht eine geringere Überlebensrate haben als solche, die durch Fremdbefruchtung entstanden sind (HAMRICK and SCHNABEL 1984).

Es muß davon ausgegangen werden, daß diese Annahmen in natürlichen Pflanzenpopulationen i.d.R. nicht oder nur eingeschränkt zutreffen und die Anwendung von Verfahren auf der Grundlage dieses Modells zu ungenauen Schätzungen von Fremdbefruchtungsanteilen führen kann (HAMRICK and SCHNABEL 1984). Beim Feldhorn liegen viele Hinweise auf ein stark von zufallsmäßiger Befruchtung abweichendes Paarungssystem und eine ungleichmäßige Verteilung von Genotypen innerhalb (auch der angepflanzten) Bestände vor, so daß das Verfahren von RITLAND und JAIN (1981) für diese Art zu vermutlich wenig zuverlässigen Schätzungen führt.

Schwierigkeiten bei der Interpretation der Werte individueller Selbst- und Fremdbefruchtungsraten bereiten nicht nur die je nach angewendetem Verfahren unterschiedlichen Resultate, sondern auch eine mögliche Verzerrung der Ergebnisse durch die Methoden selbst. In einer Untersuchung von IVEY und WYATT (1999) wurden ein auf dem gemischten Paarungssystem beruhendes maximum-likelihood Verfahren nach RITLAND und JAIN (1981), ein "multilocus method-of-moments"-Verfahren nach CRUZAN et al. (1994), sowie ein Ausschlußverfahren miteinander verglichen. Die Schätzungen auf der Basis dieser Methoden ergaben in drei Populationen von *Asclepias incarnata* große Unterschiede individueller Fremdbefruchtungsraten. Nach der Durchführung von Monte Carlo-Simulationen anhand desselben Datenmaterials kommen die Autoren zu dem Ergebnis, daß die mit den statistischen Verfahren selbst assoziierte Variation groß genug sein kann, um die gesamte Variation individueller Fremdbefruchtungsraten zu erklären; dementsprechend sind Fehlinterpretationen möglich, wenn die Variation individueller Fremdbefruchtungsraten mit der Variation ökologischer Parameter erklärt werden soll (IVEY and WYATT 1999). Als Ursachen für die statistische Variation halten die Autoren den Stichprobenumfang für weniger entscheidend als eine mögliche Verletzung von Modellannahmen.

Bei der **Pollenwolken-Methode** (PW-Methode) nimmt der Betrachter die Position eines Samenertern ein und stellt sich die Frage, welcher Baum (einschließlich des betrachteten Baums selbst) in welcher Höhe einen Beitrag zu der beobachteten Pollenwolke geleistet haben könnte. Es können also nicht nur Selbst- und Fremdbefruchtungsraten, sondern auch maximale Pollenbeiträge eines jeden

beliebigen Pollenelters zu der Pollenwolke eines gegebenen Individuums geschätzt werden. Das Verfahren kann für jeden Baum mit bekannter Pollenwolkenstruktur angewendet werden. In der vorliegenden Arbeit wurden Ausschlußverfahren und Pollenwolken-Methode für die Berechnung individueller Selbst- und Fremdbefruchtungsraten beim Feldahorn herangezogen. Da beide Verfahren zu Schätzung *maximaler* Selbstbefruchtungsraten (s_{\max}) führen, wurde der jeweils niedrigere Wert als obere Grenze für s_{\max} verwendet.

Ergebnisse der Schätzungen von Selbst- und Fremdbefruchtungsraten

Die Angaben von Selbst- und Fremdbefruchtungsraten bei Samenpflanzen in der Literatur beschränken sich vielfach auf Werte für die gesamte Population (GEHLE 1999; MÜLLER-STARCK, R. 1996; FINKELDEY et al. 1999; MURAWSKI and HAMRICK 1991). Die Schätzungen für verschiedene Baumarten bewegen sich dabei innerhalb einer relativ großen Bandbreite. So fanden MURAWSKI und HAMRICK (1991) unter Verwendung des "multilocus maximum-likelihood-Verfahrens" nach RITLAND und JAIN (1981) für neun tropische Baumarten Fremdbefruchtungsraten zwischen $t = 0,35$ und $t = 1,08$. In einer Studie über *Ceiba pentandra*, einer *Bombacaceae*, ermittelten die Autoren nach der gleichen Methode einen Fremdbefruchtungsanteil von $t = 0,689$ für die Population (MURAWSKI and HAMRICK 1992). Die Schätzungen für die Individuen lagen bei dieser Art zwischen vollständig selbstbestäubt und komplett fremdbefruchtet. Hinweise auf eine erhebliche Heterogenität individueller Selbstbefruchtungsraten stellten auch FINKELDEY (im Druck) für Teak, *Tectona grandis*, und EL-KASSABY et al. (1993) für eine Konifere, *Pinus monticola*, fest. Als mögliche Ursachen der großen Bandbreite der Werte für t werden asynchrone Blühzeiten, nicht zufällsmäßige Paarung, nicht zufälliges Nahrungssuchverhalten der Bestäuber, Pollenkonkurrenz und der Grad der Selbststerilität genannt (z.B. ADAMS and BIRKES 1991; MURAWSKI and HAMRICK 1992). Zur Erklärung der Variation von Fremdbefruchtungsraten gleicher Individuen in verschiedenen Jahren werden u.a. Witterungsbedingungen und Einflüsse der Bestandesstruktur wie z.B. eine Abhängigkeit von der Dichte blühender Individuen als denkbare Einflußfaktoren diskutiert (MURAWSKI and HAMRICK 1991; EL-KASSABY et al. 1993).

Auch für *A. campestre* wurden teilweise erhebliche Unterschiede maximaler individueller Selbstbefruchtungsraten sowohl zwischen Individuen innerhalb eines Bestandes (t_{\min} zwischen 0,21 und 1,0) als auch bei denselben Individuen in verschiedenen Jahren geschätzt (maximaler Unterschied bei Baum 9 im Bestand „Forstbotanischer Garten“ mit Werten für t_{\min} von 0,21 im Jahr 1998 und 0,80 im Jahr 1999). Ein Zusammenhang mit der Variation der oben genannten ökologischen Faktoren ist auch für den Feldahorn zu vermuten. Die Ergebnisse müssen jedoch aufgrund der Problematik des Nachweises von Fremddallelen sowie der Effekte zufälliger statistischer Variation, welche die Resultate überlagern können, mit Bedacht interpretiert werden (s. IVEY and WYATT 1999).

Selbstbefruchtungsraten und Hohlkornanteil

Bei Samenpflanzen mit einem gemischten Paarungssystem besteht die Möglichkeit, daß Nachkommen aus Selbstbefruchtung eine geringere Viabilität aufweisen als solche, die aus Fremdbefruchtung stammen. Das vermehrte Absterben von Embryonen aus Selbstbefruchtung bis zum Zeitpunkt der Samenreife führt dann zur Produktion einer entsprechenden Anzahl leerer Samen, sogenannter Hohlkörner. Für Bäume mit einem hohen Selbstbefruchtungsanteil ergibt sich daraus die Erwartung eines dementsprechend großen Hohlkornanteils.

Bislang konnte ein solcher Zusammenhang in Untersuchungen bei verschiedenen Arten nicht belegt werden. In einer Arbeit über die Rotbuche, *Fagus sylvatica*, wurde zwar zunächst eine solche Beziehung vermutet (FREYTAG 1998), konnte jedoch in einer Untersuchung von WANG (2001) nur für Bäume mit hohem Selbstbefruchtungsanteil bestätigt werden. Auch bei der Winterlinde, *Tilia cordata*, konnte keine Verbindung zwischen geschätzter Selbstbefruchtungsrate und Hohlkornanteil festgestellt werden (FROMM, pers. Mitt.). Bei der tropischen Konifere *Pinus merkusii* wurde von SIREGAR (2000) sogar eine negative Korrelation beobachtet. YAZDANI und LINDGREN (1991), die den Hohlkornanteil in Bestäubungsexperimenten mit *Pinus sylvestris* relativ zum Anteil von Eigenpollen im jeweils verwendeten Pollengemisch untersuchten, fanden einen steigenden Hohlkornanteil erst bei einem Anteil von mehr als 50 % Eigenpollen am Gemisch.

Beim Feldahorn konnte weder eine positive noch eine negative Korrelation zwischen der Höhe der Selbstbefruchtungsrate und der Anzahl Hohlkörner beobachtet werden. Bei einer solchen Analyse muß allerdings bedacht werden, daß der Nachweis eines Zusammenhangs generell nur schwer zu führen ist und durch die Wirkung vieler Faktoren überdeckt werden kann. Zum einen besteht das methodische Problem der Durchführung genauer Schätzungen von Selbstbefruchtungsraten, und auch hier greift das Argument von IVEY und WYATT (1999), daß die Zusammenhänge durch zufällige statistische Variation verschleiert werden können.

Ein weiteres Problem besteht darin, daß die Selbstbefruchtungsraten auf der Basis der genotypischen Strukturen nur der viablen, also überlebenden Samen, geschätzt werden. Liegt bei der untersuchten Art tatsächlich eine eingeschränkte Selbstfertilität vor, dann wären die vollen Samen eines Baums zum größten Teil diejenigen, die einer Fremdbefruchtung entstammen. Bei einem in hohem Maße selbstbefruchteten Baum hätte demnach das nahezu vollständige Absterben der Samen aus Selbstbefruchtung eine hohe geschätzte Fremdbefruchtungsrate bei gleichzeitig hohem Hohlkornanteil zur Folge. Bei entsprechender Variation individueller Selbstfertilitäten ist sogar anstelle einer positiven Korrelation zwischen Selbstbefruchtungsraten und Hohlkornanteilen eine positive Korrelation zwischen Fremdbefruchtungsraten und Hohlkornanteilen zu erwarten. Die Tatsache, daß beim Feldahorn in keiner Richtung ein Zusammenhang nachweisbar war, spricht eher gegen ein Paarungssystem mit eingeschränkter Selbstfertilität.

Leere Samen können auch auf andere Ursachen als eine Viabilitätsselektion zurückzuführen sein. Beispielsweise war an einigen der untersuchten Früchte ein Befall durch Insekten erkennbar, der zur Bildung von Hohlkörnern führen könnte. Ein Teil der leeren Früchte dürfte beim Feldahorn auch Folge der anfänglichen parthenokarpen Fruchtentwicklung sein. In diesem Fall sind die Samenanlagen

niemals bestäubt worden und die beobachteten Hohlkörner (besser: leeren Früchte) sind dann natürlich auch nicht Folge einer verminderten Fertilität. Schließlich kann beim Feldahorn auch der Erntezeitpunkt einen Einfluß auf den beobachteten Hohlkornanteil haben, denn manche Bäume stoßen ihre leeren Samen früher ab als andere. Da die Ernte für die Untersuchungen in der vorliegenden Arbeit aber für alle Bäume zum gleichen Zeitpunkt erfolgte, kann sich allein daraus eine erhebliche und ungerichtete Beeinflussung des beobachteten Anteils leerer Samen ergeben.

Strukturen individueller effektiver Pollenwolken

Eine elementare Beobachtung im Zusammenhang mit der Charakterisierung von Paarungssystemen ist die Feststellung des Vorhandenseins bzw. der Abwesenheit von Zufallspaarung (GREGORIUS 1989). Um bevorzugte Paarung nachzuweisen, stehen verschiedene Möglichkeiten zur Verfügung. Beispielsweise können *einzelne Genorte* herangezogen werden, um Paarungspräferenzen zu berechnen und Auswirkungen auf die genotypischen Strukturen in der nachfolgenden Generation zu beschreiben. Eine alternative Herangehensweise ist die Betrachtung der Verteilung von Paarungen zwischen *Individuen*. In diesem Zusammenhang spielen nicht nur die bereits besprochenen individuellen Selbst- und Fremdbefruchtungsraten eine Rolle, sondern auch die Bestimmung der Größe reproduktionseffektiver Nachbarschaften. Eingeschränkte Transportweiten effektiven Pollens führen dabei tendenziell zu kleinen Nachbarschaften von Bäumen und damit zu Verhältnissen, die von zufallsmäßiger Paarung abweichen.

Eine indirekte Messung der Größe reproduktionseffektiver Nachbarschaften wird durch einen Vergleich individueller Pollenwolkenstrukturen von Bäumen eines Bestandes bzw. einer Population ermöglicht. Die Methode basiert auf folgendem Gedankengang: Unter den Bedingungen zufallsmäßiger Befruchtung wird der Bestand gewissermaßen von einer uniformen Pollenwolke bedeckt. Jeder Samenerter wird mit der gleichen Wahrscheinlichkeit von dem vorhandenen Pollen befruchtet. Demzufolge ist auch die Zusammensetzung der effektiven Pollenwolken einzelner Samenertern gleich, und eine genetische Differenzierung zwischen den individuellen Pollenwolkenstrukturen ist nicht vorhanden. Ergibt auf der anderen Seite eine Untersuchung individueller Pollenwolkenstrukturen eine Differenzierung, kann die Annahme zufallsmäßiger Paarung nicht aufrecht erhalten werden.

Beim Feldahorn läßt sich eine ausgeprägte Heterogenität individueller effektiver Pollenwolkenstrukturen nachweisen, so daß zufallsmäßige Paarung in den untersuchten Beständen auszuschließen ist. An einzelnen Genorten liegen die Werte für die Differenzierung vielfach über $D_j = 0,4$ und der höchste gemessene Wert sogar bei $D_j = 0,629$. Auch die mittlere Differenzierung ist mit Werten von $\delta = 0,126$ bzw. $0,119$ im Bestand „Forstbotanischer Garten“ und $\delta = 0,162$ im Bestand „Gartetal“ hoch und vergleichbar mit dem Ergebnis einer Untersuchung individueller effektiver Pollenwolken von *Pterocarpus indicus*, in der eine mittlere Differenzierung von $\delta = 0,125$ ermittelt wurde (FINKELDEY 1999). Die Vermutung, daß die hohe Differenzierung zwischen den Pollenpools einzelner Bäume bei dieser Art das Ergebnis einer geringen Anzahl von Pollenspendern pro Samenerter ist, trifft sicherlich auch für den Feldahorn zu.

Für viele angiosperme Laubgehölze lassen sich ähnliche Ergebnisse anführen. Heterogenität von Allelhäufigkeiten in Pollenwolken wurde beispielsweise von MURAWSKI und HAMRICK (1991) für neun tropische Baumarten ermittelt und auf diese Weise nicht-zufällsmäßige Fremdbefruchtung nachgewiesen (als Maß wurde in diesem Fall Wright's F_{ST} verwendet). In Samenplantagen von Teak, *Tectona grandis*, wurden signifikante Unterschiede der Pollenbeiträge zu den Nachkommenschaften einzelner Samenbäume festgestellt, wobei die Differenzierung aufgrund der geringen Diversität der untersuchten Genorte jedoch nur mäßig ausfiel (FINKELDEY, im Druck). Bei der Interpretation der Ergebnisse muß berücksichtigt werden, daß die Nachweisbarkeit einer Differenzierung von Pollenwolkenstrukturen auch von der Anzahl der untersuchten Genorte, ihrer Variation und der Verteilung der Varianten im untersuchten Kollektiv abhängt. Ein niedriger Wert für D_j erlaubt nicht zwangsläufig den Schluß auf eine gleichmäßige Verteilung des Pollens im Bestand. Ähnliche Pollenwolkenstrukturen können auch bei kleinen reproduktionseffektiven Nachbarschaften entstehen, wenn in diesen jeweils ähnliche Allele in vergleichbaren Häufigkeiten vorkommen.

Verschiedene Untersuchungen an windbestäubten Koniferen lassen ähnliche Trends erkennen, wobei das Ausmaß der Differenzierung individueller Pollenwolken je nach Art sehr verschieden sein kann. So fand FINKELDEY (1995) in drei Populationen von *Picea abies* eine insgesamt niedrige Differenzierung ($\delta = 0,051$ bis $0,055$) und wertet dieses Ergebnis als einen Hinweis auf ausgeprägten Genfluß und große genetisch effektive Populationsgrößen. Auch bei der Mittelmeerzypresse, *Cupressus sempervirens*, wurden in zwei Populationen nur geringe Unterschiede zwischen individuellen Pollenwolken, gemessen als genetischer Abstand zur Pollenwolke der jeweiligen Altbaumpopulation, gefunden (PAPAGEORGIU 1995). Demgegenüber wurde in einer Samenplantage und einer natürlichen Population der tropischen Kiefer *Pinus merkusii* eine deutlich stärkere Differenzierung ($\delta = 0,097$ bzw. $0,133$) beobachtet (SIREGAR 2000). Für die südamerikanische diözische Zypressenart *Austrocedrus chilensis* mußte die Hypothese zufällsmäßiger Paarung aufgrund des Vergleichs individueller Pollenwolkenstrukturen ebenso abgelehnt werden, wie für die auf der Südhemisphäre verbreitete *Araucaria angustifolia* (PASTORINO 2000; DE SOUSA 2000).

Individuelles Blühverhalten und Paarungserfolg

Der Nachweis nicht zufällsmäßiger Paarung und kleiner reproduktionseffektiver Nachbarschaften in Beständen des Feldahorns wurde im zuvor besprochenen Abschnitt geführt. Als *Ursachen* geringer individueller Nachbarschaftsgrößen können verschiedene Faktoren genannt werden: geringe Pollentransportweiten, das Ausmaß von Selbst- und Fremdbefruchtung, die Gewichtung der männlichen oder weiblichen Sexualfunktion und grundsätzliche Einschränkungen durch die räumliche und zeitliche Trennung der männlichen und weiblichen Gametenproduktion. Die genannten Faktoren sind eng miteinander verknüpft; so bedingt eine vollständige räumliche Trennung der Gametenproduktion wie im Beispiel eines nur männlich blühenden Baums die Betonung dieser Sexualfunktion und schließt jede Möglichkeit einer Selbstbefruchtung aus. Gleichzeitig wird die Anzahl möglicher Paarungspartner auf Bäume mit weiblichen Blüten zum entsprechenden Zeitpunkt beschränkt.

Die Effektivität einer Sexualfunktion hängt nicht nur von der Anzahl männlicher oder weiblicher Blüten ab, die ein Baum produziert, sondern ist eng mit dem individuellen Blühverhalten verknüpft. Schließlich kommt es nicht nur auf die Menge produzierter Pollenkörner oder Eizellen an, sondern auch auf die Gelegenheit, sie erfolgreich unterzubringen. Um diesen Zusammenhang zu verdeutlichen, wurden für den Bestand „Forstbotanischer Garten“ mit der PW-Methode maximale Beiträge verschiedener Pollenspenden zu individuellen Pollenwolken von Sameneltern und damit der maximale Paarungserfolg zwischen den entsprechenden Bäumen geschätzt. Zusätzliche Informationen über den Blühverlauf im Bestand helfen bei der Interpretation einiger auf den ersten Blick überraschender Ergebnisse. Eine „schlechte Wahl“ des Blühzeitpunktes kann beispielsweise dazu führen, daß ein Baum trotz hoher Pollenproduktion als Polleneltern im Bestand nicht effektiv wird. Auf der anderen Seite gibt es auch unmittelbar benachbarte Bäume, zwischen denen trotz starker Überlappung entsprechender Blühphasen kein Paarungskontakt nachgewiesen werden konnte.

Die Existenz synchroner und mit Bezug auf die Geschlechter komplementärer Blühphasen allein sichert also auch bei benachbarten Bäumen nicht immer eine erfolgreiche Paarung. Offensichtlich spielen viele Faktoren dabei eine Rolle. Neben dem Abstand zu den jeweiligen Paarungspartnern und dem individuellen Blühverhalten dürfte die Konkurrenz nicht nur der anderen Sameneltern um den gleichen Pollen, sondern auch von anderen Polleneltern um dieselben Eizellen von großem Einfluß sein. Da der Pollen beim Feldahorn i.d.R. von Insekten übertragen wird, ist das Verhalten blütenbesuchender Insekten ebenso entscheidend wie die Struktur des Bestandes, denn die Dichte der Individuen und die räumliche Verteilung der Blüten wirken sich unmittelbar auf das Verhalten der Blütenbesucher aus. Für den einzelnen Baum ergibt sich daraus eine ganz individuelle Nachbarschaft, mit der er in seiner Eigenschaft als Sameneltern oder Polleneltern in Kontakt tritt. Im Laufe der Blühperiode eines einzelnen Baums ändert sich die Zusammensetzung der zu einem bestimmten Zeitpunkt zur Verfügung stehenden Paarungspartner wahrscheinlich mehrfach, und es entsteht das Bild eines dynamischen Beziehungsgefüges, das vom Blühzeitpunkt der beteiligten Bäume und vom individuellen Wechsel zwischen männlichen und weiblichen Blühphasen geprägt wird.

Einfluß von Blühverhalten und Abstand zwischen Paarungspartnern auf den Paarungserfolg

Die verschiedenen Determinanten des Paarungssystems bewirken eine bestimmte Verteilung genetischer Information im Bestand. Der Einfluß von Blühverhalten und Abstand zwischen Paarungspartnern auf die Verteilung genetischer Information unter den Nachkommen eines Bestandes sollte in dem hier besprochenen Abschnitt anhand von Markerallelen nochmals aufgezeigt werden.

Paarungserfolg kann durch die Beobachtung der Verbreitung von Markerallelen in einem Kollektiv dargestellt werden, wie dies bereits im Kapitel 4.3 über Genfluß durch Pollen demonstriert wurde. Der Einfluß des Faktors „Entfernung“ läßt sich dabei unmittelbar anhand der Verbreitungsdistanzen und der Häufigkeit eines Markerallels unter den Nachkommenschaften ablesen. Als Besonderheit der vorliegenden Analyse kommt hinzu, daß für den Bestand „Forstbotanischer Garten“ ein Vergleich mit den Blühdaten der Bäume eine umfassendere Dateninterpretation ermöglicht. Auffälligkeiten, wie

Lücken in einer ansonsten regelmäßigen Verteilung eines Markerallels unter benachbarten Individuen, können dadurch in vielen Fällen erklärt werden.

Ähnlich wie in Abschnitt 4.4.3.2, in dem maximale Pollenbeiträge ermittelt und mit dem Blühverhalten der Bäume verglichen wurden, sollte hier versucht werden, die Verbreitung genetischer Information nicht allein unter dem Aspekt der Entfernung zum Paarungspartner, sondern auch unter Berücksichtigung des Blühverhaltens zu betrachten. Während bei der PW-Methode ein beliebiger Pollenelter ausgewählt werden kann, um seine maximalen Pollenbeiträge zu jeder beobachteten Pollenwolke zu bestimmen, kann bei einer Methode, die auf der Verwendung von Markerallelen beruht, nur der Paarungserfolg ausgewählter Markerbäume ermittelt werden. Der Vorteil dieser Methode besteht in ihrer Genauigkeit, denn bei im Kollektiv einzigartigen Allelen können Paarungsereignisse, sieht man einmal von einem möglichen Eintrag von Fernpollen in den Bestand ab, genau einem Samenelter und einem Pollenelter zugeordnet werden.

Beide Methoden führen zu ähnlichen Ergebnissen, und wie bei der Betrachtung maximaler Pollenbeiträge zu individuellen Pollenwolken kommt auch bei der Beobachtung der Verbreitung von Markerallelen der starke Einfluß von Entfernung und individuellem Blühverhalten auf den Paarungserfolg deutlich zum Ausdruck. Es zeigt sich jedoch erneut, daß diese relativ einfachen Beziehungen für eine vollständige Deutung der Beobachtungen oft nicht ausreichen, sondern nur ein erster Schritt zum Verständnis der tatsächlichen Verhältnisse sind.

Methoden zur Beschreibung von Determinanten des Paarungssystems

Nachdem die Größe reproduktionseffektiver Nachbarschaften und das komplexe Zusammenspiel der zugrundeliegenden Faktoren in den vorangegangenen Abschnitten ausführlich besprochen wurde, sollen an dieser Stelle zwei methodische Ansätze diskutiert werden, mit deren Hilfe der Einfluß von Entfernung und Blühverhalten auf das Paarungssystem verdeutlicht werden kann.

Minimale Anzahl zu einer Pollenwolke beitragender Polleneltern

Ziel dieses Verfahrens ist die Bestimmung der Anzahl der zu einer Pollenwolke beitragenden Polleneltern in Abhängigkeit von ihrer Entfernung zum Samenelter, um daraus Hinweise auf die Größe der reproduktionseffektiven Nachbarschaft abzuleiten. Dabei wird ein starker Einfluß der Entfernung auf die Häufigkeit zustandekommender Paarungen als gegeben vorausgesetzt: Je geringer der Abstand, desto wahrscheinlicher soll ein Baum als Pollenelter eines betrachteten Samenelters in Frage kommen und desto höher soll auch sein Beitrag zu dessen Pollenwolke sein.

Da für die Berechnung maximaler Pollenbeiträge eines oder mehrerer Polleneltern die PW-Methode eingesetzt wird, fließt indirekt auch das Kriterium der Blühphasenüberlappung in die Berechnungen ein: Da eine beobachtete Pollenwolke das Ergebnis von tatsächlichen Pollenbeiträgen ist, weisen zwangsläufig alle beitragenden Polleneltern auch eine Überlappungsphase mit dem Samenelter auf. Umgekehrt ist die Wahrscheinlichkeit, daß für Bäume ohne Blühphasenüberlappung ein hoher maximaler Pollenbeitrag geschätzt wird, vergleichsweise gering. In den graphischen Darstellungen (Abschnitt 4.4.5.1 und Anhang) äußert sich diese Tatsache darin, daß der Verlauf einer kumulativen

Kurve nicht bei jedem hinzukommenden Pollenspender ansteigt. Dabei darf jedoch nicht vergessen werden, daß der tatsächlich mögliche Pollenbeitrag eines *einzelnen* Baums nur durch seinen *individuellen* maximalen Beitrag zur Pollenwolke gemessen werden kann. Ein „Nichtansteigen“ der Kurve bedeutet nicht zwangsläufig, daß ein Baum keinen Beitrag geleistet hat, sondern nur, daß er an diesem Punkt nicht zu einer Erhöhung des Gesamtbeitrags aller bis zu diesem Punkt betrachteten Polleneltern beisteuert.

Die Aussagekraft der hier vorgestellten Methode hängt einerseits von der Frage ab, ob die zugrundeliegte Modellvorstellung den realen Verhältnissen annähernd entspricht, andererseits von der Ausschlußkraft der PW-Methode. Je besser diese ist, desto eher entsprechen die maximalen den tatsächlichen Pollenbeiträgen und desto eher spiegelt der Kurvenverlauf die wahren Verhältnisse wider.

Genpool-Abstand zwischen beobachteten und konstruierten effektiven Pollenwolkenstrukturen

Wie bei dem zuvor besprochenen Verfahren ist es das Ziel der hier vorgestellten Methode, die Entstehung beobachteter Pollenwolkenstrukturen zu erklären und die beitragenden Polleneltern zu identifizieren. Beide Methoden unterscheiden sich grundsätzlich darin, daß bei dem oben diskutierten Verfahren der einzelne Pollenelter stark gewichtet wird (jeder hinzukommende Baum schöpft seine Möglichkeiten für die Befruchtung von Eizellen voll aus), während hier die Beiträge verschiedener Polleneltern zu den konstruierten Pollenwolken beliebig gewichtet werden können.

Die in der vorliegenden Arbeit angeführten Beispiele, in denen genetische Abstände zwischen beobachteten und hypothetischen Pollenwolkenstrukturen berechnet wurden, dienten in erster Linie zur Erläuterung der grundsätzlichen Arbeitsweise dieses Verfahrens. Die Polleneltern, welche die verschiedenen konstruierten Pollenwolken jeweils hervorgebracht haben sollen, wurden zunächst nach dem Kriterium des Abstands zum entsprechenden Samenelter ausgewählt. Innerhalb dieser Gruppe von Pollenspendern wurde jedoch keine Gewichtung ihrer Pollenbeiträge vorgenommen. Da dies kaum den tatsächlichen Verhältnissen entspricht, liegt hierin vermutlich ein wesentlicher Grund für die noch vergleichsweise hohen genetischen Abstände zwischen den beobachteten und den verschiedenen hypothetischen Pollenwolkenstrukturen. Vor diesem Hintergrund brachte auch der Ausschluß von Bäumen ohne entsprechende Blühphasenüberlappung keine wesentliche Verbesserung der Ergebnisse. Die Entwicklung eines entsprechenden Computerprogramms könnte es ermöglichen, ohne großen Aufwand verschiedenen Szenarien, wie z.B. eine von der Entfernung abhängige Gewichtung von Pollenbeiträgen oder einen möglichen Zusammenhang mit der Blühintensität der Bäume zu testen.

5 Schlußfolgerungen für die Praxis der Samenernte

Aus Sicht der Populationsgenetik ist die genetische Variation ein besonders wichtiges Merkmal des Saatguts von Gehölzen. Der Vorrat sowohl an häufigen als auch seltenen genetischen Varianten ist Grundlage für die Anpassungsfähigkeit eines Kollektivs (HATTEMER 1994; 1995). Unter Anpassungsfähigkeit wird dabei das Vermögen einer Population oder eines Bestandes verstanden, auch unter veränderten Umweltbedingungen zu überleben und zu reproduzieren (HATTEMER 1988; 1990; 1995). Da Saatgut zur künstlichen Bestandesbegründung in die verschiedensten Umwelten ausgebracht wird, werden Angepaßtheit an bestimmte Umwelten und Anpassungsfähigkeit an wechselnde Umweltbedingungen zu Qualitätseigenschaften von Vermehrungsgut (LEINEMANN et al., im Druck).

Baumschulen und Forstsamenbetriebe müssen ökonomisch handeln, um am Markt zu bestehen. Produktionskosten für Vermehrungsgut können beispielsweise durch den Import von Saatgut aus osteuropäischen Ländern gesenkt werden, da hierdurch derzeit ein erheblicher Teil der anfallenden Lohnkosten eingespart werden kann. Der Zeitaufwand bei der Beerntung kann herabgesetzt werden, indem eine möglichst große Menge an Samen von nur wenigen Individuen gesammelt wird. Gerade die Samenernte von nur wenigen Bäumen birgt aber die Gefahr einer verminderten genetischen Variation des Vermehrungsguts gegenüber dem Bestand der Altbäume, denn selbst unter der Voraussetzung, daß der einzelne Baum von vielen Pollenspendern befruchtet wurde, steuert dieser mindestens die Hälfte zur genetischen Information der Samen bei (HATTEMER 1994).

Die Bedeutung hoher genetischer Variabilität von Vermehrungsgut für die Anpassungsfähigkeit an zukünftige Umweltveränderungen wird jedoch von den Baumschulen erkannt und eine Zertifizierung mit dem Ziel der Sicherung von Marktvorteilen gefordert (REIS 1996). Eine möglichst vollständige Weitergabe der genetischen Information bei der Ernte ist daher eines der vordringlichsten Ziele bei der Saatgutproduktion. Für die effektive Planung und Durchführung von Beerntungsmaßnahmen sind Informationen über die Art der Weitergabe genetischer Information und ihrer charakteristischen Verteilungsmuster unabdingbar (LEINEMANN et al., im Druck).

Die vorliegende Arbeit soll einen Beitrag für den Feldahorn leisten, über den bislang keine populationsgenetischen Untersuchungen vorlagen, der aber in Baumschulen aus Samen angezogen und im Garten- und Landschaftsbau vielseitig eingesetzt wird. Die wichtigsten, für die Praxis relevanten Ergebnisse dieser Arbeit sollen daher an dieser Stelle nochmals zusammengefaßt und die Konsequenzen, die sich daraus für praktische Beerntungsmaßnahmen ergeben, dargestellt werden.

Genfluß innerhalb des Bestandes: Das Genflußsystem des Feldahorns zeichnet sich durch überwiegend geringe Transportweiten effektiven Pollens aus. Die Absaaten einzelner Bäume können sich hinsichtlich der Art und Häufigkeit der in ihnen vorkommenden genetischen Varianten erheblich voneinander unterscheiden. Seltene Allele sind möglicherweise nur in den Nachkommenschaften weniger Bäume repräsentiert.

⇒ Aufgrund der Ergebnisse über die Transportweiten effektiven Pollens beim Feldahorn empfiehlt sich für Beerntungsmaßnahmen mit dem Ziel der Produktion genetisch möglichst variablen Saatguts, welches die im Altbestand enthaltene Information möglichst vollständig repräsentiert, die Einbeziehung möglichst vieler Samenbäume.

Eintrag effektiven Fernpollens: Über effektiven Fernpollen kann es zu einem Eintrag örtlich nicht vorhandener Allele kommen.

⇒ Aufgrund der Ergebnisse über den Eintrag effektiven Fernpollens beim Feldahorn empfiehlt sich für Beerntungsmaßnahmen mit dem Ziel der Produktion genetisch möglichst variablen Saatguts die Einbeziehung nicht nur eines, sondern mehrerer Erntebestände. Dies gilt insbesondere für kleine Feldahornvorkommen.

Blühphänologie: Der individuelle Blühverlauf beim Feldahorn ist durch eine bestimmte zeitliche Abfolge männlicher und weiblicher Blühphasen charakterisiert. Auf Bestandesebene führt dies zu wechselnden Zusammensetzungen der reproduktionseffektiven Population. Die Beschränkung der Möglichkeiten von Paarungen zwischen Bestandesmitgliedern kann bewirken, daß sich die Samen einzelner Bäume hinsichtlich der Art und Häufigkeit der in ihnen vorkommenden genetischen Varianten erheblich voneinander unterscheiden und seltene Allele möglicherweise nur in den Nachkommenschaften weniger Bäume repräsentiert sind.

⇒ Aufgrund der Ergebnisse zur Blühphänologie des Feldahorns empfiehlt sich für Beerntungsmaßnahmen mit dem Ziel der Produktion genetisch möglichst variablen Saatguts, welches die im Altbestand enthaltene Information möglichst vollständig repräsentiert, die Einbeziehung möglichst vieler Samenbäume.

Paarungssystem: Das Paarungssystem des Feldahorns ist durch unterschiedliche individuelle Selbstbefruchtungsraten gekennzeichnet. Auch dieser Faktor wirkt darauf hin, daß sich die Nachkommenschaften einzelner Bäume hinsichtlich der Art und Häufigkeit der in ihnen vorkommenden genetischen Varianten erheblich voneinander unterscheiden können und seltene Allele möglicherweise in den Nachkommenschaften nur weniger Bäume repräsentiert sind.

⇒ Aufgrund der Ergebnisse zum Paarungssystem des Feldahorns empfiehlt sich für Beerntungsmaßnahmen mit dem Ziel der Produktion genetisch möglichst variablen Saatguts, welches die im Altbestand enthaltene Information möglichst vollständig repräsentiert, die Einbeziehung möglichst vieler Samenbäume.

Genetische Strukturen in unterschiedlichen Kronenbereichen: Bei getrennter Untersuchung von Samen aus zwei oder drei verschiedenen Kronenbereichen wurden bei drei von 31 untersuchten Bäumen signifikante Unterschiede der Genotyphäufigkeiten der jeweiligen Samen festgestellt.

⇒ Für Beerntungsmaßnahmen mit dem Ziel der Produktion genetisch möglichst variablen Saatguts, welches die im Altbestand enthaltene Information möglichst vollständig repräsentiert, stellt die Einbeziehung der gesamten Krone eines Samenbaums einen untergeordneten Aspekt dar. Da grundsätzlich jedoch die Möglichkeit besteht, daß sich die Samen unterschiedlicher Kronenpartien hinsichtlich ihrer genetischen Strukturen unterscheiden, ist eine repräsentative Beerntung auch bezogen auf die Baumkronen zu empfehlen.

Genetische Strukturen in verschiedenen Erntejahren: Bei der Beerntung der gleichen Individuen in verschiedenen Jahren konnte zwischen den Saatgutproben des Kollektivs aller beernteter Bäume kein signifikanter Unterschied festgestellt werden. Im Gegensatz dazu traten bei Betrachtung individueller Nachkommenschaften in verschiedenen Jahren Unterschiede auf. Dabei muß berücksichtigt werden, daß die zum Vergleich herangezogenen Nachkommenschaften in beiden Jahren von denselben Individuen geworben wurden. In der Praxis der Saatguternte entspricht dies nicht notwendigerweise der üblichen Vorgehensweise, so daß hier im Einzelfall auch größere Unterschiede zu erwarten sind.

⇒ *Für Beerntungsmaßnahmen mit dem Ziel einer auch in verschiedenen Jahren möglichst gleichbleibenden genetischen Qualität sollten möglichst viele Samenbäume einbezogen werden.*

Um das Ziel der Produktion repräsentativen und genetisch möglichst variablen Saatguts von Feldahorn zu erreichen, muß auf die Beerntung vieler Samen von nur wenigen Bäumen, wie es auf den ersten Blick betriebswirtschaftlich wünschenswert erscheint, zugunsten einer Einbeziehung möglichst vieler Individuen des Erntebestandes verzichtet werden. Die Werbung von Samen nur einiger weniger Bäume kann beim Feldahorn aufgrund der geringen Transportweiten effektiven Pollens und der anderen oben genannten Faktoren zu Saatgutpartien führen, die hinsichtlich Art und Anzahl der genetischen Varianten (wie auch abgeleiteter genetischer Parameter wie Heterozygotenanteil u.a.) erheblich differieren. Es ist vorstellbar, daß bei der Existenz kleinräumiger genetischer Unterschiede eine Beschränkung auf nur wenige Erntebäume eine größere Auswirkung auf die Zusammensetzung der genetischen Information im Saatgut haben könnte, als auf geographische Variation zurückzuführende Unterschiede. Allerdings fehlen bislang umfangreiche Untersuchungen zur geographischen Variation beim Feldahorn, um hierzu gesicherte Aussagen ableiten zu können (vgl. LEINEMANN et al., im Druck). Der Einfluß der Art und Weise der Beerntung auf die genetische Struktur des Saatguts konnte auch in Untersuchungen über Eichen (ZIEHE et al. 1995) und Buche (ZIEHE et al. 1998) nachgewiesen werden. Eine repräsentative Beerntung individueller Kronenpartien scheint nach den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit zwar nicht zwingend erforderlich zu sein, wird aber dennoch angeraten. So zeigen nicht nur die Ergebnisse einzelner Feldahorn-Bäume, sondern auch Untersuchungen an anderen Baumarten, wie z.B. der windbestäubten Buche, daß die Zusammensetzung des genetisch effektiven Pollens in verschiedenen Bereichen von Baumkronen große Unterschiede aufweisen kann (FREYTAG 1998; ZIEHE 1999).

Zusammenfassung

Im Mittelpunkt der vorliegenden Arbeit steht das Reproduktionssystem des Feldahorns (*Acer campestre* L.). Als charakteristisches Gehölz von Waldrändern und Feldgehölzgesellschaften zeichnet sich der Feldahorn durch vergleichsweise geringe Populationsgrößen aus, die ihn zu einem hervorragenden Objekt für Genflußuntersuchungen und Analysen des Paarungssystems machen. Auf der Untersuchung dieser beiden Aspekte des Reproduktionssystems liegt der Schwerpunkt der vorliegenden Dissertation, wobei ein besonderes Gewicht auf die Verknüpfung der populationsgenetischen Daten mit Beobachtungen zum Blühverlauf gelegt wird. Da der Feldahorn ein für den Garten- und Landschaftsbau wirtschaftlich interessantes Gehölz ist, das in Baumschulen über Samen vermehrt wird, sind die Ergebnisse auch für Verfahren der Saatguternte in der Praxis von Bedeutung.

Die Dissertation ist in fünf Kapitel untergliedert. **KAPITEL 1** führt in die Fragestellungen der Arbeit ein und charakterisiert den Feldahorn hinsichtlich seiner geographischen Verbreitung, seiner Standortansprüche, ökologischer und ökonomischer Bedeutung und Verwendung. In der Literatur sind nur wenige Angaben zum Reproduktionssystem von *A. campestre* zu finden; diese beziehen sich hauptsächlich auf den Aufbau der Blüten und in wenigen Fällen auch auf Beobachtungen zum Blühverlauf. Zwar liegen bis heute über einige Arten aus der Familie der Ahorngewächse (*Aceraceae*) populationsgenetische Untersuchungen vor, jedoch zählte der Feldahorn bislang nicht dazu.

In **KAPITEL 2** werden die beiden Versuchsbestände beschrieben. Sowohl der Bestand „Forstbotanischer Garten“ als auch der Bestand „Gartetal“ sind aus Anpflanzungen hervorgegangen. Während die 31 Individuen des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ in einer naturähnlichen Heckenstruktur vorkommen, handelt es sich bei den 87 Bäumen des Bestandes „Gartetal“ im wesentlichen um eine Reihenpflanzung von etwa 1,5 km Länge, die sich entlang eines Weges erstreckt.

KAPITEL 3 befaßt sich mit genetischen Inventuren an Enzymgenloci. Grundlage der Untersuchungen ist die umfangreiche Vererbungsanalyse von sechs Enzymsystemen, die mit dem Verfahren der horizontalen Stärkegel-Elektrophorese untersucht wurden. Im Rahmen dieser Analyse wurden zehn polymorphe Genorte mit insgesamt 33 Allelen identifiziert. Im Verlauf der weiteren Untersuchungen ergaben sich an fünf Genorten starke Hinweise auf das Vorhandensein von Nullallelen.

Die anschließende genetische Inventur wurde für alle Altbäume beider Bestände sowie für Stichproben ihrer direkt vom Baum geernteten Samen durchgeführt. Für den Bestand „Forstbotanischer Garten“ wurden Nachkommenschaften aus zwei aufeinanderfolgenden Vegetationsperioden untersucht. Um herauszufinden, ob sich die genetische Variation an den untersuchten Enzymgenloci in beiden Jahren qualitativ und quantitativ unterscheiden, wurden die Nachkommenschaften von 14 Bäumen, die in beiden Vegetationsperioden beerntet werden konnten, miteinander verglichen. In der Gesamtstichprobe waren kaum Unterschiede bezüglich der Allelhäufigkeiten festzustellen. Bei dem Vergleich der genotypischen Strukturen individueller Nachkommenschaften wurden bei sieben der 14 Bäume signifikante Unterschiede beobachtet, die jedoch mit einer Ausnahme nur einzelne Genorte betreffen.

In **KAPITEL 4** werden zunächst Beobachtungen zur Morphologie der Blüten, zum Aufbau der Infloreszenzen, sowie zum Blühverlauf im Bestand „Forstbotanischer Garten“ in zwei Vegetationsperioden dargestellt (**Abschnitt 4.1**). Die Blüten des Feldahorns sind durch die Reduktion jeweils eines der beiden Geschlechter gekennzeichnet und somit funktionell eingeschlechtlich. Die Einzelblüten setzen sich zu Infloreszenzen zusammen, deren Blühverlauf einem charakteristischen Grundmuster folgt. Zusammen mit der Position männlicher und weiblicher Blüten ergibt sich daraus eine individuelle Abfolge von männlichen, weiblichen oder gemischtgeschlechtlichen Blühphasen innerhalb von Blütenständen.

Im Frühjahr der Jahre 1999 und 2000 wurde der Blühverlauf im Bestand „Forstbotanischer Garten“ beobachtet. Dabei zeigte sich, daß die räumliche und zeitliche Verteilung von Blüten verschiedenen Geschlechts auch auf der Ebene des einzelnen Baums zur Ausbildung von Blühphasen mit männlichen, weiblichen und Blüten beider Geschlechter führt. Die Ergebnisse werden graphisch präsentiert und Gemeinsamkeiten bzw. Unterschiede beider Blühperioden ausführlich dargestellt. Bei der Analyse der Sexualfunktion der Bäume zeigt sich, daß bei vielen Individuen eines der beiden Geschlechter deutlicher hervortritt, so daß von einer Betonung der männlichen oder weiblichen Sexualfunktion gesprochen werden kann.

In **Abschnitt 4.2** werden die Ergebnisse von Feldversuchen vorgestellt, in denen die Bedeutung von Wind als Pollenvektor für den als insektenbestäubt geltenden Feldahorn untersucht wurde. Es ergeben sich deutliche Hinweise für eine wenngleich weniger effektive Pollenübertragung auch durch Wind. Die Befähigung von *A. campestre* zur Selbstbefruchtung wird belegt, während sich Apomixis als eine Form der ungeschlechtlichen Vermehrung nicht nachweisen ließ.

Abschnitt 4.3 befaßt sich mit Genfluß von Pollen innerhalb von Beständen. Transportweiten effektiven Pollens wurden mit der Methode der Vaterschaftsanalyse sowie durch die Analyse der Verbreitung seltener Allele in Nachkommenschaften ermittelt. Nach den Ergebnissen beider Methoden ergibt sich ein Bild von im wesentlichen eingeschränkten Transportweiten effektiven Pollens beim Feldahorn. Ein Vergleich mit den Allelhäufigkeiten individueller effektiver Pollenwolken ausgewählter Bäume des Bestandes „Gartetal“ veranschaulicht die Existenz effektiver Mechanismen zu Einschränkung von Selbstbefruchtung bzw. Förderung von Fremdbefruchtung. Neben einer bevorzugten Paarung benachbarter Individuen läßt sich ein gleichzeitig wirksamer effektiver Mechanismus für Ferntransport von Pollen nachweisen.

Im Zuge der Untersuchung von Genotyphäufigkeiten unter den Nachkommen verschiedener Bereiche innerhalb von Baumkronen war mit den vorliegenden Alloenzym-Markern eine Inhomogenität individueller effektiver Pollenwolken nur in Ausnahmefällen und an einzelnen Genorten nachweisbar.

In **Abschnitt 4.4** wird das Paarungssystem des Feldahorns charakterisiert. Die Schätzung individueller Selbst- bzw. Fremdbefruchtungsraten erfolgte mit vier verschiedenen Methoden. Das Multilocus-Ausschlußverfahren beruht auf dem Nachweis von Fremdallelen in den Samen einzelner Bäume und führt zu Schätzungen maximaler Selbstbefruchtungsraten. Das Verfahren nach RITLAND und JAIN (1981) basiert auf den Annahmen des „Modells gemischter Paarung“, die jedoch insbesondere für den Feldahorn mit nachgewiesenermaßen starken Abweichungen von einem zufallsmäßigen Paarungssystem nur bedingt zutreffen. Die mit dieser Methode ermittelten

Schätzwerte lagen für viele Bäume mit Fremdbefruchtungsraten von mehr als 100 % außerhalb des biologisch sinnvollen Bereichs, so daß dieses heute in der Forschung allgemein eingeführte Verfahren für eine Berechnung von Selbstbefruchtungsraten beim Feldahorn als wenig geeignet erscheint. Ein drittes Verfahren, welches einmalige oder seltene Allele zur Schätzung von Selbst- und Fremdbefruchtungsraten verwendet, kann naturgemäß nur für wenige Bäume eines zu untersuchenden Kollektivs eingesetzt werden.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde ein auf der Berechnung individueller effektiver Pollenwolken basierendes Verfahren zur Schätzung maximaler Selbstbefruchtungsraten entwickelt („Pollenwolken-Methode“). Eine Kombination dieser Methode mit dem Multilocus-Ausschlußverfahren wird als eine gute Möglichkeit zur Schätzung individueller maximaler Selbstbefruchtungsraten angesehen. Dabei wurden bei 89 Schätzungen Werte zwischen 0 % (vollständige Fremdbefruchtung) und 78,6 % gefunden.

Neben der Schätzung individueller Selbstbefruchtungsraten ermöglicht die Pollenwolken-Methode die Schätzung maximaler Pollenbeiträge beliebiger potentieller Pollenelter zur Pollenwolke eines Samenelters. Berechnungen an den Daten des Bestandes „Forstbotanischer Garten“ zeigen eine deutliche Abhängigkeit der Höhe der Pollenbeiträge von der Entfernung zum Samenelter. Beispiele unmittelbar benachbarter Bäume ohne Paarungskontakt verdeutlichen jedoch, daß weitere Faktoren Einfluß auf den Paarungserfolg haben. In keinem der Versuchsbestände war eine Korrelation zwischen maximaler Selbstbefruchtungsrate und Hohlkornanteil festzustellen.

Die Analyse individueller effektiver Pollenwolkenstrukturen belegt, daß das Paarungssystem des Feldahorns von dem System der Zufallspaarung stark abweicht. Die mittlere Differenzierung δ , mit der gemessen werden kann, wie stark die Pollenwolke eines Baums im Mittel von dem Komplement der Pollenwolken der übrigen Bäume des Bestandes differenziert ist, beträgt für den Bestand „Forstbotanischer Garten“ über alle zehn Genorte 12,6 % bzw. 11,9 % (in den Jahren 1998 bzw. 1999), für den Bestand „Gartetal“ 16,2 %. Die Differenzierung D_j individueller Pollenwolken an einzelnen Genorten nimmt z.T. sehr hohe Werte an; der Maximalwert wurde mit 62,9 % gemessen.

Die Trennung in funktionell männliche und weibliche Blüten und ihr Erscheinen in zeitlich mehr oder weniger stark getrennten Blühphasen bedeutet eine erhebliche Einschränkung der Möglichkeiten der Zufallspaarung. Auf der Basis von Berechnungen mit der Pollenwolken-Methode wurde festgestellt, daß einige Bäume gegenüber einem Paarungspartner die Funktion sowohl als Pollenspender als auch als Pollenrezeptor übernehmen, andere Bäume hingegen auf nur eine der beiden Sexualfunktionen beschränkt bleiben. Auf der Ebene des Bestandes fallen einige Bäume als starke Pollenspender auf, während andere diesbezüglich kaum oder überhaupt nicht in Erscheinung treten.

Bei einer Untersuchung der Verbreitung von Markerallelen im Bestand „Forstbotanischer Garten“ lag der Schwerpunkt auf der Frage, ob sich beobachtete Verteilungen mit dem Blühverhalten sowie dem Abstand zwischen dem jeweiligen Pollenspender und seinen potentiellen Paarungspartnern erklären lassen. Dies trifft in der Regel zu, wobei sich jedoch zeigt, daß die Existenz komplementärer Blühphasen allein auch bei benachbarten Bäumen nicht immer eine erfolgreiche Paarung sichert.

Im letzten Teil dieses Abschnitts werden zwei Methoden vorgestellt, die für eine Analyse der Zusammensetzung von Pollenwolken aus den Beiträgen möglicher Polleneltern eingesetzt werden können.

In **KAPITEL 5** wird beschrieben, welche Schlußfolgerungen sich aus den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit für praktische Beerntungsmaßnahmen von Baumschulen ergeben. Unter der Voraussetzung, daß eine hohe genetische Variabilität als eine Qualitätseigenschaft im Saatgut gewünscht wird und die in dem Erntebestand enthaltene genetische Information möglichst vollständig in dem Vermehrungsgut repräsentiert sein soll, wird eine gleichmäßige Beerntung so vieler Samenbäume wie möglich empfohlen.

Summary

The subject of the presented dissertation is the reproduction system of field maple (*Acer campestre* L.). As a typical plant of forest margins, hedges and related communities, field maple is characterized by relatively small population sizes, which qualifies it as an outstanding object for analyzing the pollen distribution and mating system. The emphasis of this study lies on the investigation of these two aspects of the reproduction system, attaching particular importance to connecting population genetic data and observations of flower phenology. Since field maple is an economically interesting plant for horticulture and landscape design and is propagated by seed, the results are relevant for the practice of seed harvest.

The dissertation is divided into five chapters. In **CHAPTER 1** an introduction to the problems of the study is given. Field maple is characterized with respect to its geographical distribution, its habitat requirements, ecological importance, and economic relevance. In the literature only a few reports about the reproduction system of *A. campestre* are to be found; these refer mainly to flower morphology and in a few cases to observations of flower phenology as well. To date, population genetic studies on some species of the family *Aceraceae* have been conducted, but so far field maple was not among them.

In **CHAPTER 2** the investigated stands are described. Both the stand "Forstbotanischer Garten" and the stand "Gartetal" originated from plantations. While the 31 individuals of the stand "Forstbotanischer Garten" occur in a hedge-like structure, the 87 trees of the stand "Gartetal" are for the most part planted in a row of about 1.5 km in length along a bike path.

CHAPTER 3 deals with genetic inventories of enzyme gene loci. The basis of the investigations is the inheritance analysis of six enzyme systems, which were studied with the technique of horizontal starch gel electrophoresis. Within the scope of this analysis, ten polymorphic gene loci totalling 33 alleles were identified. During the course of the further investigations, evidence was found for the existence of null alleles at five loci. The following genetic inventory was conducted for all adult trees of both stands as well as for samples of their seeds, which were collected directly from the plants. For the stand "Forstbotanischer Garten", progenies of two successive reproduction periods were investigated. In order to find out whether the genetic variation at the analyzed enzyme gene loci differed between the two years, the progenies of 14 trees that could be harvested in both vegetation periods were

compared. In the sample of the entire seeds, only slight differences were discovered with respect to allele frequencies. Comparing the genotypic structures of individual progenies, significant differences were observed among the seeds of seven trees. With one exception these concerned only single gene loci.

CHAPTER 4 begins with a presentation of observations of flower morphology, the composition of the inflorescences, and flower phenology in the stand "Forstbotanischer Garten" in two vegetation periods (**section 4.1**). The flowers of field maple are characterized by the reduction of either one of the two sexes and are therefore functionally unisexual. The flowers are arranged in inflorescences, and the flowering process follows a characteristic scheme. In combination with the position of the male and female flowers, it leads to an individual pattern of successive phases of male flowering, female flowering or flowering of both sexes within inflorescences. In 1999 and 2000, the flower phenology in the stand "Forstbotanischer Garten" was observed. It appeared that the spatial and temporal distribution of flowers of the varying sexes leads to the formation of phases with male flowers, female flowers or flowers of both sexes on the level of the individual tree as well. The results are presented in a graph and similar and different features of the two flowering periods are described in detail. In analyzing the sexual function of the trees, it appeared that in many individuals one of the two sexes is more prominent, so that the trees can be described as accentuating the male or female sex.

In **section 4.2**, the results of field experiments are presented, that were designed to study the importance of wind as a pollen vector for field maple, which is classified as an insect-pollinated species. Noticeable indications of pollen transport by wind were obtained, even though it seems to be less effective than pollen transported by insects. The ability of *A. campestre* to self-fertilize was demonstrated, whereas apomixis as a mode of asexual reproduction could not be verified.

Section 4.3 deals with gene flow by pollen within stands. Transport distances of effective pollen were calculated by means of both paternity analysis and the analysis of the distribution of rare alleles in progenies. The results of both methods indicate a pattern of substantially restricted transport distances of effective pollen in field maple. A comparison with allele frequencies of individual effective pollen clouds of selected trees of the stand "Gartetal" illustrates the existence of effective mechanisms restricting self-fertilization and supporting outcrossing. In addition to a preference for matings among neighbors, an efficient mechanism for long-distance transport of pollen is demonstrated. Studying the frequencies of genotypes among progenies of different parts of the tree crowns utilizing the available allozyme markers, an inhomogeneity of individual pollen clouds was verifiable only exceptionally and at single gene loci.

In **section 4.4** the mating system of field maple is characterized. Estimation of individual rates of selfing or, conversely, outcrossing was conducted using four different methods. The multilocus exclusion procedure depends on the identification of alleles in seeds, for which the paternity of the seed tree can be ruled out, and leads to estimates of maximum selfing rates. The method according to RITLAND and JAIN (1981) is based on the assumptions of the mixed mating model, but they apply only to a limited extent to field maple, whose mating system strongly differs from a system based on random mating. Estimates calculated with RITLAND's computer program led to biologically unreasonable values for outcrossing rates of more than 100 % for many trees. Therefore this method

appears to be impractical for estimating selfing rates of field maple. A third procedure, which utilizes unique or rare alleles for estimating rates of selfing or outcrossing, naturally can be employed only for a few trees of a studied collective.

In the context of this dissertation, a method for estimating maximum selfing rates based on the calculation of individual effective pollen clouds was developed ("pollen cloud method"). A combination of this method and the multilocus exclusion procedure is regarded as a good possibility for estimating individual maximum selfing rates. 89 estimates ranged between 0 % (complete outcrossing) and 78.6 %. Besides estimating individual selfing rates, the pollen cloud method allows estimation of maximum pollen contributions of any potential pollen parent to the pollen cloud of a seed parent. Calculations for the stand "Forstbotanischer Garten" reveal a clear dependency between the extent of the pollen contribution and the distance to the seed tree. Examples of direct neighbors without mating contact, however, clarify that additional factors must have an influence on mating success. In none of the stands was a correlation determined between maximum selfing rates and the proportion of empty seeds.

The analysis of the structures of individual effective pollen clouds shows that the mating system of field maple deviates substantially from a system of random mating. The mean differentiation δ , which specifies how strongly the pollen cloud of a tree is differentiated on the average from its complement consisting of all other trees of the stand, amounts to 12.6 % in 1998 and 11.9 % in 1999 for the stand "Forstbotanischer Garten" and 16.2 % for the stand "Gartetal", considering all ten gene loci. The differentiation D_j of individual pollen clouds at single gene loci partially assumes very high values; the maximum value was determined to be 62.9 %.

The separation of functionally male and female flowers and their appearance in temporally more or less distinct flowering phases means a substantial limitation of random mating. On the basis of calculations employing the pollen cloud method, it was determined that some trees function both as pollen donor and pollen receptor with regard to a mating partner, while others remain confined to one of the two sexual functions. On the level of the stand, some trees excel as strong pollen donors, while others appear only rarely or not at all as pollen donors.

In a study of the distribution of marker alleles in the stand "Forstbotanischer Garten", emphasis lay on the question whether observed distributions of these alleles can be explained by the flowering phenology and the distance between a particular pollen donor and its potential mating partners. Generally this is the case but it is evident, that the existence of complementary flowering phases alone will not always ensure a successful mating even between neighboring trees. In the last part of this section, two methods are introduced that can be utilized for an analysis of the composition of a pollen cloud, resulting from the contributions of different pollen donors.

In **CHAPTER 5**, conclusions for practical measures of seed harvesting conducted by tree nurseries are described. Provided that a high genetic variability is desired as a quality trait of seed and that the genetic information of the harvested stand is supposed to be represented in the propagated material, a homogenous harvest of as many seed trees as possible is recommended.

Literaturverzeichnis

- ADAMS, W. T. 1992. Gene dispersal within forest tree populations. *New Forests* 6, 217-240.
- ADAMS, W. T. and BIRKES, D. S. 1991. Estimating mating patterns in forest tree populations. In: FINESCHI, S., MALVOLTI, M. E., CANNATA, F. and HATTEMER, H. H. (eds.): *Biochemical Markers in the Population Genetics of Forest Trees*. SPB Acad. Pub. bv, The Hague, 157-172.
- ADAMS, W. T., GRIFFIN, A. R., and MORAN, G. F. 1992. Using paternity analysis to measure effective pollen dispersal in plant populations. *Am. Nat.* 140, 762-780.
- ANONYMUS 1987. *Handwörterbuch des deutschen Aberglaubens*. Hrsg.: BÄCHTOLD-STÄUBLI, H. unter Mitwirkung von HOFFMANN-KRAYER, E. Verlag Walter de Gruyter, Berlin, New York.
- BALLAL, S. R., FORÉ, S. A., and GUTTMAN, S. I. 1994. Apparent gene flow and genetic structure of *Acer saccharum* subpopulations in forest fragments. *Can. J. Bot.* 72, 1311-1315.
- BARKER, P. A., FREEMAN, D. C., and HARPER, K. T. 1982. Variation in the breeding system of *Acer grandidentatum*. *Forest Sci.* 28, 563-572.
- CAMPBELL, D. R. 1991. Comparing pollen dispersal and gene flow in a natural population. *Evolution* 45, 1965-1968.
- COOPER, R. E. 1958. The field maple and masers. *Scottish Forestry* 12, 83-88.
- CRUDEN, R. W. and HERMANN-PARKER, S. M. 1977. Temporal dioecism: An alternative to dioecism? *Evolution* 31, 863-866.
- CRUZAN, M. B., HAMRICK, J. L., ARNOLD, M. L., and BENNETT, B. D. 1994. Mating system variation in hybridizing irises: effects of phenology and floral densities on family outcrossing rates. *Heredity* 72: 95-105.
- DARLINGTON, C. D. and WYLIE, A. P. 1955. *Chromosome Atlas of Flowering Plants*. George Allen & Unwin LTD, London.
- DE JONG, P. C. 1976. Flowering and sex expression in *Acer* L. A biosystematic study. *Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen, Nederland*.
- DE SOUSA, V. A. 2000. *Population Genetic Studies in Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. Cuvillier-Verlag, Göttingen.
- ELLSTRAND, N. C. and MARSHALL, D. L. 1985. Interpopulation gene flow by pollen in wild radish, *Raphanus sativus*. *Am. Nat.* 126, 606-616.
- EL-KASSABY, Y. A., MEAGHER, M. D., and DAVIDSON, R. 1993. Temporal variation in the outcrossing rate in a natural stand of western white pine. *Silvae Genetica* 42, 131-135.
- FINESCHI, S., GILLET, E., and MALVOLTI, M. E. 1990. Genetics of sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.). III. Genetic analysis of zymograms of single tree offspring. *Silvae Genetica* 39, 188-194.

- FINKELDEY, R. 1992. Inheritance of isozyme phenotypes of the native *Paulownia* spp. in Taiwan. *Journal of Heredity* 83, 140-143.
- FINKELDEY, R. 1995. Homogeneity of pollen allele frequencies of single seed trees in *Picea abies* (L.) Karst. plantations. *Heredity* 74, 451-463.
- FINKELDEY, R. (im Druck). Genetische Untersuchungen zur Reproduktion von Teak (*Tectona grandis* L. f.) in Thailand.
- FINKELDEY, R., DE GUZMAN, N., and CHANGTRAGOON, S. 1999. The mating system of *Pterocarpus indicus* Willd. at Mt. Makiling, Philippines. *Biotropica* 31, 525-530.
- FORÉ, S. A., HICKEY, R. J., GUTTMAN, S. I., and VANKAT, J. L. 1992 a. Temporal differences in genetic diversity and structure of sugar maple in an old-growth forest. *Can. J. For. Res.* 22, 1504-1509.
- FORÉ, S. A., HICKEY, R. J., VANKAT, J. L., GUTTMAN, S. I., and SCHAEFER, R. L. 1992 b. Genetic structure after forest fragmentation: a landscape ecology perspective on *Acer saccharum*. *Can. J. Bot.* 70, 1659-1668.
- FRANKEL, R. and GALUN, E. 1977. Pollination mechanisms, reproduction and plant breeding. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- FREYTAG, T. 1998. Genetische Strukturen ausgewählter Buchen und ihrer Nachkommen in einem Buchen-Eichen-Mischbestand. *Forstwiss. Diplomarbeit Univ. Göttingen*.
- FRYXELL, P. A. 1957. Mode of reproduction of higher plants. *Bot. Rev.* 23: 135-233.
- GABRIEL, W. J. 1967. Reproductive behavior in sugar maple: Self-compatibility, cross-compatibility, agamospermy, and agamocarpy. *Silvae Genetica* 16, 165-168.
- GABRIEL, W. J. 1968. Dichogamy in *Acer saccharum*. *Bot. Gaz.* 129, 334-338.
- GEBUREK, TH. and KNOWLES, P. 1992. Ecological-genetic investigations in environmentally stressed mature sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) populations. *Water, Air, and Soil Pollution* 62, 261-268.
- GEHLE, TH. 1999. Reproduktionssystem und genetische Differenzierung von Stieleichenpopulationen (*Quercus robur*) in Nordrhein-Westfalen. *Göttinger Forstgenetische Berichte* Nr. 24.
- GLEESON, S. K. 1982. Heterodichogamy in walnuts: inheritance and stable ratios. *Evolution* 36, 892-902.
- GILLET, E. M. 1998. GSED - Genetic Structures from Electrophoresis Data. User's Manual. Version 1.1, 48 Seiten, Göttingen.
- GILLET, E. 1991. Genetic analysis using single tree progenies. In: FINESCHI, S., MALVOLTI, M. E., CANNATA F., and HATTEMER, H. H.(eds.): *Biochemical Markers in the Population Genetics of Forest Trees*. SPB Acad. Pub. bv, The Hague 41-48.
- GILLET, E. M. 1997. Maximum likelihood estimators for the gametic contributions to single-plant progenies. *Biometrics* 53, 214-233.

- GILLET, E. and HATTEMER, H. H. 1989. Genetic analysis of isoenzyme phenotypes using single tree progenies. *Heredity* 63, 135-141.
- GODT, M. J. W. and HAMRICK, J. L. 1993. Patterns and levels of pollen-mediated gene flow in *Lathyrus latifolius*. *Evolution* 7, 98-110.
- GOVINDARAJU, D. R. 1988. Relationship between dispersal ability and levels of gene flow in plants. *Oikos* 52, 31-35.
- GREGORIUS, H.-R. 1974. Genetischer Abstand zwischen Populationen. I. Zur Konzeption der genetischen Abstandsmessung. *Silvae Genetica* 23, 22-27.
- GREGORIUS, H.-R. 1978. The concept of genetic diversity and its formal relationship to heterozygosity and genetic distance. *Math. Biosci.* 41, 253-271.
- GREGORIUS, H.-R. 1989. *Characterization and Analysis of Mating Systems*. Ekopan Verlag, Witzenhausen, Germany.
- GREGORIUS, H.-R. and ROBERDS, J. H. 1986. Measurement of genetical differentiation among subpopulations. *Theor. Appl. Genet.* 71, 413-422.
- HALL, B. A. 1951. The floral anatomy of the genus *Acer*. *Amer. J. Bot.* 38, 793-799.
- HALL, B. A. 1954. Variability in the floral anatomy of *Acer negundo*. *Amer. J. Bot.* 41, 529-532.
- HALL, B. A. 1967. Flower structure and breeding systems in the maples. *The Garden Journal*, 84-89.
- HAMRICK, J. L., GODT, M. J. W., and SHERMAN-BROYLES, S. L. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests* 6, 95-124.
- HAMRICK, J. L. and SCHNABEL, A. 1984. Understanding the genetic structure of plant populations: some old problems and a new approach. In: GREGORIUS, H.-R. (ed). *Population Genetics in Forestry*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 50-70.
- HATTEMER, H. H. 1988. Genressourcen und Genkonservierung. In: *Verh. 5. Arbeitstagung Forum Genetik - Wald - Forstwirtschaft*, Innsbruck 6.-8. Oktober 1987. FBVA-Berichte Nr. 28, Österr. Agrar-Verlag Wien, 43-50.
- HATTEMER, H. H. 1990. Notwendige Bestandteile von Projekten zur Genkonservierung. *Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft Hamburg* 164, 209-221.
- HATTEMER, H. H. 1991. Genetic analysis and population genetics. In: FINESCHI, S., MALVOLI, M. E., CANNATA, F., and HATTEMER, H. H.(eds.): *Biochemical Markers in the Population Genetics of Forest Trees*. SPB Acad. Pub. bv, The Hague 5-22.
- HATTEMER, H. H. 1994. Die genetische Variation und ihre Bedeutung für Wald und Waldbäume. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 12, 953-975.
- HATTEMER, H. H. 1995. Concepts and requirements in the conservation of forest genetic resources. *Forest Genetics* 2, 125-134.

- HATTEMER, H. H., BERGMANN, F. und ZIEHE, M. 1993. Einführung in die Genetik für Studierende der Forstwissenschaft. Frankfurt am Main: J.D. Sauerländer's Verlag.
- HESSE, M. 1979. Ultrastruktur und Verteilung des Pollenkitts in der insekten- und windblütigen Gattung *Acer* (*Aceraceae*). *Pl. Syst. Evol.* 131, 277-289.
- HIBBS, D. E. and FISCHER, B. C. 1979. Sexual and vegetative reproduction of striped maple (*Acer pensylvanicum* L.). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 106, 222-227.
- HOFFMANN, E. 1960. Der Ahorn: Wald-, Park- und Straßenbaum. VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag.
- IVEY, C. T. and WYATT, R. 1999. Family outcrossing rates and neighborhood floral density in natural populations of swamp milkweed (*Asclepias incarnata*): potential statistical artifacts. *Theor. Appl. Genet.* 98, 1063-1071.
- KIM, Z.-S. 1979. Inheritance of leucine aminopeptidase and acid phosphatase isozymes in beech (*Fagus sylvatica* L.). *Silvae Genetica* 28, 68-71.
- LEINEMANN, L. and BENDIXEN, K. 1999. Inheritance of isozyme variants in field maple (*Acer campestre* L.). *Forest Genetics* 6, 73-77.
- LEINEMANN, L., BENDIXEN, K., KOWNATZKI, D. und HATTEMER, H. H. (im Druck). Genetische Untersuchungen an Landschaftsgehölzen im Hinblick auf die Erzeugung und Zertifizierung von Vermehrungsgut.
- LEVIN, D. A. and KERSTER, H. W. 1974. Gene flow in seed plants. *Evolutionary Biology* 7, 139-220.
- LINARES BENSIMÓN, C. 1984. Versuche zur Viabilitätsselektion an Enzym-Genloci bei *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Göttinger Forstgenetische Berichte* Nr. 7.
- MALVOLTI, M. E., TEISSIER DU CROS, E., FINESCHI, S., and PACIUCCI, M. 1991. Biochemical markers in eastern cottonwood (*Populus deltoides* Bartr.). Enzymatic variation in a factorial mating design. In: FINESCHI, S., MALVOLTI, M. E., CANNATA, F., and HATTEMER, H. H.(eds.): *Biochemical Markers in the Population Genetics of Forest Trees*. SPB Acad. Pub. bv, The Hague, 31-40.
- MEAGHER, T. R. 1986. Analysis of paternity within a natural population of *Chamaelirium luteum*. 1. Identification of most-likely male parents. *Am. Nat.* 128, 199-215.
- MILLS, E. 1996. An appreciation and natural history of the English field maple (*Acer campestre* L.). *Arboricultural Journal* 20, 405-410.
- MÜLLER (-STARCK), G. 1976. A simple method of estimating rates of self-fertilization by analysing isozymes in tree seeds. *Silvae Genetica* 25, 15-17.
- MÜLLER (-STARCK), G. 1977 a. Cross-fertilization in a conifer stand inferred from enzyme gene-markers in seeds. *Silvae Genetica* 26, 223-226.
- MÜLLER (-STARCK), G. 1977 b. Untersuchungen über die natürliche Selbstbefruchtung in Beständen der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) und Kiefer (*Pinus sylvestris* L.). *Silvae Genetica* 26, 207-217.

- MÜLLER-STARCK, G. 1991: 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. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main, 20-37.
- MÜLLER-STARCK, G. 1992. Genetic control and inheritance of isoenzymes in poplars of the Tacamahaca section and hybrids. *Silvae Genetica* 41, 87-95.
- MÜLLER-STARCK, G., ZIEHE, M., and HATTEMER, H. H. 1983. Reproductive systems in conifer seed orchards. 2. Reproductive selection monitored at an LAP gene locus in *Pinus sylvestris* L. *Theor. Appl. Genet.* 65, 309-316.
- MÜLLER-STARCK, R. 1996. Genetische Aspekte der Reproduktion der Buche (*Fagus sylvatica* L.) unter Berücksichtigung waldbaulicher Gegebenheiten. *Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, Bd. 135.*
- MURAWSKI, D. A. and HAMRICK, J. L. 1991. The effect of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species. *Heredity* 67, 167-174.
- MURAWSKI, D. A. and HAMRICK, J. L. 1992. Mating system and phenology of *Ceiba pentandra* (*Bombacaceae*) in central Panama. *Journal of Heredity* 83, 401-404.
- MURILLO, O. and HATTEMER, H. H. 1997. Inheritance of isozyme variants of *Alnus acuminata* ssp. *arguta* (Schlectendal) Furlow. *Silvae Genetica* 46, 51-55.
- NEI, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 70, 3321-3323.
- NITSCH, C. 1993. Honigtauerzeuger auf Laubbäumen (Teil 1). *Bienenpflege* 5, 147-151.
- PAPAGEORGIOU, A.C. 1995. Genetische Untersuchungen zur Züchtung und Generhaltung bei der Mittelmeerzypresse (*Cupressus sempervirens* L.) in Griechenland. *Göttinger Forstgenetische Berichte* Nr. 18.
- PASSARGE, H. 1954. Grundlagen und Aufgaben einer forstlich angewandten Arealkunde. *Archiv f. Forstwesen* 3, 694-705.
- PASTORINO, M. J. 2000. Genetic Variation and Reproduction system of *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Florin et Boutelje, a cypress endemic to the Andean-Patagonian forest. Cuvillier-Verlag, Göttingen.
- PAX, F. 1885. Monographie der Gattung *Acer*. *Botanische Jahrbücher* 6, 287-374.
- PERRY, D. J. and KNOWLES, P. 1989. Allozyme variation in sugar maple at the northern limit of its range in Ontario, Canada. *Can. J. For. Res.* 19, 509-514.
- PERRY, D. J. and KNOWLES, P. 1991. Spatial genetic structure within three sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) stands. *Heredity* 66, 137-142.
- PIRC, H. 1994. *Ahorne*. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- PROCTOR, M. and YEO, P. 1972. *The pollination of flowers*. Taplinger Pub. Co. Inc. N. Y.

- REIS, J. 1996. Forstliches Vermehrungsgut (Baum- und Straucharten) - Problembereiche aus der Sicht einer Baumschule. In: MÜLLER-STARCK, G. (Hrsg.). Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft, ecomed, 250-258.
- RITLAND, K. 1994. Multilocus mating system program (MLTR version 1.1). Department of Botany, University of Toronto.
- RITLAND, K. and JAIN, S. K. 1981. A model for the estimation of outcrossing rates and gene frequencies using n independent loci. *Heredity* 47, 35-52.
- ROHMEDER, E. 1952. Untersuchungen über die Verteilung der Geschlechter bei den Blüten von *Fraxinus excelsior*. *Forstw. Cbl.* 71, 17-29.
- ROSS, M. D. 1984 a. Evolution of outbreeding systems. In : GREGORIUS, H.-R. (ed.). *Lecture Notes in Biomathematics*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- ROSS, M. D. 1984 b. Die Bedeutung der Sexualsysteme von Waldbaumarten. *Forstarchiv*, 55. Jg, 183-185.
- RUSANEN, M., VAKKARI, P., and BLOM, A. 2000. Evaluation of the Finnish gene-conservation strategy for norway maple (*Acer platanoides* L.) in the light of allozyme variation. *Forest Genetics* 7, 155-165.
- SCHLESSMAN, M. A. 1986. Interpretation of evidence for gender choice in plants. *Am. Nat.* 128, 416-420.
- SCHNABEL, A. and HAMRICK, J. L. 1995. Understanding the population genetic structure of *Gleditsia triacanthos* L.: The scale and pattern of pollen gene flow. *Evolution* 49, 921-931.
- SCHOLZ, E. 1960. Blütenmorphologische und -biologische Untersuchungen bei *Acer pseudoplatanus* L. und *Acer platanoides* L. *Der Züchter* 30, 11-16.
- SIMON, J.-P., PAYETTE, Y., and LONGPRÉ, M.-H. 1995. Comparative analysis of the genetic composition of canopy and juvenile sugar maple individuals (*Acer saccharum*) in an old-growth forest in southern Quebec as related to anthropogenic disturbance. *Can. J. For. Res.* 25, 743-752.
- SIREGAR, I. Z. 2000. Genetic aspects of the reproductive system of *Pinus merkusii* Jungh. et de Vriese in Indonesia. Cuvillier Verlag, Göttingen.
- SMITH, C. C. 1981. The facultative adjustment of sex ratio in lodgepole pine. *Am. Nat.* 118, 297-305.
- SMYTH, C. A. and HAMRICK, J. L. 1987. Realized gene flow via pollen in artificial populations of musk thistle, *Carduus nutans* L. *Evolution* 41, 613-619.
- STACY, E. A., HAMRICK, J. L., NASON, J. D., HUBBELL, S. P., FOSTER, R. B., and CONDIT, R. 1996. Pollen dispersal in low-density populations of three neotropical tree species. *Am. Nat.* 148, 275-298.
- STRASBURGER: Lehrbuch der Botanik. 1983. begr. von STRASBURGER, E., NOLL, F., SCHENCK, H. und SCHIMPER, A. F. W. Neubearbeitet von DENFFER, D. VON, ZIEGLER, H., EHRENDROFER, F. und BRESINSKY, A. 32. Auflage. Gustav Fischer Verlag Stuttgart, New York.
- SULLIVAN, J. R. 1983. Comparative reproductive biology of *Acer pensylvanicum* and *A. spicatum* (Aceraceae). *Amer. J. Bot.* 70, 916-924.

- TAYLOR, W. R. 1920. A morphological and cytological study of reproduction in the genus *Acer*. Contrib. Bot. Lab. Morris Arbor. Univ. Pennsylvania 5, 112-138.
- VOGLER, P. 1906. Der Verlauf des Blühens von *Acer platanoides* L. im Stadtpark von St. Gallen. Jahrbuch der St. Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft für das Vereinsjahr 1905, 344-353.
- WAGNER, JR., W. H. 1975. Notes on the floral biology of box-elder (*Acer negundo*). Michigan Bot. 14, 73-82.
- WANG, K. 2001. Gene flow and mating system in European beech (*Fagus sylvatica* L.). Cuvillier Verlag, Göttingen.
- WEISER, F. 1973. Beitrag zur Klärung blütenbiologischer Fragen bei *Acer pseudoplatanus* L.. In: BENCAT, F. (ed.). International Symposium on Biology of Woody Plants (NITRA, May 10th-17th), Bratislava, 83-88.
- WILKS, J. H. 1972. Trees of the British Isles in History and Legend. Muller, London.
- WITTRICK, V. B. 1886. Ueber die Geschlechtervertheilung bei *Acer plantanoides* L. und einigen anderen *Acer*-Arten. Botan. Centralbl. 25, 55-68.
- YAZDANI, R. and LINDGREN, D. 1991. The impact of self-pollination on production of sound selfed seeds. In: FINESCHI, S., MALVOLI, M. E., CANNATA, F., and HATTEMER, H. H.(eds.): Biochemical Markers in the Population Genetics of Forest Trees. SPB Acad. Pub. bv, The Hague 5-22.
- YOUNG, A. G., WARWICK, S. I., and MERRIAM, H. G. 1993. Genetic variation and structure at three spatial scales for *Acer saccharum* (sugar maple) in Canada and the implications for conservation. Can. J. For. Res. 23, 2568-2578.
- YOUNG, A. G. and MERRIAM, H. G. 1994. Effects of forest fragmentation on the spatial genetic structure of *Acer saccharum* Marsh. (sugar maple) populations. Heredity 72, 201-208.
- ZIEHE, M. 1999. Koordinatorenbericht zum Verbundprojekt Veränderungsdynamik von Waldökosystemen. Abschlußbericht 1998 Teil 1: Projektbereich C. Langfristige Veränderungstendenzen. Selbstverlag des Forschungszentrums Waldökosysteme der Universität Göttingen, 115 ff.
- ZIEHE, M., GREGORIUS, H.-R. und HERZOG, S. 1995: Populationsgröße, genetische Variation und Anpassung - Betrachtungen zu Risiken für die forstliche Praxis bei der Bestandesbegründung. In: MAURER, W. und TABEL, U. (Hrsg.): Genetik und Waldbau unter besonderer Berücksichtigung der heimischen Eichenarten. - Tagungsbericht über die 22. Intern. Tagung der ArGe Forstgenetik, Forstplanzenzüchtung, Neustadt, Okt. 1994, 180-201.
- ZIEHE, M., STARKE, R., HATTEMER, H. H. und TUROK, J. 1998. Genotypische Strukturen in Buchen-Altbeständen und ihren Samen. Allg. Forst- u. J.-Ztg., 169, 91-99.

Anhang

Anhang I: Ergebnisse der Vererbungsanalyse von Enzymsystemen

Tab. 3.10: Ergebnisse der Vererbungsanalyse für Isoenzyme der **Phosphoglucose-Isomerase** in Zone B (**PGI-B**). Für den Test auf Homogenität der beobachteten und erwarteten Genotyphäufigkeiten unter den Nachkommen wurden der χ^2 -Test und der G-Test eingesetzt. Die Berechnung erfolgte nach dem von GILLET (1997) entwickelten Verfahren. Signifikanzlevel: 0,05 (*), 0,01 (**), 0,001 (***). In den Spalten für χ^2 und G sind die Überschreitungswahrscheinlichkeiten dieser Prüfgrößen angegeben. Die Bezeichnung der Bäume besteht aus einem Kürzel für den Bestand und dem Jahr ihrer Beerntung: B98 = „Botanischer Garten“ 1998, B99 = „Botanischer Garten“ 1999; G = „Gartetal“ 1998. SE = Genotyp des Samenelterns; N = Gesamtzahl der pro Baum untersuchten Samen; N12, N22 etc. = Anzahl der Samen mit dem Genotyp 12, 22 etc.

Baum	χ^2	G	SE	N	N12	N22	N23	N24	N25	N33	N34	N35	N44	N45	N55
98-1	0,217	0,206	24	60		2		33	6				17	2	
B98-3	0,303	0,302	24	34				20					14		
B98-5	0,877	0,666	24	50		2		26					21	1	
B98-6	0,906	0,593	24	45	1	6		22					15	1	
B98-14	0,715	0,715	24	30				16					14		
B98-23	0,847	0,638	24	30	1	3		13					13		
B98-27	0,551	0,353	24	14				8					5	1	
B99-1	0,868	0,866	24	30		4		11	2				12	1	
B99-3	0,068	0,065	24	30				10					20		
B99-5	0,847	0,638	24	30		1		13					15	1	
B99-6	0,864	0,862	24	30		2		11	1				15	1	
B99-11	0,144	0,142	24	30				19					11		
B99-14	0,105	0,027*	24	30				18					9	3	
B99-23	0,666	0,341	24	30		3		16					9	2	
B99-31	0,911	0,701	24	30		1		15					13	1	
G-12	0,792	0,422	24	29				3	13				11	2	
G-27	0,792	0,422	24	29				3	13	2			11		
G-5	0,856	0,851	25	30				3	8	9				4	6
G-40	0,343	0,125	25	30				2	3	8	1			16	
B99-22	1,000	1,000	34	26								13	13		
G-42	0,426	0,295	34	29				1			3	10	15		
G-47	0,025*	0,022*	34	20								15	5		
G-82	0,919	0,800	34	30				1	2		3	11	12		
B98-16	0,549	0,547	45	30									17	12	1
B98-25	0,834	0,626	45	45					1				23	20	1
B99-16	0,144	0,142	45	30									19	11	
B99-25	0,709	0,704	45	30				1	2				16	10	1
G-3	0,237	0,235	45	35									14	21	
G-4	0,572	0,198	45	35					3				10	18	4
G-14	0,060	0,035*	45	29				1					8	20	
G-17	0,895	0,684	45	39				1					5	20	13
G-18	0,847	0,638	45	30								1	12	13	4
G-23	0,714	0,522	45	30				1					9	17	3
G-25	0,766	0,765	45	30									8	17	5
G-38	0,108	0,012*	45	30				5					9	16	
G-45	0,830	0,693	45	27				2	2			1	6	14	2
G-54	0,637	0,263	45	30					3			1	3	11	12

Baum	X ²	G-Test	SE	N	N11	N12	N22
B98-7	0,195	0,183	12	15	3	4	8
B98-16	0,936	0,935	12	30	7	14	9
B98-18	0,698	0,697	12	50	2	28	20
B98-26	0,261	0,257	12	45	6	28	11
B98-27	0,285	0,282	12	14		9	5
B99-7	0,014*	0,011*	12	30	4	7	19
B99-12	0,344	0,340	12	30	8	11	11
B99-13	1,000	1,000	12	30	5	15	10
B99-15	0,766	0,765	12	30	5	13	12
B99-16	0,344	0,340	12	30	9	11	10
B99-18	0,549	0,547	12	30	4	18	8
B99-22	0,695	0,695	12	26		12	14
B99-26	0,091	0,085	12	30	4	9	17
G-16	1,000	1,000	12	30	7	15	8
G-17	0,891	0,891	12	39	6	18	15
G-18	0,189	0,183	12	30	6	20	4
G-19	0,936	0,935	12	30	6	16	8
G-20	0,856	0,856	12	29	3	13	13
G-21	0,936	0,935	12	30	4	14	12
G-25	0,189	0,183	12	30	3	20	7
G-40	0,144	0,142	12	30		19	11
G-45	0,549	0,547	12	30	6	12	12

Tab. 3.11: Ergebnisse der Vererbungsanalyse für Isoenzyme der **Phosphoglucomutase** in Zone B (**PGM-B**). Für den Test auf Homogenität der beobachteten und erwarteten Genotyphäufigkeiten unter den Nachkommen wurden der X²-Test und der G-Test eingesetzt. Die Berechnung erfolgte nach dem von GILLET (1997) entwickelten Verfahren. Signifikanzlevel: 0,05 (*), 0,01 (**), 0,001 (***). In den Spalten für X² und G sind die Überschreitungswahrscheinlichkeiten dieser Prüfgrößen angegeben. Die Bezeichnung der Bäume besteht aus einem Kürzel für den Bestand und dem Jahr ihrer Beerntung: B98 = „Botanischer Garten“ 1998, B99 = „Botanischer Garten“ 1999; G = „Gartetal“ 1998. SE = Genotyp des Samenelterns; N = Gesamtzahl der pro Baum untersuchten Samen; N11, N12 etc. = Anzahl der Samen mit dem Genotyp 11, 12 etc.

Tab. 3.12: Ergebnisse der Vererbungsanalyse für Isoenzyme der **Phosphoglucomutase** in Zone C (**PGM-C**). Für den Test auf Homogenität der beobachteten und erwarteten Genotyphäufigkeiten unter den Nachkommen wurden der X²-Test und der G-Test eingesetzt. Die Berechnung erfolgte nach dem von GILLET (1997) entwickelten Verfahren. Signifikanzlevel: 0,05 (*), 0,01 (**), 0,001 (***). In den Spalten für X² und G sind die Überschreitungswahrscheinlichkeiten dieser Prüfgrößen angegeben. Die Bezeichnung der Bäume besteht aus einem Kürzel für den Bestand und dem Jahr ihrer Beerntung: B98 = „Botanischer Garten“ 1998, B99 = „Botanischer Garten“ 1999; G = „Gartetal“ 1998. SE = Genotyp des Samenelterns; N = Gesamtzahl der pro Baum untersuchten Samen; N11, N12 etc. = Anzahl der Samen mit dem Genotyp 11, 12 etc.

Baum	X ²	G-Test	SE	N	N11	N12	N13	N22	N23	N33
B98-3	0,972	0,972	12	34	2	3	15		14	
B99-3	0,606	0,579	12	30	4	1	13		12	
G-3	1,000	1,000	12	35	2	9	9	6	9	
G-5	0,736	0,719	12	30	9	11	6	2	2	
G-15	0,367	0,342	12	30	9	7	3	1	10	
G-16	0,343	0,334	12	30	10	5	5		10	
G-17	0,638	0,628	12	39	7	4	11	2	15	
G-27	0,988	0,987	12	30	7	9	5	2	7	
G-40	0,003**	0,000***	12	30	14	4	12			
B98-1	0,587	0,586	13	60	20		26			14
B98-5	0,912	0,912	13	49	10		23			16
B98-6	0,796	0,424	13	45	10	2	22			11
B98-7	0,565	0,560	13	14	3		9			2
B98-9	0,972	0,972	13	70	19		34			17
B98-16	0,936	0,935	13	30	1		16			13
B98-23	1,000	1,000	13	30	7		15			8
B99-1	0,936	0,935	13	30	10		14			6
B99-5	0,936	0,935	13	30	5		14			11
B99-6	0,936	0,935	13	30	8		14			8
B99-7	0,766	0,765	13	30	7		17			6
B99-8	0,234	0,226	13	22	4		15			3
B99-9	0,344	0,340	13	30	8		19			3
B99-12	0,936	0,935	13	30	12		16			2
B99-13	0,806	0,797	13	30	8	1	11		3	7
B99-15	0,996	0,996	13	30	4	3	12		4	7
B99-16	1,000	1,000	13	30	2		15			13
B99-23	0,936	0,935	13	30	8		16			6
B99-24	0,189	0,183	13	30	16		10			4

Forts. Tab. 3.12

B99-31	0,766	0,765	13	30	6		13		11	
G-4	0,812	0,810	13	35	10	2	12	2	9	
G-6	0,892	0,681	13	35	10	1	18		6	
G-7	0,091	0,085	13	30	2		21		7	
G-9	0,766	0,765	13	30	1		17		12	
G-14	0,856	0,856	13	29	3		16		10	
G-20	0,430	0,426	13	29	3		11		15	
G-21	0,847	0,638	13	30	2		16	1	11	
G-29	0,706	0,701	13	30	4	3	16	2	5	
G-31	0,902	0,899	13	30	5	6	11	3	5	
G-35	0,283	0,265	13	30	1	3	16	5	5	
G-37	1,000	1,000	13	30	5	6	9	6	4	
G-38	0,795	0,787	13	30	8	2	10	5	5	
G-43	0,534	0,378	13	30	16	1	11		2	
G-44	0,549	0,547	13	30	17		12		1	
G-45	0,273	0,272	13	30	12		18			
G-54	0,344	0,340	13	30	10		19		1	
G-69	0,766	0,765	13	30	9		17		4	
G-70	0,936	0,935	13	30	12		14		4	
G-1	0,881	0,879	23	30		15	12	2	1	
G-39	0,430	0,401	23	30		3	10	4	8	5
G-61	0,652	0,644	23	30		17	9	1	2	1

Tab. 3.13: Ergebnisse der Vererbungsanalyse für Isoenzyme der **Glutamat-Oxalacetat-Transaminase** in Zone B (**GOT-B**). Für den Test auf Homogenität der beobachteten und erwarteten Genotyphäufigkeiten unter den Nachkommen wurden der χ^2 -Test und der G-Test eingesetzt. Die Berechnung erfolgte nach dem von GILLET (1997) entwickelten Verfahren. Signifikanzlevel: 0,05 (*), 0,01 (**), 0,001 (***). In den Spalten für χ^2 und G sind die Überschreitungswahrscheinlichkeiten dieser Prüfgrößen angegeben. Die Bezeichnung der Bäume besteht aus einem Kürzel für den Bestand und dem Jahr ihrer Beerntung: B98 = „Botanischer Garten“ 1998, B99 = „Botanischer Garten“ 1999; G = „Gartetal“ 1998. SE = Genotyp des Samenelterns; N = Gesamtzahl der pro Baum untersuchten Samen; N11, N12 etc. = Anzahl der Samen mit dem Genotyp 11, 12 etc.

Baum	χ^2	G-Test	SE	N	N11	N12	N22	N25	N55
B98-16	0,430	0,426	25	29			10	18	1
B99-16	0,715	0,715	25	30			14	16	
B99-24	0,715	0,715	25	30			16	14	
G-4	0,040*	0,036*	25	35			9	25	1
G-18	0,715	0,715	25	30			16	14	
G-38	0,144	0,142	25	30			11	19	
G-54	1,000	1,000	25	30			15	15	
G-9	0,335	0,213	15	30	1	11		18	

Tab. 3.14: Ergebnisse der Vererbungsanalyse für Isoenzyme der **Glutamat-Oxalacetat-Transaminase** in Zone C (**GOT-C**). Für den Test auf Homogenität der beobachteten und erwarteten Genotyphäufigkeiten unter den Nachkommen wurden der χ^2 -Test und der G-Test eingesetzt. Die Berechnung erfolgte nach dem von GILLET (1997) entwickelten Verfahren. Signifikanzlevel: 0,05 (*), 0,01 (**), 0,001 (***). In den Spalten für χ^2 und G sind die Überschreitungswahrscheinlichkeiten dieser Prüfgrößen angegeben. Die Bezeichnung der Bäume besteht aus einem Kürzel für den Bestand und dem Jahr ihrer Beerntung: B98 = „Botanischer Garten“ 1998, B99 = „Botanischer Garten“ 1999; G = „Gartetal“ 1998. SE = Genotyp des Sameneiters; N = Gesamtzahl der pro Baum untersuchten Samen; N11, N12 etc. = Anzahl der Samen mit dem Genotyp 11, 12 etc.

Baum	χ^2	G-Test	SE	N	N11	N12	N13	N22	N23	N33
G-29	0,936	0,935	12	30	8	14		8		
G-31	0,534	0,378	12	30	6	11	1	12		
G-35	0,549	0,547	12	30	6	12		12		
G-37	0,349	0,238	12	30	3	10		16	1	
G-42	0,978	0,978	12	29	1	10	6	8	4	
G-28	0,962	0,962	13	30	9	7	7		6	1
B98-9	1,000	1,000	23	70				20	35	15
B98-18	0,961	0,961	23	50				22	26	2
B98-27	0,565	0,560	23	14				6	5	3
B99-9	0,936	0,935	23	30				12	16	2
B99-10	0,197	0,129	23	30			1	13	9	7
B99-18	0,549	0,547	23	30				10	18	2
G-21	0,766	0,765	23	30				10	17	3

Tab. 3.15: Ergebnisse der Vererbungsanalyse für Isoenzyme der **Isocitrat-Dehydrogenase** in Zone A (**IDH-A**). Für den Test auf Homogenität der beobachteten und erwarteten Genotyphäufigkeiten unter den Nachkommen wurden der χ^2 -Test und der G-Test eingesetzt. Die Berechnung erfolgte nach dem von GILLET (1997) entwickelten Verfahren. Signifikanzlevel: 0,05 (*), 0,01 (**), 0,001 (***). In den Spalten für χ^2 und G sind die Überschreitungswahrscheinlichkeiten dieser Prüfgrößen angegeben. Die Bezeichnung der Bäume besteht aus einem Kürzel für den Bestand und dem Jahr ihrer Beerntung: G = „Gartetal“ 1998. SE = Genotyp des Sameneiters; N = Gesamtzahl der pro Baum untersuchten Samen; N11, N12 etc. = Anzahl der Samen mit dem Genotyp 11, 12 etc.

Baum	χ^2	G-Test	SE	N	N11	N12	N22
G-1	0,936	0,935	12	30	15	14	1
G-15	0,936	0,935	12	30	8	16	6
G-17	0,534	0,532	12	39	15	23	1

Tab. 3.16 (a): Ergebnisse der Vererbungsanalyse für Isoenzyme der **Aminopeptidasen** in Zone A (**AP-A**). Für den Test auf Homogenität der beobachteten und erwarteten Genotyphäufigkeiten unter den Nachkommen wurden der χ^2 -Test und der G-Test eingesetzt. Die Berechnung erfolgte nach dem von GILLET (1997) entwickelten Verfahren. Signifikanzlevel: 0,05 (*), 0,01 (**), 0,001 (***). In den Spalten für χ^2 und G sind die Überschreitungswahrscheinlichkeiten dieser Prüfgrößen angegeben. Die Bezeichnung der Bäume besteht aus einem Kürzel für den Bestand und dem Jahr ihrer Beerntung: B98 = „Botanischer Garten“ 1998, B99 = „Botanischer Garten“ 1999; G = „Gartetal“ 1998. SE = Genotyp des Sameneiters; N = Gesamtzahl der pro Baum untersuchten Samen; N11, N12 etc. = Anzahl der Samen mit dem Genotyp 11, 12 etc.

Baum	χ^2	G-Test	SE	N	N12	N13	N14	N22	N23	N24	N25	N33	N34	N44
G-1	0,144	0,142	12	30	11			19						
B98-4	0,936	0,935	24	30				12		14				4
B99-4	0,936	0,935	24	30				8		16				6
B99-31	0,430	0,426	24	29				14		11				4
G-44	0,197	0,129	24	30				12		9	1			8
B98-5	0,831	0,517	34	40		2			18	15			3	2
B99-5	0,915	0,795	34	30		1			7	11		1	5	5

Tab. 3.16 (b): Ergebnisse der Vererbungsanalyse für Isoenzyme der **Aminopeptidasen** in Zone A (**AP-A**) für Baum 25 im Bestand „Botanischer Garten“. Der Samenerter ist heterozygot für ein Nullallel; die Genotypen 11 und 10 sind im Zymogramm nicht voneinander unterscheidbar; in diesem speziellen Fall ist es jedoch möglich, die Häufigkeit des Auftretens der beiden Allele des Samenerter (Allele 1 und 0) mit dem Fremdalallel (Allel 2) zu testen. Für den Test auf Homogenität der beobachteten und erwarteten Genotyphäufigkeiten unter den Nachkommen wurden der χ^2 -Test und der G-Test eingesetzt. Signifikanzlevel: 0,05 (*), 0,01 (**), 0,001 (***). In den Spalten für χ^2 und G sind die Überschreitungswahrscheinlichkeiten dieser Prüfgrößen angegeben. Die Bezeichnung der Bäume besteht aus einem Kürzel für den Bestand und dem Jahr ihrer Beerntung: B98 = „Botanischer Garten“ 1998, B99 = „Botanischer Garten“ 1999. SE = Genotyp des Samenerter; N = Gesamtzahl der pro Baum untersuchten Samen; N11, N12 etc. = Anzahl der Samen mit dem Genotyp 11, 12 etc.

Baum	χ^2	G-Test	SE	N	N10/ 11	N20	N12	N13	N14
B98-25	0,364		10	45		24	20		1
B99-25	0,336	0,335	10	30	1	11	15	1	

Tab. 3.17: Ergebnisse der Vererbungsanalyse für Isoenzyme der **Aminopeptidasen** in Zone B (**AP-B**). Für den Test auf Homogenität der beobachteten und erwarteten Genotyphäufigkeiten unter den Nachkommen wurden der χ^2 -Test und der G-Test eingesetzt. Die Berechnung erfolgte nach dem von GILLET (1997) entwickelten Verfahren. Signifikanzlevel: 0,05 (*), 0,01 (**), 0,001 (***). In den Spalten für χ^2 und G sind die Überschreitungswahrscheinlichkeiten dieser Prüfgrößen angegeben. Die Bezeichnung der Bäume besteht aus einem Kürzel für den Bestand und dem Jahr ihrer Beerntung: B98 = „Botanischer Garten“ 1998, B99 = „Botanischer Garten“ 1999; G = „Gartetal“ 1998. SE = Genotyp des Samenerter; N = Gesamtzahl der pro Baum untersuchten Samen; N11, N12 etc. = Anzahl der Samen mit dem Genotyp 11, 12 etc.

Baum	χ^2	G-Test	SE	N	N11	N12	N13	N22	N23	N33
B98-4	0,189	0,183	12	30	5	20		5		
B98-6	0,407	0,404	12	45	2	18		25		
B98-23	0,549	0,547	12	30	4	18		8		
B99-4	0,766	0,765	12	30	5	13		12		
B99-6	0,344	0,340	12	30	2	19		9		
B99-15	0,911	0,701	12	30	5	14		10	1	
B99-19	0,766	0,765	12	30	5	13		12		
B99-22	1,000	1,000	12	26	11	13		2		
B99-23	0,936	0,935	12	30	5	14		11		
B99-24	0,766	0,765	12	30	6	17		7		
B99-31	0,856	0,856	12	29	4	13		12		
G-2	0,178	0,172	12	35	2	12		21		
G-3	0,497	0,494	12	35	1	14		20		
G-8	0,465	0,465	12	30		17		13		
G-13	0,549	0,547	12	30	9	18		3		
G-16	1,000	1,000	12	30	5	15		10		
G-17	0,891	0,891	12	39	13	18		8		
G-18	0,766	0,765	12	30	9	17		4		
G-21	0,549	0,547	12	30	7	18		5		
G-22	0,766	0,765	12	30	5	13		12		
G-24	0,549	0,547	12	30	3	12		15		
G-28	0,985	0,984	12	30	2	13	2	12	1	
G-29	0,706	0,683	12	30	5	11	1	9	4	
G-31	0,504	0,494	12	30	7	8	2	9	4	
G-35	0,434	0,399	12	30	5	9	2	6	8	
G-37	0,302	0,287	12	30	11	6	3	4	6	
G-61	0,608	0,213	12	30	7	12	3	8		
G-72	0,549	0,547	12	30	2	18		10		
G-74	0,344	0,340	12	30	4	19		7		
G-75	0,936	0,935	12	30	10	16		4		
G-39	0,901	0,899	13	29	5	4	13		2	5
B98-1	0,852	0,847	23	57		8	4	20	23	2
B98-18	0,416	0,409	23	50		6	11	17	12	4
B99-1	1,000	1,000	23	30		2	2	11	13	2
B99-11	0,864	0,862	23	30		1	1	16	11	1
B99-18	0,508	0,492	23	30		8	3	9	10	
G-10	0,974	0,973	23	30		3	5	9	11	2
G-27	0,086	0,056	23	30		1	9	9	11	
G-40	0,464	0,452	23	28		9	4	9	5	1

Tab. 3.18: Ergebnisse der Vererbungsanalyse für Isoenzyme der **Aminopeptidasen** in Zone C (**AP-C**). Für den Test auf Homogenität der beobachteten und erwarteten Genotyphäufigkeiten unter den Nachkommen wurden der χ^2 -Test und der G-Test eingesetzt. Die Berechnung erfolgte nach dem von GILLET (1997) entwickelten Verfahren. Signifikanzlevel: 0,05 (*), 0,01 (**), 0,001 (***). In den Spalten für χ^2 und G sind die Überschreitungswahrscheinlichkeiten dieser Prüfgrößen angegeben. Die Bezeichnung der Bäume besteht aus einem Kürzel für den Bestand und dem Jahr ihrer Beerntung: B98 = „Botanischer Garten“ 1998, B99 = „Botanischer Garten“ 1999; G = „Gartetal“ 1998. SE = Genotyp des Samenelterns; N = Gesamtzahl der pro Baum untersuchten Samen; N11, N12 etc. = Anzahl der Samen mit dem Genotyp 11, 12 etc.

Baum	χ^2	G-Test	SE	N	N11	N12	N22
B98-2	0,549	0,547	12	30	6	12	12
B98-4	0,936	0,935	12	30	12	14	4
B99-2	0,549	0,547	12	30	9	12	9
B99-4	0,936	0,935	12	30	9	14	7
B99-22	0,926	0,926	12	26	9	12	5
G-1	0,715	0,715	12	30	16	14	
G-4	0,986	0,986	12	35	14	17	4
G-7	0,344	0,340	12	30	5	19	6
G-8	0,766	0,765	12	30	8	17	5
G-9	1,000	1,000	12	30	6	15	9
G-13	0,936	0,935	12	30	5	16	9
G-15	0,549	0,547	12	30	8	18	4
G-17	0,891	0,891	12	39	14	21	4
G-19	0,936	0,935	12	30	10	16	4
G-21	0,344	0,340	12	30	11	11	8
G-24	0,273	0,272	12	30	12	18	
G-38	0,068	0,065	12	30	20	10	
G-43	0,936	0,935	12	30	12	16	2
G-61	0,465	0,465	12	30	13	17	

Tab. 3.19: Ergebnisse der Vererbungsanalyse für Isoenzyme der **Alkohol-Dehydrogenase** in Zone B (**ADH-B**). Für den Test auf Homogenität der beobachteten und erwarteten Genotyphäufigkeiten unter den Nachkommen wurden der χ^2 -Test und der G-Test eingesetzt. Die Berechnung erfolgte nach dem von GILLET (1997) entwickelten Verfahren. Signifikanzlevel: 0,05 (*), 0,01 (**), 0,001 (***). In den Spalten für χ^2 und G sind die Überschreitungswahrscheinlichkeiten dieser Prüfgrößen angegeben. Die Bezeichnung der Bäume besteht aus einem Kürzel für den Bestand und dem Jahr ihrer Beerntung: B98 = „Botanischer Garten“ 1998, B99 = „Botanischer Garten“ 1999; G = „Gartetal“ 1998. SE = Genotyp des Samenelterns; N = Gesamtzahl der pro Baum untersuchten Samen; N11, N12 etc. = Anzahl der Samen mit dem Genotyp 11, 12 etc.

Baum	χ^2	G-Test	SE	N	N11	N12	N13	N22	N23	N33
B98-6	0,152	0,095	23	45			1	16	28	
B98-7	0,052	0,046*	23	13				10	3	
B98-23	0,465	0,465	23	30				13	17	
B99-6	1,000	1,000	23	30				12	15	3
B99-7	0,189	0,183	23	30				18	10	2
B99-8	0,441	0,437	23	22				12	8	2
B99-22	0,500	0,497	23	26				8	10	8
B99-23	0,936	0,935	23	30				13	16	1
B99-24	0,273	0,272	23	30				18	12	
B99-31	0,847	0,638	23	30		1		12	13	4
G-7	0,715	0,715	23	30				14	16	
G-12	0,650	0,648	23	29				13	12	4
G-14	0,016*	0,014*	23	29				8	21	
G-16	0,549	0,547	23	30				10	18	2
G-17	0,726	0,725	23	39				16	22	1
G-19	0,936	0,935	23	30				12	16	2
G-20	0,124	0,118	23	29				17	9	3
G-21	1,000	1,000	23	30				13	15	2
G-26	0,971	0,971	23	17				7	9	1
G-39	0,847	0,638	23	30			1	8	13	8
G-43	0,936	0,935	23	30				13	14	3
G-44	0,465	0,465	23	30				13	17	
B99-19	0,764	0,753	12	30		14	1	12	3	
G-25	0,346	0,112	12	30	2	10		15	3	
G-27	0,926	0,925	13	28	1	11	5		7	4

Anhang II: Maximale Beiträge von Polleneltern zur Pollenwolke verschiedener Sameneltern im Bestand „Forstbotanischer Garten“ (Kurvenverläufe)

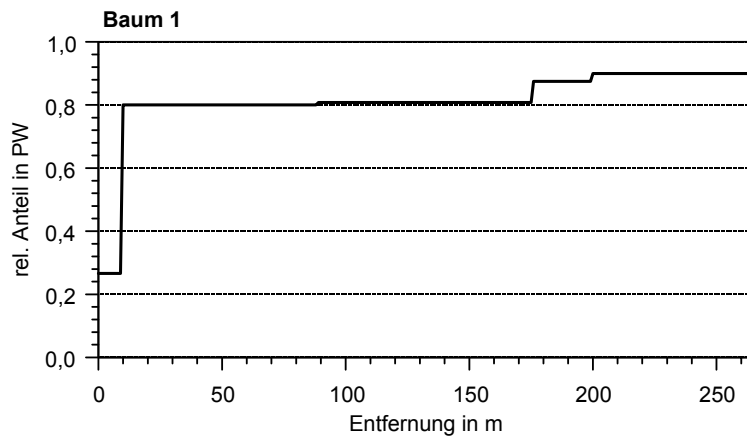


Abb. 4.31: Maximale Beiträge von Polleneltern zur Pollenwolke von Baum 1 in Abhängigkeit von der Entfernung zum Sameneltern. Angegeben ist jeweils der relative Anteil an der Pollenwolke von Baum 1, der in der entsprechenden Entfernung durch die bis dorthin vorkommenden potentiellen Polleneltern erklärt werden kann.

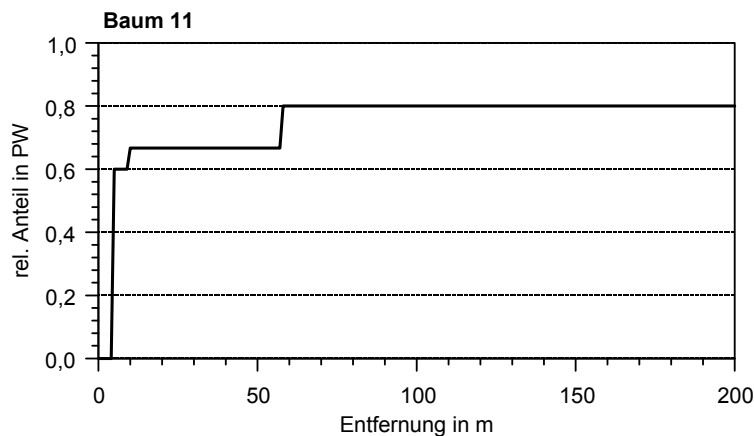


Abb. 4.32: Maximale Beiträge von Polleneltern zur Pollenwolke von Baum 11 in Abhängigkeit von der Entfernung zum Sameneltern. Angegeben ist jeweils der relative Anteil an der Pollenwolke von Baum 11, der in der entsprechenden Entfernung durch die bis dorthin vorkommenden potentiellen Polleneltern erklärt werden kann.

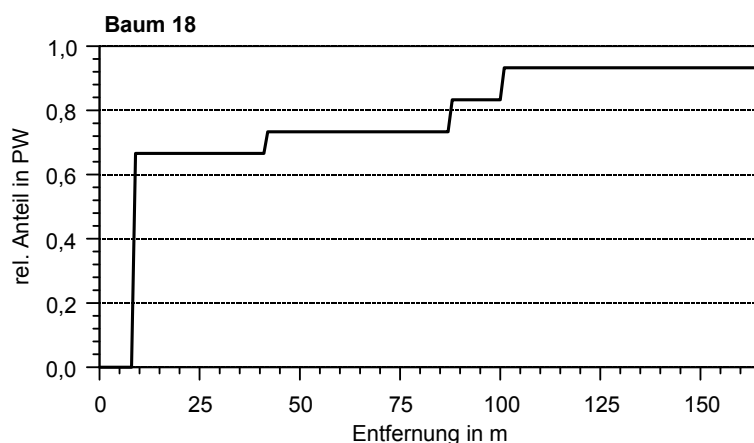


Abb. 4.33: Maximale Beiträge von Polleneltern zur Pollenwolke von Baum 18 in Abhängigkeit von der Entfernung zum Sameneltern. Angegeben ist jeweils der relative Anteil an der Pollenwolke von Baum 18, der in der entsprechenden Entfernung durch die bis dorthin vorkommenden potentiellen Polleneltern erklärt werden kann.

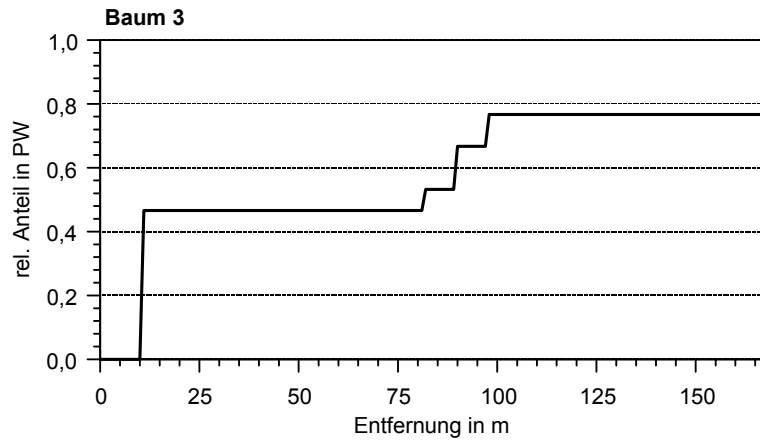


Abb. 4.34: Maximale Beiträge von Polleneltern zur Pollenwolke von Baum 3 in Abhängigkeit von der Entfernung zum Samenerler. Angegeben ist jeweils der relative Anteil an der Pollenwolke von Baum 3, der in der entsprechenden Entfernung durch die bis dorthin vorkommenden potentiellen Polleneltern erklärt werden kann.

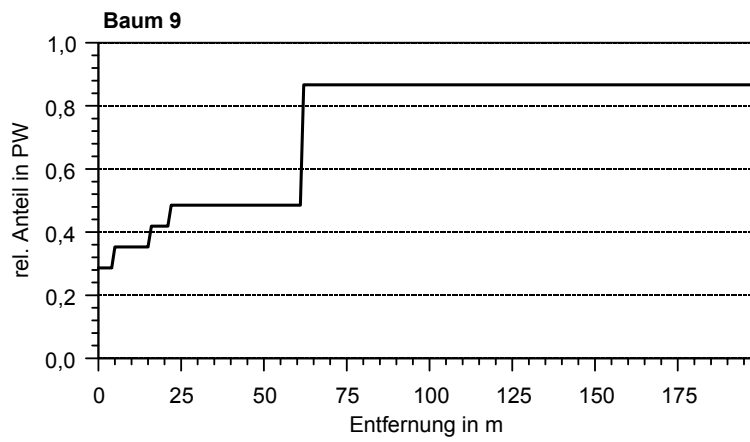


Abb. 4.35: Maximale Beiträge von Polleneltern zur Pollenwolke von Baum 9 in Abhängigkeit von der Entfernung zum Samenerler. Angegeben ist jeweils der relative Anteil an der Pollenwolke von Baum 9, der in der entsprechenden Entfernung durch die bis dorthin vorkommenden potentiellen Polleneltern erklärt werden kann.

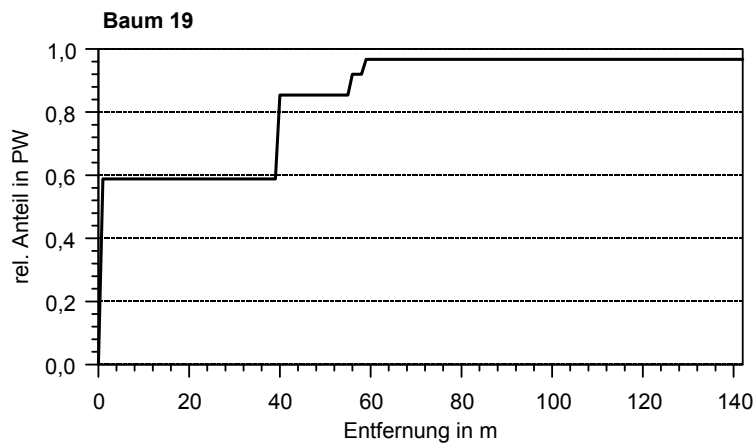


Abb. 4.36: Maximale Beiträge von Polleneltern zur Pollenwolke von Baum 19 in Abhängigkeit von der Entfernung zum Samenerler. Angegeben ist jeweils der relative Anteil an der Pollenwolke von Baum 19, der in der entsprechenden Entfernung durch die bis dorthin vorkommenden potentiellen Polleneltern erklärt werden kann.

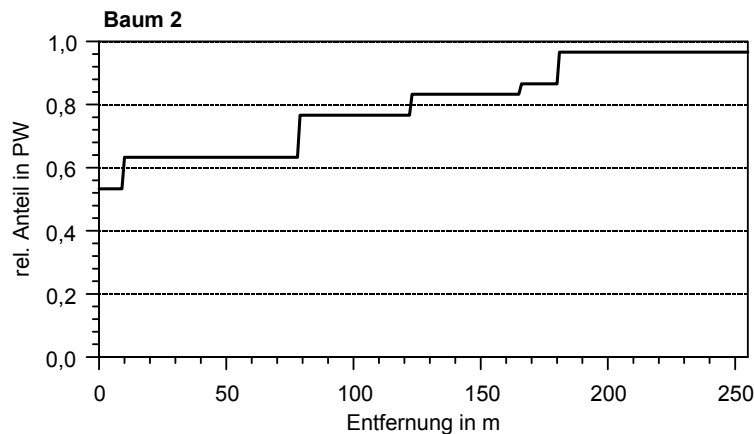


Abb. 4.37: Maximale Beiträge von Polleneltern zur Pollenwolke von Baum 2 in Abhängigkeit von der Entfernung zum Samenelter. Angegeben ist jeweils der relative Anteil an der Pollenwolke von Baum 2, der in der entsprechenden Entfernung durch die bis dorthin vorkommenden potentiellen Polleneltern erklärt werden kann.

Anhang III: Labormethoden

a) Aufbereitung der Proben

Knospen wurden der Länge nach halbiert und der Vegetationskegel zusammen mit einer geringen Menge junger Blattanlagen oder Anlagen von Blüten herauspräpariert. Das Gewebe wurde in ca. 35 µl Homogenisierungspuffer (ausreichend für zwei Filterpapierstreifen) eingebracht. Samen wurden mit einer Rosenschere halbiert. Die Samen enthalten kein Endosperm und sind fest mit dem harten Perikarp verbunden; mit einer Präpariernadel lässt sich jedoch eine ausreichende Menge an Material herauslösen, das ebenfalls in Homogenisierungspuffer eingebracht wird. Die auf diese Weise vorbereiteten Proben können bei Bedarf wenige Tage bei -20°C gelagert werden. Die Homogenisierung erfolgt unmittelbar vor der Untersuchung. Das Homogenat wird anschließend mit Filterpapier von 0,4 x 0,7 mm Größe aufgenommen und die Stärkekegeln mit den Proben bestückt.

b) Homogenisierungspuffer

Für den Homogenisierungspuffer wird zunächst eine Stammlösung hergestellt. Dazu werden 800 mg TRIS (Tris[hydroxymethyl]aminomethan) in 100 ml H₂O_{bidest} gelöst und mit HCl (Salzsäure) auf einen pH-Wert von 7,5 titriert. Für den Gebrauch werden in 10 ml Stammlösung 500 mg Saccharose, 300 mg PVP 15 (Polyvinylpyrrolidone), 15 mg DTT (Dithiothreitol) und 5 mg EDTA (Ethylendiamin-tetra-essigsäure) gelöst. Der Homogenisierungspuffer sollte etwa alle fünf Tage neu angesetzt werden.

c) Zusammensetzung von Pufferlösungen

TRIS-Citronensäure pH 7,4

Elektrodenpuffer: In 5 l H₂O_{bidest} werden 90 g TRIS gelöst; die Einstellung des pH-Werts von 7,4 erfolgt durch die Zugabe von Citronensäure-Monohydrat (ca. 50 g).

Gelpuffer: Für die Herstellung von 200 ml Gelpuffer werden 60 ml Elektrodenpuffer und 140 ml H₂O_{bidest} gemischt.

Ashton pH 8,1

Elektrodenpuffer: In 5 l H₂O_{bidest} werden 59 g Borsäure gelöst; die Einstellung des pH-Werts von 8,1 erfolgt durch die Zugabe von LiOH (Lithiumhydroxid, ca. 5 g).

Gelpuffer: In 4 l H₂O_{bidest} werden 24,7 g TRIS gelöst; die Einstellung des pH-Werts von 8,1 erfolgt durch die Zugabe von Citronensäure-Monohydrat (ca. 6,7 g). Für die benötigte Menge von 275 ml Gelpuffer werden 260 ml dieser Lösung mit 15 ml Elektrodenpuffer gemischt.

Vorpuffer

TRIS-HCl pH 8,0: In 5 l H_2O_{bidest} werden 48,5 g TRIS gelöst; die Lösung wird mit HCl auf einen pH-Wert von 8,0 titriert (für PGI, PGM, IDH, ADH).

TRIS-Maleat pH 5,4: In 1 l H_2O_{bidest} werden 6,1 g TRIS gelöst; die Einstellung des pH-Werts von 5,4 erfolgt durch die Zugabe von ca. 4,6 g Maleinsäure (für AP).

Als Vorpuffer für GOT wird Leitungswasser verwendet.

d) Zusammensetzung der Stärkegele und Laufbedingungen

TRIS-Citronensäure pH 7,4 (ADH, AP, IDH): In 200 ml Gelpuffer werden 22 g Stärke und 8 g Saccharose gelöst; das Gel wird 25 Minuten im Wasserbad gekocht. Die Laufzeit beträgt 5 Stunden bei einer Stromstärke von 180 mA.

Ashton pH 8,1 (PGI, PGM, GOT): In 275 ml Gelpuffer werden 29 g Stärke und 4 g Saccharose gelöst; das Gel wird 25 Minuten im Wasserbad gekocht. Die Laufzeit beträgt 5 Stunden bei einer Stromstärke von 75 mA.

Diese Angaben beziehen sich auf eine Glasplattengröße der Grundfläche 26,4 cm x 11,5 cm (TRIS-Citronensäure) bzw. 26,4 cm x 9,5 cm (Ashton). Nach der Elektrophorese werden die Stärkegele in Scheiben von etwa 1,5 mm Dicke geschnitten. Je nach Aktivität erfordern einige Enzymsysteme, insbesondere GOT, die Herstellung dickerer Gelscheiben.

Zusammensetzung der Färbelösungen:

Zur Herstellung der Färbelösungen werden benötigt:

NAD-Lösung: 200 mg NAD (β -Nicotinamid-adenin) auf 100 ml H_2O_{bidest} .

NADP-Lösung: 200 mg NADP (β -Nicotinamid-adenin-dinucleotid-phosphat) auf 100 ml H_2O_{bidest} .

$MgCl_2$ -Lösung: 10 g Magnesiumchlorid auf 100 ml H_2O_{bidest} .

MTT-Lösung: 1 g MTT (3-(4,5-Dimethylthiazol-2-yl)-2-5-diphenyltetrazolium-bromid) auf 100 ml H_2O_{bidest} .

PMS-Lösung: 100 mg PMS (Phenazin-methosulfat) auf 100 ml H_2O_{bidest} .

G-6-PDH (Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase).

AP: 55 ml TRIS-Maleatpuffer pH 5,4; 25 mg Leucin bzw. Alanin; 20 mg Fast Black K.

ADH: 50 ml TRIS-HCl-Puffer pH 8,0; 4 ml NAD; 2,5 ml MTT; 1,5 ml PMS; unmittelbar vor Anfärbung 2 ml Ethanol zugeben.

IDH: 50 ml TRIS-HCl-Puffer pH 8,0; 20 ml Natrium-Isocitrat; 4 ml NADP, 1,5 ml $MgCl_2$; 2,5 ml MTT; 1,5 ml PMS.

PGI: 50 ml TRIS-HCl-Puffer pH 8,0; 20 mg Fructose-6-Phosphat; 4 ml NADP; 1,5 ml $MgCl_2$; 2,5 ml MTT; 1,5 ml PMS; unmittelbar vor der Anfärbung G-6-PDH zugeben.

PGM: 50 ml TRIS-HCl-Puffer pH 8,0; 50 mg α -D-Glucose-1-Phosphat; 3 ml NADP; 1,5 ml $MgCl_2$; 2,5 ml MTT; 1,5 ml PMS; unmittelbar vor der Anfärbung G-6-PDH zugeben.

GOT: 70 ml Leitungswasser; 170 mg Asparaginsäure; 100 mg Oxoglutarinsäure; 100 mg Fast Blue BB.

Lebenslauf

KATHRIN BENDIXEN
geb.: 12.04.1964
in Hamburg

Schulbildung

1970 - 74: Grundschule Kaltenkirchen
1974 - 82: Gymnasium Kaltenkirchen
1982 - 84: Julius-Leber-Gesamtschule Hamburg
Abschluß mit allgemeiner Hochschulreife

Ausbildung und Studium

1984 - 86: Ausbildung zur Gärtnerin, H.-J. Drath Baumschulen, Barmstedt
Abschluß als Gehilfin
1986 - 93: Studium der Biologie an der Philipps Universität Marburg
Abschluß als Diplom-Biologin

Praktika und Arbeitserfahrung

1989 - 91: Studentische Hilfskraft an der Philipps Universität Marburg
1991 (15.7. - 13.9.): Praktikum am Naturschutzzentrum Hessen, Wetzlar
1993: Führungen im Botanischen Garten Marburg
1994/95 (11.7. - 14.1.): Praktikum am Institute of Forest Genetics, Placerville,
California, USA
1995/96 (1.6. - 30.4.): Praktikum am New York Botanical Garden, Bronx, New York,
New York, USA

Berufliche Laufbahn

1996/99 (1.8. - 31.7.): Wissenschaftliche Mitarbeiterin bei C. Appel GmbH, Darmstadt
1999/01 (15.8. - 14.2.): Wissenschaftliche Mitarbeiterin des Instituts für Forstgenetik
und Forstpflanzenzüchtung der Georg-August-Universität
Göttingen

Sprachen

Deutsch, Englisch