

***Zertifizierung genetischer Eigenschaften forstlichen Saat- und Pflanzgutes auf der Basis etablierter Methoden der Populationsgenetik***

***Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades  
des Forstwissenschaftlichen Fachbereichs  
der Georg-August-Universität Göttingen***

***vorgelegt von  
Henning von Werder***

***geboren in Einbeck, Kreis Northeim***

***Göttingen, im Juli 1999***

D 7

Veröffentlicht unter:

<http://webdoc.sub.gwdg.de/diss/2000/vwerder/inhalt.htm>

1. Berichtstatter: Prof. Dr. H.-R. Gregorius

2. Berichtstatter: Prof. Dr. F. Scholz

3. Berichtstatter: PD. Dr. F. Hapla

Tag des Rigorosums 8. Oktober 1999

*Dem Gedenken an meine Großeltern  
und meiner Familie gewidmet*



## **Inhaltsverzeichnis**

<b>1</b>	<b>Einleitung.....</b>	<b>9</b>
<b>2</b>	<b>Problemstellung und Projektziel .....</b>	<b>10</b>
<b>3</b>	<b>Stand des problembezogenen Wissens .....</b>	<b>11</b>
3.1	Organisationsebenen genetischer Informationen, ihr Nachweis und die Entstehung genetischer Variation.....	11
3.1.1	Die Organisationsebenen genetischer Information.....	11
3.1.2	Die Nachweisbarkeit genetischer Informationen .....	12
3.1.3	Die Entstehung genetischer Variation.....	12
3.2	Operationen, welche die genetische Struktur während der Entwicklung einer Population verändern	14
3.2.1	Das Rekombinationssystem .....	14
3.2.2	Das Paarungssystem .....	14
3.2.3	Mutationen .....	16
3.2.4	Der Genfluß und die Migration.....	16
3.2.5	Die genetische Drift.....	17
3.2.6	Die Selektion .....	17
3.2.7	Die Wirkung der Umwelt auf den Stoffwechsel der Pflanzen und die Bedeutung von genetischer Variation auf der Ebene von Isoenzymen .....	19
3.3	Die Bedeutung genetischer Variation für die Anpassung .....	20
3.3.1	Formen der Anpassung .....	20
3.4	Wechselwirkungen zwischen Evolutionsfaktoren.....	21
3.5	Stand der Forschung über die Genetik der Buche .....	21
3.5.1	Die Vererbungsanalyse .....	22
3.5.2	Kopplungen zwischen den untersuchten Genorten bei der Buche.....	22
3.5.3	Schätzung der Selbstungsrate bei der Buche.....	22
3.5.4	Arbeiten zur Selektion .....	23
3.5.5	Die räumliche Verteilung genetischer Informationen .....	24
3.6	Das Prinzip der nachhaltigen Nutzung von Ressourcen.....	25
3.6.1	Die Nachhaltigkeit in der politischen Diskussion .....	27
3.7	Die Zertifizierung als Weg der Umsetzung einer nachhaltigen Nutzung von Ressourcen des Waldes	29
3.7.1	Die Wirkung der Zertifizierung auf dem Markt.....	30
<b>4</b>	<b>Material.....</b>	<b>34</b>
4.1	Bestandesbeschreibungen .....	34
4.2	Der Ablauf der Beerntung.....	37
4.3	Die Prozessierung des Vermehrungsgutes im Saatgutbetrieb und in der Baumschule.....	37
4.3.1	Die Verarbeitung des Saatgutes im Saatgutbetrieb (Darre) .....	37
4.3.2	Die untersuchten Phasen während der Produktion des Vermehrungsgutes.....	39
<b>5</b>	<b>Methoden .....</b>	<b>41</b>
5.1	Die biochemischen Methoden .....	41
5.1.1	Elektrophorese .....	41
5.1.2	Die untersuchten Enzymsysteme.....	42
5.1.3	Begründung der Verwendung der Enzymgenmarker in dieser Arbeit.....	43
5.2	Die Methoden der Analyse genetischer Strukturen.....	43
5.3	Statistische Prüfung .....	45
5.3.1	Der Homogenitäts-Test auf der Basis der Chi <sup>2</sup> -Verteilung .....	45
5.3.2	Die Qualifizierung der Untersuchungsmethode .....	46
5.3.3	Das Konfidenzintervall.....	47
5.4	Methoden der Beschreibung genetischer Informationen .....	47
5.4.1	Vererbungsanalyse.....	47
5.4.2	Die Schätzung der Selbstungsrate.....	48

5.5	<i>Beschreibung genetischer Variationen</i> .....	49
5.5.1	<i>Die genische Struktur von Populationen</i> .....	49
5.5.2	<i>Die allelische Struktur von Populationen</i> .....	49
5.5.3	<i>Die genotypische Struktur von Populationen</i> .....	49
5.5.4	<i>Parameter zur Darstellung charakteristischer Verteilungseigenschaften</i> .....	50
5.5.4.1	<i>Die Vielfalt</i> .....	50
5.5.4.2	<i>Die Diversität</i> .....	50
5.5.4.3	<i>Genetische Profile und Profilschare</i> .....	51
5.5.4.4	<i>Die Konzentration</i> .....	51
5.5.4.5	<i>Die relative Trennung</i> .....	52
5.5.4.6	<i>Die Evenness</i> .....	52
5.5.4.7	<i>Die Heterozygotie</i> .....	52
5.5.4.8	<i>Assoziationen</i> .....	53
5.5.4.9	<i>Die potentielle gametische und genotypische Vielfalt</i> .....	53
5.5.4.10	<i>Die hypothetisch gametische Multilocus-Diversität</i> .....	54
5.5.4.11	<i>Der <math>d_0</math>-Abstand</i> .....	54
5.5.4.12	<i>Die genetische Differenzierung von Populationen</i> .....	54
5.5.4.13	<i>Das latente Potential</i> .....	55
5.5.4.14	<i>Die Selektionslast</i> .....	55
5.6	<i>Die Methode der Zertifizierung forstlichen Vermehrungsgutes</i> .....	56
5.6.1	<i>Die Bewertbarkeit der Merkmale des Vermehrungsgutes</i> .....	56
5.6.2	<i>Die vollständige Weitergabe der beobachtbaren genetischen Informationen von den Eltern an .....</i> <i>ihre Nachkommen</i> .....	57
5.6.3	<i>Die Abschätzung der Angepaßtheit des Vermehrungsgutes als Voraussetzung für die Erhaltung ....</i> <i>der merkmalsrelevanten Informationen bis zum Nutzungsalter</i> .....	58
5.6.3.1	<i>Die Veränderung der Selektionslast während der Entwicklung des Vermehrungsgutes</i> .....	59
5.6.3.2	<i>Die Anpassungsfähigkeit</i> .....	60
5.6.4	<i>Das Verfahren der Zertifizierung</i> .....	60
5.6.5	<i>Der Aufbau des Zertifikats</i> .....	61
5.7	<i>Methoden der repräsentativen Stichprobenerhebung</i> .....	62
5.7.1	<i>Die Beprobung der Untersuchungsfläche</i> .....	62
5.7.2	<i>Die Erfassung der genotypischen Struktur der Pflanzen im Saatbeet</i> .....	62
5.7.3	<i>Die Erfassung der genotypischen Struktur in der Menge der geernteten Samen</i> .....	63
5.7.4	<i>Welche Saatgut-Stichprobe repräsentiert die genotypische Struktur des Saatgutes am besten ?</i> ..63	
5.7.5	<i>Die Referenz zur Beurteilung der genetischen Information im Erntegut</i> .....	67
5.8	<i>Die Methode der Darstellung der genotypischen Variationsmaße der untersuchten Populationen</i> ...68	
<b>6</b>	<b><i>Ergebnisse</i></b> .....	<b>69</b>
6.1	<i>Genetische Charakterisierung der Untersuchungsbestände</i> .....	69
6.1.1	<i>Die Vererbungsanalyse anhand der Samen aus freier Abblüte von bekannten Sameneltern der .....</i> <i>Untersuchungsfläche Hofgeismar</i> .....	69
6.1.2	<i>Die Bezeichnung der verwendeten Stichproben</i> .....	72
6.1.3	<i>Die Einordnung der Altbestände in die großräumige Verteilung genetischer Informationen bei.....</i> <i>der Buche</i> .....	72
6.1.4	<i>Der Vergleich der Untersuchungsbestände untereinander</i> .....	74
6.1.5	<i>Die Veränderung der genetischen Struktur in den Randbäumen</i> .....	79
6.1.6	<i>Der Einfluß der Auswahl von Beerntungsbäumen auf die stochastischen Assoziationen zwischen ...</i> <i>Genorten</i> .....	80
6.2	<i>Genetische Charakterisierung der Samen aus den Beerntungsbeständen</i> .....	83
6.2.1	<i>Die Erhebung der genetischen Struktur der Samen auf den Untersuchungsflächen</i> .....	83
6.2.2	<i>Der Vergleich der Samenpopulationen im großräumigen Vergleich</i> .....	86
6.2.3	<i>Unterschiede in der genetischen Struktur zwischen Altbäumen und ihren Samen</i> .....	87
6.2.4	<i>Die Charakterisierung der Veränderung der genetischen Struktur an den einzelnen Genorten</i> ...89	
6.2.5	<i>Die Veränderung der Heterozygotenanteile zwischen Altbäumen und ihren Nachkommen</i> .....	90
6.2.6	<i>Die Schätzung der Selbstungsraten aus den Samen bekannter Sameneltern der .....</i> <i>Untersuchungsfläche Hofgeismar</i> .....	91
6.3	<i>Die Veränderung genetischer Strukturen bei der Produktion von Vermehrungsgut</i> .....	93
6.3.1	<i>Die Veränderung genetischer Strukturen bei der Beerntung</i> .....	93
6.3.1.1	<i>Die genetische Struktur des Erntegutes</i> .....	94

6.3.1.2	<i>Die Referenz zur Bewertung der repräsentativen Beerntung - die genetische Struktur der Samen der ... gesamten Elternpopulation des Beerntungsbestandes .....</i>	96
6.3.2	<i>Die Behandlung des Erntegutes im Saatgutbetrieb .....</i>	99
6.3.3	<i>Die Veränderung der genetischen Strukturen des Vermehrungsgutes in der Baumschule .....</i>	101
6.3.3.1	<i>Die Beeinflussung der genetischen Struktur des Saatgutes durch die Vorbereitung zur Aussaat .....</i>	102
6.3.3.2	<i>Die Veränderung der genetischen Struktur des Vermehrungsgutes von der Aussaat bis zum 6 Wochenalten Keimling .....</i>	104
6.3.3.3	<i>Die Viabilität in der Keimlingsphase .....</i>	106
6.3.3.4	<i>Die Veränderung der genotypischen Struktur der Pflanzen von der Keimlingsphase bis zur 2jährigen Pflanze .....</i>	108
6.3.3.5	<i>Der Einfluß der Verschulung auf die genetische Struktur im Vermehrungsgut .....</i>	110
6.3.3.6	<i>Die Veränderung der genotypischen Struktur vom Keimling bis zur 2jährigen Pflanze .....</i>	111
6.3.3.7	<i>Die Veränderung der genotypischen Struktur in den Pflanzen von der Verschulung bis zum Alter von 1+2 Jahren .....</i>	113
6.3.3.8	<i>Der Einfluß der Größensortierung auf die genetische Struktur des Vermehrungsgutes .....</i>	115
6.4	<i>Die Bewertung der genetischen Eigenschaften des Vermehrungsgutes .....</i>	120
6.4.1	<i>Die Zertifizierung der vollständigen Weitergabe genetischer Informationen von den Eltern an ihre Nachkommen (Samen) und die Zertifizierung der Angepaßtheit des Vermehrungsgutes .....</i>	121
<b>7</b>	<b><i>Diskussion .....</i></b>	<b>126</b>
7.1	<i>Die genetische Charakterisierung der Untersuchungsbestände .....</i>	126
7.2	<i>Die Vererbungsanalyse am Genort LAP-A* .....</i>	128
7.3	<i>Die genetische Charakterisierung der Samenpopulationen .....</i>	129
7.4	<i>Die Schätzung der Selbstungsrate .....</i>	130
7.5	<i>Die Veränderung der genetischen Struktur des Vermehrungsgutes in der Baumschule .....</i>	131
7.5.1	<i>Die Referenzen zur Beurteilung der Repräsentativität der Beerntung .....</i>	131
7.5.2	<i>Die Repräsentativität der Beerntung .....</i>	132
7.5.3	<i>Die Veränderung der genotypischen Struktur durch die Prozessierung des Saatgutes in der Baumschule .....</i>	132
7.5.3.1	<i>Die Vorbereitung des Saatgutes zur Aussaat .....</i>	132
7.5.3.2	<i>Die Veränderung der genotypischen Struktur von der Aussaat bis zur Phase der Keimlinge .....</i>	133
7.5.3.3	<i>Die Sortierung der Pflanzen .....</i>	134
7.5.3.4	<i>Abschließende Bemerkungen zur Veränderung genetischer Strukturen des Vermehrungsgutes in der Baumschule .....</i>	135
7.6	<i>Die Bewertung der genetischen Eigenschaften des Vermehrungsgutes .....</i>	135
7.6.1	<i>Das Verfahren der Zertifizierung .....</i>	135
7.6.2	<i>Das Zertifikat .....</i>	137
7.7	<i>Aussagen und Grenzen des Zertifikats .....</i>	138
<b>8</b>	<b><i>Zusammenfassung .....</i></b>	<b>139</b>
<b>9</b>	<b><i>Glossar .....</i></b>	<b>143</b>
<b>10</b>	<b><i>Literatur .....</i></b>	<b>148</b>
<b>11</b>	<b><i>Abbildungsverzeichnis .....</i></b>	<b>154</b>
<b>12</b>	<b><i>Tabellenverzeichnis .....</i></b>	<b>155</b>
<b>13</b>	<b><i>Anhang .....</i></b>	<b>157</b>
13.1	<i>Die Segregation in den Einzelbaumnachkommenschaften (Hofgeismar) .....</i>	157
13.2	<i>Die Genotyphäufigkeiten der untersuchten Populationen und Teilpopulationen .....</i>	158

## Danksagung

Die vorliegende Arbeit entstand am Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Universität in Göttingen in der Zeit vom 1. Mai 1996 bis zum 06. Juli 1999. Mein besonderer Dank gilt Herrn H.-R. Gregorius für die Überlassung des Themas, die vielen Stunden kritischer Diskussion thematischer Zusammenhänge und die wissenschaftliche Betreuung bei der Durchführung dieses Projektes. Herrn F. Scholz danke ich für die von der Bundesforschungsanstalt durchgeführte Projektkoordination und die wissenschaftliche Begleitung dieses Projektes.

Ebenfalls möchte ich Frau B. Vornam für die großzügige Gewährung einer halbjährigen Beschäftigung im Sommer 1995 im Institut danken, bei welcher der Antrag für dieses Projekt formuliert werden konnte.

Herrn H. H. Hattemer, Herrn F. Bergmann, Herrn M. Ziehe, Herrn S. Krakuhn und Herrn A.

Capelle danke ich für die vielen Anregungen, Vorschläge und die technische Unterstützung, die sowohl die experimentellen als auch die datentechnischen Arbeiten wesentlich erleichtert haben. Besonderer Dank gilt auch Frau E. Gillet, die mir bei vielen mathematischen Fragestellungen unterstützend zur Seite gestanden hat. Nicht zuletzt sei Herrn M. Fromm für die kollegiale Zusammenarbeit im gemeinsamen Arbeitszimmer gedankt.

Herrn Ulrich von Werder und meiner Frau, Brigitte von Werder-Geiger, danke ich für die Durchsicht des Manuskripts. Allen anderen hier nicht namentlich genannten Mitarbeitern des Instituts, Freunden und Kollegen gilt mein Dank für die vielen Beiträge, die anregenden Diskussionen und die vielen kleinen und großen Hilfen, die diese Arbeit erweitert, verbessert und anschaulicher gemacht haben.

In der Baumschule Conrad Appell gilt mein besonderer Dank Herrn Eisele, der mit seiner Offenheit für die genetische Problematik dieses Projekt erst ermöglichte. Herrn K. Liepe danke ich für die Durchsicht des Manuskripts für den Zwischenbericht und die vielen offenen Gespräche, die dieses Projekt begleitet haben.

Dieses Forschungsprojekt wurde mit Mitteln der Deutschen Bundesstiftung Umwelt, der Baumschule Conrad Appel GmbH und der Universität Göttingen finanziert.

## *1 Einleitung*

Die Erfahrung, daß die dauerhafte Nutzung des Lebensraumes sehr engen Grenzen unterworfen ist, hat den Menschen während seiner Entwicklungsgeschichte ständig begleitet. Diese Grenzen sind in der Regel biologische Grenzen, die dadurch entstehen, daß der Mensch als Teil einer Nahrungskette seine Lebensgrundlagen aus sich verändernden Biozönosen schöpft. Das Bewußtsein für diese essentielle Abhängigkeit hat sich mit der Technisierung der anthropogenen Umwelt gewandelt, wurde zunehmend im alltäglichen Geschehen verdrängt und kam erst in das Bewußtsein zurück, als drastische Umweltveränderungen und die begrenzte Verfügbarkeit neuer Ressourcen zur Erhaltung der Lebensgrundlagen mahnten. Die Notwendigkeit im alltäglichen Handeln Informationen über die Umwelt zu berücksichtigen, ist heute eine Selbstverständlichkeit geworden. In zunehmendem Maße finden die Regelmechanismen unserer biologischen Umwelt Eingang in unser alltägliches Handeln und verbessern auf diese Weise die nachhaltige Nutzbarkeit der biologischen Ressourcen.

Als Individuen und Lebensgemeinschaften verschiedenster Arten sind uns Teile dieser biologischen Ressourcen unmittelbar zugänglich und gewähren uns über ihren Lebensablauf Einblick in die Stoff-, Energie und Informationsflüsse von Ökosystemen. Den genetischen Teil der Informationsflüsse bearbeitet die Populationsgenetik. Ihre Aufgabe ist die Erforschung, Erklärung und Erhaltung von Mechanismen, welche die genetischen Informationsflüsse in Populationen steuern. Aufbauend auf der Bedeutung dieser Mechanismen für die Erhaltung von Arten lassen sich so für die aktuellen und zukünftigen Umweltbedingungen Abschätzungen über die nachhaltige Nutzbarkeit von biologischen Ressourcen ableiten.

Bäume besitzen als langlebige, sessile Organismen einen vergleichsweise hohen Anteil unterschiedlicher genetischer Informationen an ihren Genorten (DEGEN, 1992). Anhand von biochemischen Untersuchungen ist nachgewiesen, daß diese Variation in den Erbinformationen der Anpassung an sich ändernde Umweltbedingungen dienen kann (BERGMANN & SCHOLZ, 1989; BERGMANN et al., 1990; ROTHE & BERGMANN, 1995). Die Verfügbarkeit verschiedener Erbinformationen innerhalb von Arten ist damit die Basis, auf welcher sich Populationen an ihre sich verändernden Umwelten anpassen.

Durch die begrenzte Lebenszeit von Organismen ist die Erhaltung der genetischen Informationen in einer Population an die Weitergabe der Erbinformationen an die nachfolgende Generation gebunden. Die Erhaltung einer dauerhaften Anpassungsfähigkeit kann daher nur über die erfolgreiche Weitergabe der genetischen Informationen gewährleistet werden.

Die Weitergabe der Erbinformationen erfolgt in der Reproduktionsphase einer Population. Die selektive Beerntung einer begrenzten Anzahl von Bäumen für die Nachzucht von Jungpflanzen in der Baumschule greift in diesen Prozeß ein. Werden durch die Beerntung bestimmte genetische Informationen an ihrer Weitergabe an die nächste Generation gehindert, so können Einschränkungen in der genetischen Information auftreten, welche die Anpassungsfähigkeit von Populationen an sich verändernde Umweltbedingungen schmälern.

Da die Fähigkeit der Anpassung um so stärker gefordert ist, je rascher sich Umweltbedingungen ändern, ist im Licht der Klimaerwärmung und der aktuellen Umweltbelastungen eine Erhaltung und Förderung der Anpassungsmechanismen von Baumpopulationen besonders dringlich. Die Erhaltung genetischer Informationen für Anpassungsprozesse spielt daher eine zentrale Rolle bei der Sicherung der wirtschaftlichen Nutzbarkeit der regenerativen Ressource Holz.

Mit der Entwicklung und Erweiterung methodischer Grundlagen und der Sammlung eines inzwischen umfangreichen Wissens über die Genetik der Bäume, ist die forstliche Populationsgenetik in der Lage, einen wichtigen Beitrag zur Bewertung der Weitergabe genetischer Informationen von den Eltern an ihre Nachkommen zu leisten. Die Implementierung dieses Beitrags der Populationsgenetik zur nachhaltigen Nutzung biologischer Ressourcen in den ökonomischen Entscheidungsprozeß ist der Gegenstand dieser Untersuchung.

## ***2 Problemstellung und Projektziel***

Eine nachhaltige Bewirtschaftung von Wäldern kommt ohne die Berücksichtigung der genetischen Informationen nicht aus. Lokale Eigenarten des Genflusses, der Samenverbreitung und -gewinnung und anthropogene Eingriffe in die Elternpopulation können das Reproduktionssystem einer Population beeinflussen. Dabei kann die genetische Information, welche an die nächste Generation weitergegeben werden müßte, eingeschränkt werden. Insbesondere Prozesse der künstlichen Anzucht von Vermehrungsgut können diese Gefahr verstärken, wenn nur Teile der Population zur Vermehrung ausgewählt werden. Um die Veränderung genetischer Informationen während der Produktion von Vermehrungsgut in der Baumschule zu quantifizieren, soll das Vermehrungsgutes der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in verschiedenen Produktionsphasen untersucht werden.

Dazu wird in zwei Buchenbeständen der Produktionsprozeß von Vermehrungsgut von der Beerntung bis zum Vertrieb des Pflanzgutes genetisch analysiert und hinsichtlich der Erhaltung genetischer Informationen für die Anpassung an zukünftige Umweltbedingungen bewertet. Die Bewertung erfolgt anhand definierter Kriterien der nachhaltigen Nutzung von regenerierbaren Ressourcen.

Um die Umsetzung dieses Wissens in die forstliche Praxis zu erleichtern, wird die Methode der Zertifizierung als Marketinginstrument gewählt. Anhand eines Zertifikats bekommt der Käufer forstlichen Vermehrungsgutes einen umfassenden Überblick über die in dem Vermehrungsgut beschreibbaren genetischen Eigenschaften. Auf diese Weise wird der Käufer des Vermehrungsgutes in die Lage versetzt, die genetische Qualität des Vermehrungsgutes bei seiner Entscheidung am Markt zu quantifizieren und zu honorieren.

### ***3 Stand des problembezogenen Wissens***

Die Zertifizierung der genetischen Eigenschaften forstlichen Vermehrungsgutes baut auf den Grundlagen der Populationsgenetik auf. Eine Erklärung und Anwendung der Methoden, Grundlagen und Verfahren der Zertifizierung von genetischen Eigenschaften ist ohne die Erläuterung der populationsgenetischen Grundlagen und des bekannten Wissens zu diesem Themenbereich nicht möglich. Sie sollen nach einer kurzen Zusammenfassung diese Kapitels dargestellt werden.

Die Produktion von forstlichem Vermehrungsgut dient der dauerhaften Verfügbarkeit der biologischen Ressource Holz. Diese ist nur dann gewährleistet, wenn die Informationen zum dauerhaften Überleben der Bäume von Generation zu Generation weitergegeben werden. Die Weitergabe dieser genetischen Informationen erfolgt, wie bei allen Lebewesen, über die Erbinformationen. Diese genetischen Informationen können auf unterschiedlichen Organisationsebenen des Lebens betrachtet werden. Mit der Nachweisbarkeit genetischer Informationen werden strukturelle und biochemische Unterschiede zwischen funktional vergleichbaren Erbinformationen sichtbar, welche als genetische Variation bezeichnet werden. Die Organisation der genetischen Information, ihr Nachweis und die Entstehung und Verteilung genetischer Variationen im Genom werden in dem ersten Abschnitt dieses Kapitels beschrieben.

In einem zweiten Abschnitt, in welchem die Betrachtung genetischer Informationen bereits auf die Populationsebene fokussiert ist, werden die Faktoren benannt, welche genetische Strukturen in einer Population verändern. Neben den systemimmanenten Operationen (z.B. Rekombination) wird insbesondere auf jene Operationen abgehoben, welche durch Umweltfaktoren bestimmt werden (z.B. Selektion). An diese Umweltfaktoren und ihre Wechselwirkungen muß sich eine Population anpassen können, wenn sie dauerhaft überleben will.

Die Fähigkeit zur Anpassung an aktuelle und zukünftige Umweltbedingungen wird durch die Verfügbarkeit verschiedenartiger genetischer Informationen, durch genetische Variation, gewährleistet. Der Bedeutung dieser genetischen Variation ist der dritte Abschnitt dieses Kapitels gewidmet. Bevor im Abschnitt fünf der Stand der Forschung über die Genetik der Buche angesprochen wird, finden im Abschnitt vier die Wechselwirkungen zwischen den Faktoren Erwähnung, die genetische Strukturen in Populationen verändern (Evolutionfaktoren).

Mit dem Abschnitt sechs und sieben werden schließlich Aspekte erfaßt, welche die Berücksichtigung der genetischen Information in ökonomischen Entscheidungen beim Erwerb von Vermehrungsgut beleuchten. Neben der Beschreibung der politischen Forderung nach einer nachhaltigen Bewirtschaftung regenerativer Ressourcen werden insbesondere die Wege der Umsetzung des verfügbaren Wissen in Form der Zertifizierung beschrieben.

#### ***3.1 Organisationsebenen genetischer Informationen, ihr Nachweis und die Entstehung genetischer Variation***

##### ***3.1.1 Die Organisationsebenen genetischer Information***

Die Betrachtung genetischer Informationen kann auf verschiedenen hierarchischen Ebenen der Organisation von Lebewesen betrachtet werden. So ist die genetische Information einerseits auf der Ebene der Zelle (DNS), des Individuums, der Population und nicht zuletzt auf der Ebene des Ökosystems beschreibbar.

Die elementarste Organisationsform der genetischen Information ist die der zellulären Erbsubstanz (DNS). Die biochemische Grundlage der Erbinformation ist hier in der Reihenfolge der DNS-Bausteine (DNS-Sequenz) definiert. Unter Berücksichtigung ihrer funktionalen Bedeutung für den Stoffwechsel von Zellen werden sie in codierende Bereiche für bekannte Funktionen (Exons) und in nicht codierende Bereiche (Introns) differenziert. Die Exons werden auf dem Weg der Reifung der Messenger-RNS von den Introns getrennt und bilden die Grundlage für die Erstellung von strukturellen- oder konstitutiven Molekülketten, den Enzymen. Die Enzyme mit identischer enzymatischer Funktion können, aufgrund der Abfolge ihrer Aminosäuren in ihrer Konformation und Ladung variieren (Isoenzyme) und beschreiben damit die Variation genetischer Informationen an einem Genort.

Auf der Ebene des Individuums kann die genetische Information sowohl für jeden einzelnen Genort als auch über alle betrachtbaren Genorte hinweg (Multilocus-Genotyp), beschrieben werden. Mit der Ebene der Population wird das nächst höhere Organisationsniveau erreicht. Hier kann die genetische Information nicht nur über einzelne Genorte und Individuen hinweg, sondern auch über alle Genorte und alle Individuen einer Population dargestellt werden. Mit jeder weiteren Organisationsstufe (Art, Biozönose, Ökosystem) steigt auch die Anzahl der Möglichkeiten, mit welcher genetische Informationen dargestellt werden können. Auf die Methoden der Darstellung dieser genetischen Information wird im Kapitel 5 genauer eingegangen.

### *3.1.2 Die Nachweisbarkeit genetischer Informationen*

Die genetischen Informationen von Organismen entziehen sich aufgrund ihrer molekularen Struktur und Organisation im Zellkern der direkten okularen Beobachtung. Für die Untersuchung genetischer Fragestellungen sind daher Hilfsmittel notwendig, die entweder den direkten Zugriff auf die Erbinformation erlauben oder über okular erkennbare phänotypische Merkmale den Rückschluß auf die genetische Information zulassen.

In den vergangenen Jahren sind molekulare Untersuchungsmethoden entwickelt worden, die DNS-Abschnitte mittels sogenannter Primer transskribieren und vervielfältigen (amplifizieren) und die gesamte Erbinformation einer Sequenzierung zugänglich machen.

In vielen Fällen besteht jedoch das Problem, daß die physiologische Bedeutung der DNS-Sequenzen für Bäume noch nicht spezifizierbar ist. Damit ist auch eine ökologische Bewertung von DNS-Informationen erschwert. Aus diesen Gründen baut diese Arbeit auf den phänotypischen Merkmalen von Isoenzymen auf, die als Genmarker einerseits einen Rückschluß auf die Erbinformation von Buchenbeständen erlauben und andererseits in ihrer Bedeutung für die Physiologie der Pflanzen bekannt sind. Sie werden im einzelnen im Kapitel 5 genannt.

### *3.1.3 Die Entstehung genetischer Variation*

Die Kenntnis über die Mechanismen der Entstehung genetischer Variation ist bislang für die Vorhersage genetischer Variation nicht ausreichend. Genetische Variation entsteht aus nicht letalen Veränderungen der Sequenzen der Erbsubstanz. Die Häufigkeit dieser Veränderungen kann durch bestimmte Chemikalien und Strahlung erhöht werden.

Nicht letale Mutationen treten bei Bäumen unter anthropogen unbeeinflussten Bedingungen im Durchschnitt mit einer Häufigkeit von  $10^{-4}$  -  $10^{-5}$  auf (WRIGHT, 1968 zitiert in FINKELDEY

1993). Unter Einwirkung anthropogener Schadstoffe sind von MÜLLER et al. (1991) mit Hilfe cytogenetischer Untersuchungen signifikante Steigerungen von Chromosomenveränderungen in den Feinwurzeln von Fichten festgestellt worden.

Da die Mehrzahl der Mutationen zu letalen Veränderungen der Erbsubstanz führen dürfte und zusätzlich das Genom über Reparaturmechanismen verfügt, ist das Auftreten nicht letaler Mutationen selten. Die genannten Häufigkeiten bilden damit vermutlich eine untere Schranke für das Auftreten von Mutationen.

Aus molekularen Untersuchungen ist weiterhin bekannt, daß bestimmte Regionen des Genoms besonders häufig von Veränderungen der Erbinformation betroffen sind, während andere konservative Bereiche mit weniger Mutationen beobachtet werden.

Von Enzymsystemen ist bekannt, daß die Häufigkeit der genetischen Variation bei Isoenzymen von der Molekülstruktur abhängig ist. Dies ist dadurch erklärbar, daß sowohl die Anzahl der Bausteine eines modifizierten Enzyms als auch ihre Struktur die Überlebensfähigkeit eines Trägerindividuums beeinflußt. Da polymere Isoenzyme aus einer spezifischen Reihenfolge von Untereinheiten aufgebaut werden, steigt mit der zunehmenden Anzahl der Untereinheiten die Gefahr, daß bei einer Veränderung der Erbinformationen das Zusammenfügen der Untereinheiten mißlingt und letal wirkt. Genetische Variation bei Isoenzymen findet sich daher bevorzugt an einfach strukturierten Enzymmolekülen (FINKELDEY 1993).

Zusätzlich zum Polymerisationsgrad eines Enzyms, steigt die Wahrscheinlichkeit für eine Letalmutation dann, wenn sich die Mutation im aktiven Zentrum (Ort der Katalyse) des Moleküls befindet. Außerhalb des aktiven Zentrums, in den flankierenden Molekülregionen, die für die Konformation und die Anbindung des Moleküls an Membranen oder Enzymkomplexe verantwortlich sind, sinkt hingegen die Gefahr einer Letalmutation. Je länger diese flankierenden Bereiche sind, desto größer ist die Möglichkeit über Veränderungen der Abfolge von Aminosäuren die Konformation zu ändern, ohne dabei die enzymatische Funktion dieses Moleküls zu gefährden.

Auch anhand ihrer Bedeutung für den Stoffwechsel können Enzymsysteme hinsichtlich der Anzahl auftretender Varianten unterschieden werden. Enzymsysteme, welche auf die Umsetzung eines Substrats spezialisiert sind (Gruppe I - Primärer Stoffwechsel) zeigen meist weniger Variation, als die Enzyme der Gruppe II (Sekundärer Stoffwechsel), welche verschiedene Substrate katalysieren können (WRIGHT, 1978 zitiert in FINKELDEY, 1993).

Mutationen des Genoms können während des gesamten Lebens vorkommen, werden jedoch nur vererbt, wenn sie in den Keimzellen, der sogenannten Keimbahn, auftreten.

Sie sind damit die Folge eines bislang unbekanntem Mechanismus, der zur Erhöhung der genetischen Variation auf molekularer Ebene beiträgt, wenn mit der Veränderung der Erbinformation ein selektiver Vorteil verbunden ist. Mutationen stellen damit einen bedeutenden Faktor in der Entstehung genetischer Variation auf der Ebene der Moleküle dar.

Allein anhand dieser Informationen wird deutlich, daß die genetische Variation nicht gleichmäßig auf die am Stoffwechsel beteiligten Gene verteilt ist. Bereits die Auswahl bestimmter Genorte für eine Analyse kann daher die Häufigkeit genetischer Variationen in einer Population beeinflussen und die Vergleichbarkeit von Untersuchungen in Frage stellen.

Der nun folgenden Abschnitt bezieht sich auf die Organisationsebene der Population. Die Population bildet das Objekt evolutionärer Prozesse, in dem Operationen die Verteilung genetischer Informationen in einer Population, die genetische Struktur, verändern.

### ***3.2 Operationen, welche die genetische Struktur während der Entwicklung einer Population verändern***

Die Beschreibung, Evolution und die Dynamik genetischer Informationen in Populationen ist der Gegenstand populationsgenetischer Untersuchungen. Die Populationsgenetik hat dazu in den vergangenen Jahrzehnten eine Vielzahl an Modellen entwickelt, welche den Einfluß der Evolutionsfaktoren beschreiben und analysieren. Diese Faktoren bzw. Faktorenkomplexe, welche i. w. Operationen im genetischen System einer Population kennzeichnen, sollen im folgenden kurz vorgestellt werden, um einen Überblick über die davon betroffenen Phasen der Entwicklung einer Pflanze zu bekommen. Diese zeitliche Zuordnung ist insbesondere für die spätere Bewertung wirksamer Evolutionsfaktoren hinsichtlich der Anpassungsfähigkeit des Vermehrungsgutes von Bedeutung. Im einzelnen werden angesprochen:

- das Rekombinationssystem
- das Paarungssystem
- die Mutation
- der Genfluß und die Migration
- die genetische Drift
- Selektionsprozesse

#### *3.2.1 Das Rekombinationssystem*

Für die Mehrzahl der höheren Organismen hat sich ein Rekombinationssystem evolviert, das die genetischen Informationen eines Individuums über den als Reifeteilung (Meiose) bezeichneten Prozeß verändert.

Die für die Rekombination der genetischen Information entscheidenden Phasen der Meiose sind aus mikroskopischen Untersuchungen der Chromosomen bekannt. Im Pachytän der Prophase werden während der parallelen Anordnung homologer Chromosomen Teile des Chromosoms ausgetauscht (Crossing over), so daß eine intrachromosomale Rekombination genetischer Informationen stattfinden kann. Die Häufigkeit dieses Ereignisses ist mit der Länge der Chromosomen korreliert (HATTEMER et al. 1993).

In der folgenden Metaphase I streben die Chromosomen über Spindelfasern gezogen zur Äquatorialebene und werden dort zufallsmäßig angeordnet, bevor sie in der Anaphase zu den Zellpolen wandern. Durch die zufällige Ausrichtung der homologen Chromosomen in der Äquatorialebene der Zelle werden sowohl ursprünglich mütterliche wie auch ursprünglich väterliche Teile des Genoms zu einem Zellpol gezogen. Mit der Bildung der Kernmembranen in der Telophase und der abschließenden Meiose II, welche eine mitotische Teilung ist, wird der Prozeß der interchromosmalen **Rekombination** genetischer Informationen des Zellkerns **auf der Ebene eines Individuums** abgeschlossen. Auf die Verteilung und Rekombination der in Zellorganellen vorhandenen Erbinformationen bei der Bildung von Tochterzellen soll an dieser Stelle nicht eingegangen werden.

#### *3.2.2 Das Paarungssystem*

Den in der Meiose entstandenen haploiden Gameten folgt die Assoziation der Gameten zu Zygoten. Da in Abhängigkeit vom Sexualsystem die männlichen und weiblichen Gameten mehr oder weniger räumlich voneinander getrennt produziert werden, sind Vektoren für das Zusammentreffen der Gameten notwendig. Bei zeitlich, räumlich und biochemisch begrenzter

Rezeptivität der weiblichen Gameten bekommt die zeitliche Synchronisation und die ausreichende Verfügbarkeit männlicher Gameten eine entscheidende Rolle bei der erfolgreichen Reproduktion eines Individuums. Alle Faktoren der **Rekombination** genetischer Informationen **zwischen Individuen** faßt das Paarungssystem zusammen. Das Paarungssystem ist damit nur während der Blühphase einer Population aktiv.

Aus der Erfahrung des Waldbaus ist bekannt, daß **nicht alle Bäume** einer Population in einem Jahr **blühen**. Die reproduktionseffektive Population ist damit kleiner als die Summe aller Individuen in einer Population. Über die Verteilung und das Auftreten von Blüten in einem Buchenbestand hat RYSAVY (1983) festgestellt, daß die **Blühaktivität** der untersuchten Buchen mit der sozialen Stellung und der Vitalität positiv korreliert waren. Dabei ist es keineswegs so, daß z. B. die monözische Buche stets mit einer gleichen Anzahl männlicher und weiblicher Blüten an der Reproduktion beteiligt ist. Diese als **sexuelle Symmetrie** bezeichnete Verteilung der Sexualorgane ist nach HATTEMER et al. (1993) eher ein Sonderfall, denn die Normalität. Aufgrund ihrer Windblütigkeit ist die Buche auf die Verbreitung ihrer Pollen im Luftstrom angewiesen. Dieser in der Regel für die Reproduktionsinteressen des Baumes ungerichtete Vektor der Pollenverbreitung macht es erforderlich, daß die Zahl der männlichen Gameten die der weiblichen um ein Vielfaches übersteigt.

Die Ausbreitung und die Flugweite des Pollens kann an Bäumen mit seltenen Allelen untersucht werden. MÜLLER-STARCK (1996) hat auf einer Fläche im Forstamt Kattenbühl diesen Sachverhalt mittels des seltenen Allels IDH-A4 untersucht und Samen mit diesem seltenen Allel in bis zu 50 m Entfernung vom Mutterbaum gefunden. Auf den Ferntransport von Pollen wird bei der Beschreibung des Genflusses erneut eingegangen.

Neben der Blühaktivität und der Menge produzierter Gameten entscheidet insbesondere der Bau und die Rezeptivität der weiblichen Blüte über die erfolgreiche Reproduktion. So kann durch die zeitlich asynchrone Blüte männlicher und weiblicher Blüten die Paarung von Gameten eingeschränkt sein. Dies hat dann eine besondere Bewandnis, wenn durch die Steuerung der männlichen und weiblichen Blüten im Individuum genetisch nachteilige Selbstbefruchtungen, die oft mit einer Hohlkornbildung einhergehen (FREYTAG, 1998), vermieden werden. ZIEHE (1999) zeigt in seiner Habilitationsschrift, daß durch Selbstbefruchtung Assoziationen im gesamten Genom entstehen, die insbesondere für die assoziierte Selektion an mehreren Genorten von großer Bedeutung sind.

Zwischen verschiedenen Individuen kann hingegen eine zeitlich asynchrone Blüte zu einer Einschränkung der potentiellen Paarungspartner führen (**assortative Paarung**). Die zeitliche Verschiebung der Pollenschüttung und der Rezeptivität der weiblichen Blüten kann bei **disjunkten Blütezeiten** männlicher und weiblicher Blüten (Dichogamie) dazu führen, daß zwei verschiedene Bäume einer Population an der Blüte teilnehmen, sie aber keine gemeinsamen Nachkommen haben können. Von ähnlicher Wirkung ist die **räumliche Verteilung** der Paarungspartner, die aufgrund der begrenzten Flugweite ihrer Pollen mehr oder minder stark als Pollenelter eines Samens in Frage kommen.

Ein vergleichbarer Effekt wird dann erreicht, wenn biochemische oder morphologische Eigenheiten der weiblichen Blüte zu einer Bevorzugung bestimmter Pollen oder ihrer Vektoren führen. Die als **Inkompatibilitätssystem** bekannten biochemischen Regelungen können sowohl vom Gametophyten als auch vom Gameten selbst ausgehen (gametophytische Inkompatibilität, gametische Inkompatibilität) und sich gegen Eigen- wie auch gegen Fremdpollen richten.

### 3.2.3 Mutationen

Mutationen verändern die genetische Struktur von Populationen. Als Erklärungsmodell für das Auftreten bestimmter Verteilungen genetischer Varianten (Major- und Minorpolymorphismen) ist die Vorstellung von der **rekurrenten Mutation** entwickelt worden. Sie erklärt, wie bei einer konstanten Mutationsrate  $\mu$  und einer der Mutation entgegen gerichteten Rückmutation  $\lambda$  sich über viele Generationen stabile Gleichgewichte in der Verteilung von Merkmalsausprägungen einstellen können (FINKELDEY, 1993). Die Stabilität dieser Gleichgewichte ist in der Existenz und im Verhältnis der Mutationsraten zueinander begründet. Als Beispiele führt FINKELDEY (1993) die Nullallele vieler Enzymsysteme an, deren physiologisch geringe Aktivität zur Extinktion führen müßte, deren immer wiederkehrendes Auftreten jedoch durch rekurrente Mutationen erklärt werden kann.

Hingegen werden als **nicht rekurrente Mutation** solche Veränderungen der genetischen Information beschrieben, die nur im Zusammenspiel mit anderen Evolutionsfaktoren zu einer transienten, gleichgewichtsfernen Verteilung genetischer Polymorphismen führen. Die Erhaltung dieser Mutationen ist jedoch nur dann gewährleistet, wenn sie keinen selektiven Nachteil besitzen.

### 3.2.4 Der Genfluß und die Migration

Unter dem Begriff des Genflusses wird die Veränderung genetischer Strukturen durch Einwanderung haploider Gameten beschrieben. Er wird damit auf der Ebene der Population wirksam und beschreibt als intrademischer Genfluß den Transport von Gameten zwischen Subpopulationen und als interdemischer Genfluß den Transport von Gameten zwischen Populationen. Der Transport von diploidem Material in eine fremde Population wird als Migration bezeichnet. Da die Untersuchungen über den Genfluß in der Regel über Vergleiche zwischen Sameneltern und Samen stattfinden, läßt sich anhand dieser Methodik der Genfluß nicht von der Migration trennen. Genfluß und Migration unterscheiden sich jedoch in der Dauer ihrer Wirksamkeit. Während der Genfluß auf die haploide Phase begrenzt ist, kann über Migration ein Austausch genetischer Informationen zwischen Populationen während der gesamten Entwicklung stattfinden. Die Migration läßt sich je nach der Definition der Bezugseinheiten als intra- oder als interdemische Migration beschreiben.

Der Genfluß ist ein Prozeß, welcher der genetischen Differenzierung von Populationen entgegenwirkt. Differenzierte Populationen können auf diese Weise ihre differentielle Eigenart (z. B. Urform einer Art, Autochthonie) durch Überflutung mit fremdem, evtl. züchterisch behandeltem Pollen verlieren. In entgegengesetzter Weise sichert der Genfluß die Fähigkeit bei fortgeschrittener Differenzierung die Kreuzungsfähigkeit zu erhalten, um im Falle drastischer Umweltveränderungen Anpassungsprozesse zu ermöglichen.

Genfluß zwischen Populationen ist besonders dann nachweisbar, wenn Merkmalsausprägungen daran beteiligt sind, die in der Zielpopulation nicht vorhanden sind. Genfluß kann daher mit hoch differenzierenden Markern präziser abgeschätzt werden, als dies mit quantitativ differenzierten Isoenzymmarkern möglich ist.

Zur Beurteilung des interdemischen Genflusses werden dazu in der Regel isolierte Bäume mit seltenem Genotyp verwendet und deren Nachkommenschaft auf fremde Allele an möglichst vielen Genorten untersucht. In einem ähnlichen Fall beschreibt ZIEHE (1999) für eine isoliert stehenden Buche im Forstamt Seesen, daß für ca. 30 % der Samen der Polleneltern weiter als 700 m entfernt stehen muß. Trotz der isolierten Lage konnten nur 15% der Samen als poten-

tiell selbstbefruchtet ausgewiesen werden. Der interdeminische Genfluß hat in diesem Beispiel selbst über weite Entfernungen zu einem beachtlichen Anteil fremdbefruchteter Samen beigetragen. Auf die Untersuchungen zum intrademinischen Genfluß von MÜLLER-STARCK (1996) wurde bereits im Abschnitt des Paarungssystems verwiesen.

Der Genfluß zwischen Beständen spielt damit eine bedeutende Rolle bei der Differenzierung zwischen Populationen und zeigt, daß selbst entfernt voneinander existierende Populationen in regem Austausch genetischer Informationen stehen können.

### 3.2.5 Die genetische Drift

Mit dem Begriff der genetischen Drift wird ein Problem begrenzter Populationsgrößen beschrieben. Treten in einer definierten Population bestimmte Allele mit einer geringen Häufigkeit auf, dann besteht bei jeder Bildung von Teilmengen aus dieser Population die Gefahr, daß die seltenen Allele nicht mit erfaßt werden. An einer Population mit  $n$  Mitgliedern und einem Allel  $x$  mit der Häufigkeit  $\frac{1}{n}$  wird deutlich, daß mit jeder Teilmenge  $m < n$  aus dieser Popula-

tion die Gefahr besteht, daß das Allel  $x$  nicht mit erfaßt wird. Dieser statistische Effekt ist bei jeder Bildung von Subpopulationen wirksam. So kann durch genetische Drift in einer Population ein selten gebildeter Gamet nicht effektiv werden oder bei der Beerntung weniger Bäume in einer Population ein bestimmtes Allel nicht mehr im Saatgut enthalten sein. In ähnlicher Weise kann assoziierte Selektion zum Verlust genetischer Informationen führen, wenn z. B. ein relativ häufiges Allel eines Genortes A mit einem ausgesprochen seltenen Allel eines anderen nicht sichtbaren Genortes B assoziiert ist. In diesem Fall führt die Selektion des sichtbaren Allels zu einer Reduktion der Häufigkeit des Allels am Genort A und zu einem Totalverlust am Genort B. Ein Sonderfall der Bildung von Subpopulationen stellt das Ziehen von Stichproben dar. Die genetische Drift ist damit ein Prozeß, der genetische Informationen vernichten kann und dann dem Genfluß und der Mutation entgegen gerichtet ist.

### 3.2.6 Die Selektion

Unter dem Begriff der Selektion werden alle Faktoren zusammengefaßt, durch die Individuen aus einer Population entnommen werden. Unter diesem Begriff subsummieren sich damit alle Faktoren, die für ein Individuum einen Umweltfaktor darstellen. Dazu zählen neben den abiotischen Umweltfaktoren auch die biotischen Umweltfaktoren, die als Konkurrenten, Räuber oder Parasiten wirksam werden. Ein zur Analyse herausgehobener biotischer Faktor ist die anthropogene Selektion, deren Steuerung uns zugänglich ist.

Die Selektion ist ein Evolutionsfaktor, der die Individuen auf ihre Umwelttauglichkeit prüft. Sie ist damit ein gerichteter Prozeß, der genetische Informationen entnimmt und damit den vorausgegangenen Prozessen der Rekombination, des Paarungssystems und der Mutation entgegengerichtet ist. Aus dem Zusammenspiel rekombinierender und selektierender Prozesse entwickelt sich die Richtung und die Geschwindigkeit der Evolution.

### ***Die raum-zeitliche Variation der Umwelt und ihre Wirkung auf die genetischen Strukturen***

Unter der Annahme der Relevanz eines Merkmals für Anpassungsprozesse in einer Population kann mitunter über die Häufigkeit eines Merkmals auf die Verteilung der adaptiven Umwelten geschlossen werden.

In Abhängigkeit von der Größe der Untersuchungsfläche sind die Umweltbedingungen zum Zeitpunkt der Untersuchung einer Population in der Regel nicht homogen verteilt. Sie liegen räumlich differenziert vor (Abbildung3-1). Neben dieser räumlichen Differenzierung unterliegen die Umweltbedingungen einer zeitlichen Dynamik, welche die räumliche Verteilung der Umweltbedingungen überlagern kann.

Die für die Anpassung einfachste Form der Umweltvariation stellt die räumlich variable Umwelt dar, welche sich während der Lebenszeit eines Organismus nicht ändert. In jeder spezifischen Umwelt setzt sich bei ausreichender Selektionszeit der am besten angepaßte Genotyp durch. Da jede spezifische Umwelt ihre angepaßten Genotypen trägt, wird die genetische Struktur einer angepaßten Population unter diesen Umweltbedingungen auf einer definierten Untersuchungsfläche durch die Anzahl der räumlich differenzierten Umweltbedingungen bestimmt. Eine solche Situation ist insbesondere für abiotische, pedologische Umweltbedingungen denkbar, deren Veränderung viele Generationen in Anspruch nimmt.

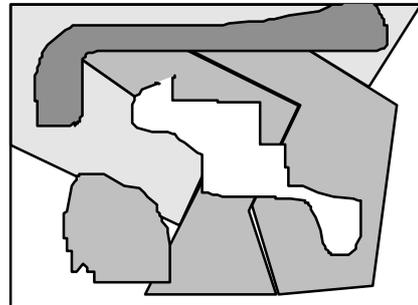


Abbildung3-1 Die räumliche Umweltvariation

Neben den Umweltbedingungen, welche nicht innerhalb einer Generationszeit variieren, finden sich auch solche, welche in kürzeren Zeiträumen verändert werden oder sich verändern. Sind die verschiedenen Umweltbedingungen so lange aktiv, daß eine vollständige Selektion der nicht angepaßten Individuen eintreten kann, dann sollte mit dem darauffolgenden Wechsel adaptiver Umweltbedingungen die Population ihr Anpassungspotential verloren haben. Reicht hingegen die Zeit zwischen dem Wechsel der Umweltbedingungen nicht aus, um eine vollständige Selektion der Nichtangepaßten durchzuführen, dann besitzen Genotypen mit verschiedenen Informationen an einem Genort einen Vorteil (Überdominanz).

Je nach der Geschwindigkeit der Umweltänderung und der mit ihr verbundenen Selektion können sich auf einer definierten Untersuchungsfläche alle genetischen Strukturen von Minor- bis Majorpolymorphismen während der Entwicklung einer Population einstellen. Als Faktoren kurzfristiger Umweltveränderungen kommen besonders biotische Faktoren in Frage, welche z. B. als Parasiten oder Prädatoren mit kurzen Generationszeiten rapide Fluktuationen der Populationsdichte auslösen können.

Die Selektion anhand der Umweltbedingungen ist damit ein Evolutionsfaktor, der in allen Entwicklungsphasen eines Organismus aktiv sein kann. Sie läßt sich anhand der Entwicklungsphasen eines Individuums und anhand der Folgen für die Verteilung genetischer Informationen in einer Population klassifizieren. So wird in Abhängigkeit von der Entwicklungsphase von der Fertilitätsselektion der Gameten, der Viabilitätsselektion der Samen und folgender diploider Entwicklungsphasen gesprochen.

Hinsichtlich der Wirkung auf die Verteilung genetischer Strukturen in einer Population werden die gerichtete und die balancierte Selektion unterschieden. Die **gerichtete Selektion** ist in einer definierten Umwelt auf einen bestimmten Genotyp gerichtet und führt zur Fixierung auf die verbleibenden Genotypen in einer Population. Dem gegenüber führt die **balancierte Selektion** zu einer Balance der Häufigkeiten zwischen verschiedenen Genotypen. Diese Balance kann darin bestehen, daß z.B. ein Allel ab einer bestimmten Häufigkeit der Selektion unterliegt (positiv oder negativ **häufigkeitsabhängige** Selektion). Diese Vorstellung ist insbesondere dann hilfreich, wenn Räuber-Beute-Verhältnisse als Selektionsfaktoren beschrieben werden.

Zu einer balancierten Verteilung von Genotypen können aber auch **räumlich differenzierte**, Umweltbedingungen führen, wenn in jeder einzelnen Umweltbedingung eine gerichtete Selektion erfolgt und die Umweltbedingungen über die Untersuchungsfläche annähernd balanciert verteilt sind.

Die **assoziierte Selektion** beschreibt die Wirkung der Selektion an einem Genort, mit dem weitere Genorte mehr oder minder stark verbunden sind. Auf die Wirkung der assoziierten Selektion bei seltenen Allelen an nicht von der Selektion betroffenen Genorten wurde bereits bei der genetischen Drift hingewiesen.

### *3.2.7 Die Wirkung der Umwelt auf den Stoffwechsel der Pflanzen und die Bedeutung von genetischer Variation auf der Ebene von Isoenzymen*

Die Veränderung der Umweltbedingungen bedeutet für angepaßte Individuen, daß die aktuellen Prozesse des Stoffwechsels aus ihrem Optimum verschoben werden können. Da dauerhaft suboptimale Stoffwechselprozesse über den Verbrauch von Reservestoffen zum Tod führen, muß die Pflanze durch Umstellung ihrer Physiologie versuchen, die zellinternen Bedingungen des Stoffwechsels zu stabilisieren. Die Mechanismen dieser Regulation sind hierarchisch geordnet und verlaufen z. T. über parallele Stoffwechselwege. Am Beispiel der Hitzestressregulation soll kurz erläutert werden, wie weit die Veränderung von Umweltbedingungen hinsichtlich der physiologischen Reaktion in Pflanzen führen kann.

#### *Hitzestress bei Pflanzen*

Durch die Hitzeeinwirkung werden elementare Prozesse der Proteinsynthese beeinflusst und verändert. Bereits bei der Transkription, dem Kopiervorgang der Erbinformation, werden die herkömmlichen Transkriptionspfade verlassen, abgeschaltet und bevorzugt Hitzestressgene aktiviert. Die aus der Abschrift der Erbinformation entstandene Hitzestress-RNA unterliegt während ihrer Prozessierung weiteren Beeinträchtigungen. So kann durch die Einwirkung der Hitze die Reifung der RNA zur mRNA, bei der Teile der nicht kodierenden Sequenzen entfernt werden, unvollständig verlaufen. Eine entscheidende Rolle der Hitzestressanpassung spielt die **Translation** an den Ribosomen. Hier treten in Abhängigkeit von der Intensität des Stressfaktors innerhalb von wenigen Minuten Umstellungen der Proteinsynthese hin zu Stressproteinen auf. Abschließend werden Helferproteine, die der Verkettung oder Faltung von Proteinen dienen, durch die Einwirkung von Hitzestress in ihrer Funktion gestört, so daß mitunter unlösliche Aggregate (BRUNOLD, 1996) die Stoffwechselaktivität beeinträchtigen und über Proteasen abgebaut werden müssen.

Lassen sich die durch Streß entstandenen Veränderungen des Stoffwechsels nicht kompensieren, so tritt für das Individuum früher oder später der Tod ein. Auf der Individuenebene ist damit der Prozeß der physiologischen Anpassung beendet und auf der Ebene der Population setzt die strukturelle Anpassung der Population ein. Hier tritt durch den Ausfall des nicht anpassungsfähigen Individuums (z. B. Allel eines Isoenzymgenortes) eine Zunahme der relativen Häufigkeiten der anpassungsfähigen Individuen ein. Die raum-zeitliche Veränderung dieser Häufigkeiten hinsichtlich ihrer adaptiven Bedeutung ist Gegenstand dieser Arbeit.

### 3.3 Die Bedeutung genetischer Variation für die Anpassung

Ein Ziel genetischer Untersuchungen ist die Beschreibung und Abschätzung adaptiver Prozesse. In diesem Abschnitt sollen daher die Arbeiten hervorgehoben werden, die sich mit der adaptiven Bedeutung der genetischen Variation auseinandergesetzt haben.

Die Wirkung von Enzymen kann über die Veränderung der Konformation der Molekülstruktur gesteuert werden. Konformationsänderungen können dabei durch die Veränderung der Aminosäuresequenz entstehen oder durch biochemische Reaktionsprozesse ausgelöst werden. Über allosterische Effekte, d. h. die Anbindung von Substanzen, welche die Konformation eines Moleküls verändern, ist bekannt, daß sie die Reaktivität des Enzyms verändern (Aktivierung, Inhibition).

Eine vergleichbare Wirkung wird einigen Luftschadstoffen nachgesagt, welche über die Blattorgane auch das biochemische Milieu der Blattzellen erreichen und verändern können. Die Reaktion der betroffenen Individuen auf derartige Umweltbedingungen ist jedoch in Abhängigkeit von ihrer genetischen Ausstattung unterschiedlich.

In diesen Bereich gehören die Arbeiten von BERGMANN & SCHOLZ (1989) über das vermehrte Auftreten heterozygoter Nachkommen am Genort PEPC-A in einem schadstoffbelasteten Fichtenbestand, die Untersuchung über die Thermostabilität des Allels IDH-B<sub>1</sub> bei der Tanne von BERGMANN & GREGORIUS (1993) und die von ROTHE & BERGMANN (1995) durchgeführten Untersuchungen über die katalytische Effizienz am Enzymsystem PEPC (Phosphoenolpyruvat-Carboxylase). Diese Untersuchungen zeigen, daß Enzyme in Abhängigkeit von ihrer Konformation in verschiedenen Umweltbedingungen ihre biochemischen Optima erreichen. Die Erhaltung unterschiedlicher Gene für Enzyme mit unterschiedlichen biochemischen Optima ist damit eine wesentliche Voraussetzung für die Anpassungsfähigkeit von Populationen an sich verändernde Umweltbedingungen.

#### 3.3.1 Formen der Anpassung

Durch die Vervielfachung ihres Chromosomenbestandes (Polyploidisierung) und die Duplikation und anschließende Mutation von Genen besitzen höhere Organismen die Möglichkeit verschiedene Erbinformationen in ihrem Genom zu vereinen. Diese Eigenschaft erfährt eine weitere Steigerung durch die Rekombination genetischer Informationen auf der Ebene der Population.

Besonders Bäume sind durch einen höheren Anteil genetischer Variation gekennzeichnet, als dies bei mobilen oder kurzlebigen Organismen beobachtet werden kann. Durch die Verfügbarkeit verschiedener genetischer Informationen im Genom ist die Fähigkeit verbunden, sich veränderten Umweltbedingungen anpassen zu können.

Auf der Ebene des Individuums wird diese Form der Anpassung als **regulatorische Anpassung** bezeichnet. Alle die individuelle Anpassungsfähigkeit übersteigenden Veränderungen der Umwelt führen zum Tod des Individuums, das auf der Ebene der Population durch nachfolgende Individuen mit genetisch besser angepaßten Informationen ersetzt werden kann. Auf der Ebene der Population vollzieht sich damit eine strukturelle Veränderung in der Zusammensetzung der genetischen Informationen, die **strukturelle Anpassung**.

Hinsichtlich der Angepaßtheit einer Population an die aktuellen Umweltbedingungen werden zwei Formen der Reaktion unterschieden. Einerseits können mit der genotypischen Struktur einer Population bestimmte Umweltbedingungen bewältigt werden, ohne daß eine Rekombi-

nation der genetischen Informationen notwendig wird. Diese Reaktion der Population auf veränderte Umweltbedingungen wird als **Flexibilität** der Population bezeichnet. Alle mit der aktuellen genetischen Struktur überlebenden Umweltbedingungen stellen das Potential der adaptiven Umweltbedingungen einer Population dar.

Sind die Störungen durch veränderte Umweltbedingungen jedoch so groß, daß eine vorübergehende Veränderung der genetischen Struktur erfolgt, dann spricht man andererseits von einer **plastischen Reaktion** einer Population, wenn der Ausgangszustand nach dem Abklingen der Störung, hier die Veränderung der Umweltbedingungen, wieder hergestellt wird. Die Stabilität offener dynamischer Systeme, wie sie die Waldökosysteme mit ihren Arten und Populationen darstellen, ist damit in den Anpassungsmechanismen der Populationen begründet (GREGORIUS, im Druck).

Der Zustand der Angepaßtheit wird in biologischen Systemen durch die Rückkopplung in Form der selektiven Umweltbedingungen erreicht, welche nicht angepaßte Individuen aus der Population entnehmen. Die Erhaltung der Angepaßtheit und die Anpassungsfähigkeit einer Population wird daher auch durch die Fähigkeit bestimmt, die Informationen angepaßter Individuen an ihre Nachkommen vollständig weiterzugeben.

Die Anzahl dieser verschiedenen Kombinationen genetischer Informationen in einer Population zur Bewältigung verschiedenartiger adaptiver Umwelten wird als die Anpassungskapazität der Population bezeichnet. Die Anpassung ist damit das Ergebnis des Zusammenwirkens der Selektion durch die Umwelt und der Rekombination genetischer Informationen in einer Population. Sie beschreibt eine Form der Selbstregulation, die biologische Systeme auszeichnet.

### ***3.4 Wechselwirkungen zwischen Evolutionsfaktoren***

Die Wirkung aller dargestellten Evolutionsprozesse zeigt sich in der genetischen Struktur einer Population. Aus den vorausgegangenen Beschreibungen wurde bereits deutlich, daß einige dieser Evolutionsfaktoren sehr phasenspezifisch, andere hingegen ständig wirksam sein können. Einige Faktoren heben sich dabei gegenseitig auf oder führen, wie das Mutations-Selektions-Modell erklärt, zu stabilen Polymorphismen in der genetischen Struktur einer Population. Interpretationen genetischer Strukturen in Populationen müssen daher parallel wirkende Faktoren per Analogieschluß bestimmen. Dort, wo die Untersuchungsmethode einen Ausschluß zusätzlich wirkender Faktoren nicht zuläßt, können die möglichen Erklärungsmodelle nur über ihre Wahrscheinlichkeit abgeschätzt werden. Problemstellungen dieser Art betreffen besonders Untersuchungen haploider und früher diploider Entwicklungsphasen bei Pflanzen, die aber erst mittels ausgereifter Samen untersucht werden können. Erst neuere molekulargenetische Untersuchungsmethoden erlauben auch Pollen einer genetischen Untersuchung zu unterziehen (VORNAM pers. Mitteilung). Spätere, der Samenreife folgende Entwicklungsphasen werden in der Regel nur noch durch Drift, Migration und Selektion beeinflusst, so daß deren Wirkungen besser analysiert werden können.

### ***3.5 Stand der Forschung über die Genetik der Buche***

Die Arbeiten über die Genetik der Buche orientieren sich im wesentlichen an den im vorausgegangenen Abschnitt beschriebenen Themen. Bevor auf die Entstehung und Verteilung genetischer Variation am Beispiel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) eingegangen werden kann, soll zunächst eine kurze Beschreibung der Vererbungsanalyse vorgenommen werden, die das verwendete phänotypische Merkmal als einen Genmarker ausweist. Der Vererbungsanalyse an

den untersuchten Genorten der Buche folgt ein kurzer Abschnitt über die Untersuchungen zur Kopplung zwischen den beobachtbaren Genorten bei der Buche. Den wesentlichen Anteil der Forschung über die Genetik der Buche wird durch die Arbeiten über die Selektion und die räumliche Verteilung der genetischen Information der Buche bestimmt.

### 3.5.1 Die Vererbungsanalyse

Für die Buche sind Vererbungsanalysen anhand kontrollierter Kreuzungen von MÜLLER-STARCK (1993) für die Enzymsysteme ACO, MNR, GDH, GOT, IDH, LAP, MDH, NDH, PEPC, PER, 6PGDH, PGI, PGM und SKDH durchgeführt worden. KIM (1980) untersuchte ebenfalls das Enzymsystem Genort LAP und ACP. Mittels Einzelbaumnachkommenschaften haben THIEBAUT et al. (1982) und MERZEAU et al. (1989) die Enzymsysteme GOT, LAP, EST, Phosphatase und PER bzw. MDH, 6PGDH, PGI und SOD untersucht.

Die Frage der Nullallele am Genort LAP-A, die mitunter zur Erklärung des Homozygotenüberschusses an diesem Genort verwendet wurde, ist mehrfach kontrovers diskutiert, aber bis heute nicht abschließend entschieden worden. Eine umfassende Zusammenstellung der untersuchten Enzymsysteme der Buche findet sich bei HATTEMER et al. (1993).

### 3.5.2 Kopplungen zwischen den untersuchten Genorten bei der Buche

Mit der Untersuchung des Vererbungsmodus für jeden einzelnen Genort stellt sich auch die Frage, in welchem Maße die untersuchten Genorte miteinander in Beziehung stehen. Diese als Kopplung bezeichnete Beziehung wird ebenso wie der Vererbungsmodus anhand von Verteilungen, in diesem Fall von 2-Locus-Gametenhäufigkeiten, überprüft. Werden zwei Genorte bei der Meiose unabhängig voneinander vererbt, so kann erwartet werden, daß die gebildeten 2-Locus-Gameten mit einer Häufigkeit gebildet werden, die dem Produkt der Allelhäufigkeiten jedes einzelnen Genortes (Marginalhäufigkeiten) entspricht. Die Frage der Kopplung zwischen verschiedenen Enzymgenorten hat MÜLLER-STARCK (1993) im Rahmen der o. g. Vererbungsanalyse bearbeitet und dabei keine Hinweise auf die Kopplung der untersuchten Genorte gefunden.

Nach erfolgreicher Vererbungsanalyse ist damit auf der Basis der Arbeitshypothese der Rückschluß vom Phänotyp auf den Genotyp abgesichert und der Phänotyp des Enzyms im Elektropherogramm als Genmarker nutzbar. Unterschiedliche Molekülformen, welche aufgrund ihrer Ladung und Konformation bei der Stärkegel-Elektrophorese unterschiedliche Wanderungstrecken zurücklegen, können als Marker für die sie ausprägende genetische Information verwendet werden.

### 3.5.3 Schätzung der Selbstungsrate bei der Buche

Bei einer Schätzung der Selbstungsrate an einer isoliert stehenden Buche in einem Fichtenbestand im Westharz konnte eine Selbstungsrate von bis zu 15% festgestellt werden (ZIEHE, 1999). Die Vermeidung der Selbstbefruchtung kann, wie bereits erwähnt, durch biochemische und morphologische Faktoren sowie durch eine zeitliche Trennung der Blütezeiten erreicht werden. Das asynchrone Blühen männlicher und weiblicher Blüten ist von einigen monözischen Baumarten (z. B. *Alnus glutinosa*) bekannt und kann als eine Vermeidungsstrategie der Selbstbefruchtung angesehen werden.

### 3.5.4 Arbeiten zur Selektion

Der Einfluß der Selektion wird über den Anteil überlebender Merkmalsträger nach einem definierten Zeitraum gemessen. Betrachtungen in der haploiden Phase betreffen dabei die Fertilität eines Individuums, während in der diploiden Phase die Viabilität den Anteil überlebender Individuen beschreibt. Wird der Einfluß der Selektion über eine Generationsdauer untersucht, so wird über die Fitneß eines Merkmalsträgers der Anteil seiner „überlebenden“ Gene in einer Entwicklungsphase beschrieben. Die über alle Merkmalsträger einer Population gemittelten Werte der Fitneß werden als Populationsfitneß bezeichnet und beschreiben das Wachstum der Population in der bezeichneten Untersuchungsphase.

Die Untersuchung der Selektion in der haploiden und in der frühen Diplophase von Pflanzen sind besonders dadurch erschwert, daß diese Entwicklungsphasen aufgrund ihrer Größe und Isolierbarkeit einer Untersuchung schwer zugänglich sind. Viele durchgeführte Projekte haben sich daher mit dem Vergleich von Eltern, ihren Samen und in der Regel mehrjährigen Jungpflanzen beschäftigt. Die in diesen Phasen auftretenden Selektionseffekte fassen daher die Wirkung der Selektion in verschiedenen Entwicklungsphasen zusammen. In diese Gruppe der Untersuchungen gehören die Arbeiten von KIM (1985), KRAUHAUSEN (1985), GREGORIUS & KRAUHAUSEN (1986) MÜLLER-STARCK & HATTEMER(1989), DEGEN (1992), FROMM (1992), STARKE & MÜLLER-STARCK (1992). Sie zeigen, daß bestimmte Allele der Nachkommenschaften phasenweise sehr unterschiedliche Viabilitäten aufweisen (vgl. MÜLLER-STARCK & ZIEHE (1991); LAP-A4 im Jungwuchs).

Ein weiterer Bereich der Untersuchung von Selektionswirkungen befaßt sich mit Wirkung von Streßfaktoren auf die genetische Struktur von Buchen. Dazu gehört die Arbeit von MÜLLER-STARCK (1987), die anhand der Paarmethode die spezifischen genetischen Strukturen toleranter und sensitiver Individuen ermittelte. Dabei zeigte sich, daß insbesondere die toleranten Pflanzen eine höheren Grad an heterozygoten Genorten trugen und vermutlich dadurch eine größere Anpassungsfähigkeit besaßen.

Der Einfluß des Bodens und seiner Bearbeitung wurde von MÜLLER-STARCK & ZIEHE (1991) im Hinblick auf die Selektion junger Entwicklungsstadien (Samen und Jungpflanzen) untersucht. Zum Vergleich unterschiedlicher Standorte im Wald wurde gleichzeitig eine Untersuchung der Selektion im Gewächshaus vorgenommen. Dabei wurde deutlich, daß zwischen den Selektionsfaktoren im Wald und im Gewächshaus deutliche Unterschiede bestanden. So war die Überlebensfähigkeit der Pflanzen im Gewächshaus mehr als doppelt so groß und zeigte bezüglich des Freilands stark abweichende Viabilitätsvorteile für die Allele des Genortes LAP-A. Am Genort IDH-A zeigten sich die für das Allel 2 homozygoten Genotypen auf allen untersuchten Bodenbearbeitungsflächen weniger viabel (STARCKE 1996).

Auf die Assoziation bestimmter Genotypen zu spezifischen Umweltbedingungen ist bereits bei den Selektionsbedingungen hingewiesen worden. Die Arbeit von ZIEHE (1999) wurde bereits bei der Betrachtung des Paarungssystems erwähnt. Sie zeigt anhand eines Modells mit 50 Genorten die Wirkung assoziierter Selektion auf die genetische Struktur einer Population. Danach steigt die Wirkung assoziierter Selektion auf selektiv neutrale Genorte bei moderaten Selbstbefruchtungsraten mit der Anzahl selektierter Genorte beträchtlich. Die Beurteilung adaptiver Prozesse an nur einem Genort ohne die Berücksichtigung von Assoziationen im Genom können danach zu einer Fehleinschätzung adaptiver Prozesse in einer Population führen.

Neben dem Boden besitzt insbesondere das Lichtregime einen bedeutenden Einfluß auf die Nachkommenschaft einer Population. STARKE (1996) untersuchte daher in ihrer Dissertation den Zusammenhang zwischen verschiedenen Verjüngungsverfahren der Buche (Großschirmschlag und Lochhieb) und der Veränderung der genetischen Struktur in der Nachkommenschaft. Auch BEHM & KONNERT (1997) fand bei der Untersuchung von Verjüngungseinseln in einem Laubmischwald kleinräumig genetisch differenzierte Strukturen vor, die besonders an den Genorten ACO-B, AAT-B, MDH-B und PGM-A signifikant ausgeprägt waren. Über die selektive Wirkung der Konkurrenz schreiben COMPS & THIEBAUT (1988), daß nur unter den Bedingungen des vollen Lichtgenusses die Konkurrenz wirksam werden kann. In einer weiteren Arbeit wurden an der Landesanstalt für forstliche Saat- und Pflanzenzucht in Teisendorf genetische Unterschiede zwischen Beständen und dem daraus gezogenen Vermehrungsgut untersucht (KONNERT pers. Mitteilung). Von den Nachkommenschaften aus vier Beständen wurden sowohl einjährige Pflanzen im Gewächshaus als auch Pflanzen aus der Naturverjüngung analysiert. In dieser Arbeit konnte gezeigt werden, daß die Naturverjüngung aus mehreren Fruktifikationsjahren in der Regel genetisch diverser im Vergleich zu dem Material aus der Baumschule ist. Dies ist auch darauf zurückzuführen, daß das Selektionsregime auf der Untersuchungsfläche häufig differenzierter wirkt und bereits in der Jungwuchsphase eine Annäherung der genetischen Struktur des Jungwuchses an die der Elternpopulation bewirkt (Bestand Biburg).

Mit dem Erreichen der Hiebsreife wird durch die Entnahme von Bäumen die genetische Struktur ebenfalls verändert. Zu diesem Themenbereich haben KONNERT & SPIEKER (1994) eine Simulationsstudie angefertigt und die veränderte genetische Struktur in dem entnommenen und dem verbleibenden Bestand dargestellt. In einer weiteren Untersuchung wurden im Forstamt Ebrach die genetischen Strukturen des verbleibenden und des geernteten Bestandes untersucht und eine vermehrte Entnahme heterozygoter Individuen am Genort 6PGDH festgestellt (ANONYMUS 1999).

Ein Sonderfall, welcher die adaptive Relevanz genetischer Strukturen hervorhebt, ist die Beziehung zwischen der genetischen Information am Genort IDH-A der Buche und dem Befall adulter Buchen durch die Buchenwollschildlaus (*Cryptococcus fagisuga*). Als ein an der Stickstoffaufnahme mitwirkendes Enzym hat die Isocitratdehydrogenase (IDH) einen Einfluß auf die Ernährungssituation der Phloemsaft saugenden Buchenwollschildlaus (GORA et al. 1994). Besonders heterozygote Buchen mit dem Genotyp IDH-A2A3 werden von der Buchenwollschildlaus häufiger befallen als homozygote Individuen.

Unter Berücksichtigung der z. B. bei der Selektion möglichen negativen Effekte der homozygoten Träger des Allels A2 am Genort IDH-A auf unterschiedlichen Bodenmeliorationsflächen wird deutlich, daß Isoenzymmarker mitunter sehr spezifische Indikatoren für adaptive Prozesse in verschiedenen Entwicklungsphasen sein können. Ihre wesentliche Bedeutung liegt in der Verbindung physiologischer und genetischer Eigenschaften, welche die Grundlage der individuellen Anpassung und der Anpassung auf der Ebene der Population sind.

### *3.5.5 Die räumliche Verteilung genetischer Informationen*

Aus der Synthese dieser dargestellten Wirkungen von Evolutionsfaktoren wird deutlich, daß die genetische Information räumlich sehr heterogen in einer Population verteilt sein kann. Auf die Aspekte der Blühintensität, des Paarungssystems und der Samenverteilung in der Krone ist bereits hingewiesen worden. Auch die Faktoren der Samenverbreitung (intra- und interdeme Migration) sind angesprochen worden. Abschließend soll daher noch ein Hinweis auf

die Arbeiten gegeben werden, die sich mit der genetischen Variation im großräumigen Bezug auseinander gesetzt haben. Zu diesen Arbeiten gehört die Dissertation von TUROK (1993), welche die genetische Variation von rheinland-pfälzischen Buchenbeständen und Buchen-nachkommenschaften aus Nordrhein-Westfalen untersucht hat. Dabei konnten nur geringe Unterschiede in der genetischen Struktur zwischen verschiedenen Standortseinheiten und zwischen Altbeständen und ihren Nachkommen festgestellt werden. Nur einzelne Populationen hoben sich durch eine größere Differenzierung ab. Die geographische Variation und Diversität der Buche in Europa ist von PAULE (1992) untersucht und dargestellt worden.

### 3.6 Das Prinzip der nachhaltigen Nutzung von Ressourcen

Die nachhaltige Bewirtschaftung von Wäldern ist in Deutschland seit vielen Jahrzehnten das Ziel forstlicher Tätigkeiten. Ausgelöst durch die exploitative Nutzung des Waldes durch Bergbau und Salinenwirtschaft entwickelte sich in Deutschland sehr früh eine Forstwirtschaft, deren Selbstverständnis eine an dem Holzzuwachs gemessene Nachhaltigkeit der Waldbewirtschaftung war. Auch auf europäischer und internationaler Ebene ist seit Jahren die nachhaltige Bewirtschaftung von Wäldern das Ziel politischer Bemühungen. Dazu wurden Kriterien abgeleitet, an welchen die Nachhaltigkeit der Nutzung von Ressourcen des Waldes gemessen werden kann.

Zur Erklärung dieser Kriterien ist ein grundlegendes, systemanalytisches Verständnis des Prinzips der nachhaltigen Nutzung von Ressourcen notwendig. Die folgende Abbildung 3-2 gibt einen systematischen Überblick über die Systemvoraussetzungen für eine nachhaltige Bewirtschaftung von Wäldern (AG Nachhaltigkeit - Institut für Forstgenetik, Univ. Göttingen).

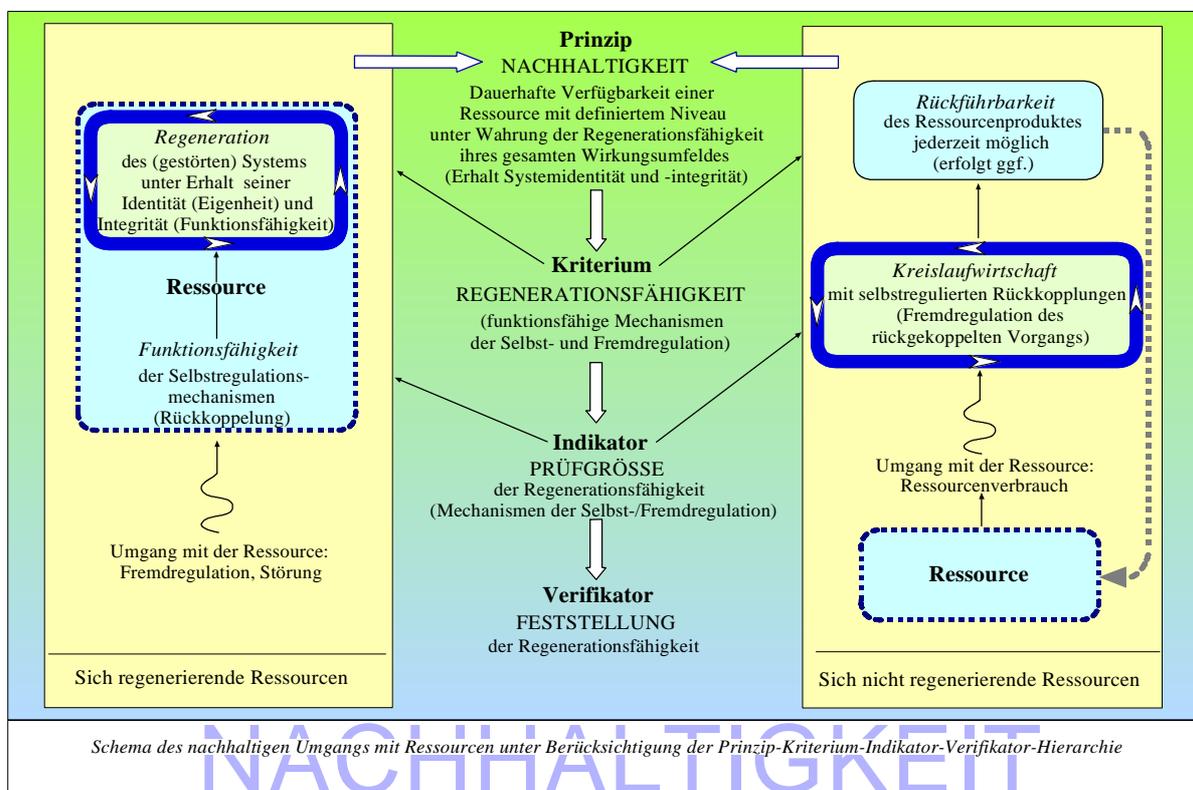


Abbildung 3-2 Das Prinzip der nachhaltigen Nutzung von Ressourcen

Das Prinzip der nachhaltigen Nutzung einer Ressource ist die dauerhafte Verfügbarkeit derselben auf einem definierten Niveau und unter Wahrung der Regenerationsfähigkeit ihres gesamten Wirkungsumfeldes. Diese Regenerationsfähigkeit wird bei nicht regenerierbaren Ressourcen dadurch erreicht, daß ihre Rückführbarkeit in den Ausgangszustand der Ressource gewährleistet sein muß. Diese Rückführbarkeit wird durch die Schließung von Kreislaufprozessen durch Rückkopplungen gewährleistet, die von außen als Fremdregulation gesteuert werden. Nicht regenerierbare Ressourcen benötigen daher eine externe Regulation, die Fremdregulation (GREGORIUS, 1999).

Sich regenerierende Ressourcen sind durch die Fähigkeit gekennzeichnet, daß sie ihre Regeneration in gewissen Grenzen selbst steuern können, sie sind selbstreguliert. Sich selbst regenerierende Ressourcen besitzen als Teil ihres Systemzustandes, welcher Systemelemente und die Beziehungen zwischen ihnen beinhaltet, eine Selbstregulation, die ihre Regeneration gewährleistet. Diese Selbstregulation ist von abiotischen und biotischen Umweltbedingungen abhängig, bezieht von ihnen Eingaben und wirkt in Form von Systemausgaben auf diese ein. Die Berücksichtigung des Wirkungsumfeldes bei der Beurteilung der nachhaltigen Nutzung von Ressourcen sichert diese Beziehungen ab. Sie setzt die Grenzen des zu beurteilenden Umfeldes, in dem sie fordert, daß neben der betrachteten Art andere von ihr abhängige Arten bei der Beurteilung der Nachhaltigkeit nicht unberücksichtigt bleiben.

Biologische Systeme sind offene dynamische Eingabe-Ausgabe-Systeme (GREGORIUS, 1993), die dem Wechsel ihrer Umweltbedingungen (Eingaben) durch Anpassung folgen müssen; sie können ihre Umwelt nur begrenzt gestalten. Ein Gleichgewichtszustand wird in offenen dynamischen Systemen nur dann erreicht, wenn sich Eingaben und Ausgaben in ihrer Wirkung auf das System die Waage halten.

Die Anpassung der Systemzustände ist für biologische Systeme daher eine Eigenschaft des Systems, ist Teil ihrer Identität. Zu dieser Identität gehört z. B. der Wechsel zwischen verschiedenen Belaubbungszuständen eines Baumes im Laufe eines Jahres. Die dauerhaft vorhandene Fähigkeit sich ändernden Umweltbedingungen anpassen zu können, kennzeichnet daher die Stabilität offener dynamischer Systeme, wie sie durch biologische Systeme gegeben sind.

Erst die Beeinträchtigung der Integrität der Mechanismen, welche die wiederholte Einnahme der identitätsbestimmenden Systemzustände (z. B. Belaubbungszustand) gewährleisten, führt zur Veränderung der Identität, zur Veränderung des Systems. Die Beurteilung der nachhaltigen Nutzung einer Ressource muß sich daher an der Beschreibung der Identität des Systems und der Integrität der Anpassungsmechanismen orientieren.

In biologischen Systemen bestehen diese Anpassungsmechanismen aufgrund der begrenzten Lebenszeit ihrer Mitglieder (Systemelemente) in der Erhaltung des Systemzustandes durch Reproduktion. Ohne die Reproduktion können biologische Systeme und insbesondere Arten nicht dauerhaft überleben. Durch die Reproduktion werden die verfügbaren genetischen Informationen in der Erwartung neu kombiniert, daß sich unter den Nachkommen Individuen mit einer besseren Anpassung befinden.

Solange die Mechanismen des Reproduktionssystems durch Einwirkung von außen unbeeinflusst bleiben, wird eine solche Systemeingabe als **Störung** bezeichnet und erlaubt eine Rückkehr zum Ausgangszustand nach dem Abklingen der Störung. Darüber hinausgehende Systemeingaben überlasten das Anpassungssystem, beeinträchtigen damit die Selbstregulation und führen zum Verlust von Systeminformationen. Diese Veränderungen der Identität eines biologischen Systems, wie z. B. einer Population werden als **Fremdregulation** bezeichnet und können zur Beeinträchtigung der dauerhaften Existenz der Ressource führen.

Die Erhaltung der Selbstregulation einer Population im Sinne einer nachhaltigen Verfügbarkeit der Ressource Wald erfordert daher die Erhaltung der verfügbaren Systeminformationen und der Prozeßabläufe, die der Selbstregulation, dienen. Auf populationsgenetischer Ebene sind diese Systeminformationen durch die Größe und Mannigfaltigkeit der Population (Umfang adaptiver Information) und die Mechanismen und Prozessabläufe bestimmt, mit welcher genetische Informationen im Verhältnis zu den vorliegenden adaptiven Umwelteingaben rekombiniert werden können. Die Veränderung von Systemzuständen des genetischen Systems äußert sich dann in der Veränderung der absoluten und relativen Häufigkeit von Trägern genetischer Merkmale in einer Population. Diese Form der Anpassung wird als evolutionäre oder strukturelle Anpassung beschrieben. Auf der Basis dieser Erkenntnis werden die vorliegenden Ergebnisse dieses Projektes zu bewerten sein.

#### Zusammenfassung

- Die nachhaltige Nutzung von sich regenerierenden Ressourcen des Waldes erfordert die Erhaltung der Mechanismen der Selbstregulation, welche sich auf das gesamte Wirkungsumfeld der Ressource beziehen.
- In biologischen Systemen werden die Mechanismen der Selbstregulation über die Reproduktion weitergegeben. Sie bestehen einerseits in dem Umfang verfügbarer Informationen über die Umwelt und andererseits in der Geschwindigkeit, mit der sie an die nachfolgende Generation weitergegeben werden.
- Auf der Ebene der Populationsgenetik wird die Selbstregulation durch den Umfang genetischer Informationen in einer Population und durch die Rate ihrer Weitergabe an die nächste Generation bestimmt. Der Umfang der genetischen Informationen wird dabei über die Größe der Population und die Rate der Weitergabe über die reproduktionseffektive Populationsgröße, das Paarungssystem und die Selektionsbedingungen beschrieben (Kriterien der Nachhaltigkeit).

#### 3.6.1 Die Nachhaltigkeit in der politischen Diskussion

Unter dem Druck der zunehmenden Zerstörung von Primär- und Sekundärwäldern in allen Teilen der Welt sind mit der UN-Konferenz für Umwelt und Entwicklung 1992 in Rio de Janeiro erstmals im "Statement of Forest Principles" Prinzipien für einen globalen Konsens in der Bewirtschaftung, der Erhaltung und der nachhaltigen Entwicklung von Wäldern vereinbart worden.

*"Forest resources and forest lands should be managed to meet the social, economic, ecologic, cultural and spiritual human needs of present and future generations."*

Die nachhaltige Bewirtschaftung von Wäldern ist heute ein weltweit anerkannter und über die Vereinten Nationen definierter Begriff:

*"Sustained Management is the stewardship and use of forests and forest lands in a way, and at a rate, that maintains their **biodiversity**, productivity, **regeneration capacity**, **vitality** and their potential to fulfil, now and in the future, relevant ecological, economic and social functions at local, national and global levels and that does not cause damage to other ecosystems."*

Die Umsetzung dieser internationalen Prinzipien ist in Europa im Rahmen der "Ministerkonferenzen zum Schutz der Europäischen Wälder" (Helsinki 1993) begonnen und 1994 und 1998 in Lissabon fortgesetzt worden. Diese zentrale Bedeutung der genetischen Anpassungskapazität für die Erhaltung der Biodiversität wurde in der Helsinki Resolution H2 (General Guidelines for the **Conservation of Biodiversity** of European Forests) hervorgehoben:

*"Considering the urgent need to show respect for the evolutionary heritage of species and forest ecosystems, in order to enable the adequate **genetic adaptive capacity** to be safeguarded in the interest of present and future generations."*

Aufbauend auf der Resolution H1 (General Guidelines for the **Sustainable Management** of Forests in Europe) und der Resolution H2 der „Konferenz zum Schutz der Europäischen Wälder“ von Helsinki wurde 1994 ein Katalog für gesamteuropäische Kriterien, Indikatoren und operationelle Leitlinien zur nachhaltigen Waldbewirtschaftung verabschiedet und 1998 in Lissabon durch ergänzende Leitlinien erweitert. Die Leitlinie 2.1 zum Kriterium der Erhaltung der Gesundheit und Vitalität der Waldökosysteme z. B. ergänzt die Notwendigkeit,

*"... geschädigte Waldökosysteme zu sanieren, wo immer dies durch waldbauliche Maßnahmen möglich ist." " .... Eine angemessene genetische Arten- und Strukturvielfalt soll gefördert und / oder erhalten werden, um die Stabilität, Vitalität und Widerstandsfähigkeit der Wälder gegenüber schädlichen Umweltfaktoren zu verbessern und natürliche Regelungsmechanismen zu stärken" (Leitlinie 2.2).*

Die zentrale Bedeutung der Genetik für die Stabilität, Vitalität und Widerstandsfähigkeit von Waldökosystemen ist damit seit vielen Jahren in der politischen Überzeugung auf nationaler und internationaler Ebene verankert. Die Umsetzung dieser politischen Überzeugung erfolgt auf der Basis freiwilliger politischer und administrativer Regelungen und ist die Aufgabe der nationalen Regierungen.

Zusammenfassung:

- Die nachhaltige Nutzung von Wäldern ist seit der Umweltkonferenz in Rio de Janeiro 1992 ein internationaler Konsens in der Bewirtschaftung von Wäldern, der auf europäischer Ebene durch die „Konferenz zum Schutz der Wälder in Europa“ in Helsinki 1993 und die Folgekonferenzen auf administrativer Ebene umgesetzt werden.
- Eine alternative Form der Umsetzung der nachhaltigen Bewirtschaftung von Wäldern wird inzwischen auf der Basis von Zertifizierungssystemen, wie sie durch die FSC-Zertifizierung, die Naturland-Zertifizierung oder durch die Herkunftszertifizierung des Deutschen Forstwirtschaftsrates formuliert wurden, angestrebt.

### 3.7 Die Zertifizierung als Weg der Umsetzung einer nachhaltigen Nutzung von Ressourcen des Waldes

Mit zunehmender Komplexität der Wirtschaftsprozesse nimmt die Informationsasymmetrie zwischen Produzenten und Verbrauchern zu. Die Produzenten geben aus Wettbewerbsgründen ungern produktionstechnische Informationen preis, während die Verbraucher zunehmend über die Folgen der Produktion und des Produktes informiert werden möchten. Dieses Informationsbedürfnis der Verbraucher kann eine Zertifizierung durch unabhängige Gutachter in vielen Bereichen der Gesellschaft befriedigen.

Eine umfassende Definition der Zertifizierung gibt der Brockhaus in den Ergänzungen zur 19. Auflage (1996). Eine Zertifizierung ist danach „die Beurteilung des Qualitäts- oder Umweltmanagements eines Unternehmens oder seiner Produkte durch seine Kunden (interne Z., Kundenaudit, engl. *Second party assessment*) oder durch eine unabhängige, bei einer nat. Akkreditierungsstelle eingetragene Z.-Gesellschaft (externe Z., engl. *Third party assessment*)[...]. Bei der **Produkt-Z.** wird durch Qualitätsprüfungen bzw. anhand techn. Unterlagen festgestellt, ob ein Erzeugnis den vorab definierten Qualitätsanforderungen genügt. Unabhängige Z.-Stellen bestätigen die Erfüllung von Qualitätsanforderungen i. d. R. mit einem Produktzertifikat (z. B. VDE-Zeichen).“

Nach ihrem Anwendungsbereich werden neben der Produktzertifizierung auch weitere Formen der Systemzertifizierung unterschieden. Systemzertifizierungen überprüfen das ordnungsgemäße Funktionieren von Managementsystemen, die sich in Qualitäts- und Umweltmanagementsysteme untergliedern lassen. „Bei der Beurteilung von **Qualitätsmanagementsystemen** wird überprüft, ob die Normen nach DIN 9000 erfüllt werden. Zertifizierte **Umweltmanagementsysteme** müssen die Normen nach DIN ISO 14000 einhalten.“ (Brockhaus). Unter dem Begriff des Umweltmanagements wird dabei die zielgerichtete Lenkung, Führung, Organisation, Planung, Umsetzung und Kontrolle der betrieblichen Abläufen unter Umweltaspekten verstanden (<http://www.ifeu.de>, ifeu-Institut).

Da viele Wirtschaftsprozesse aufgrund ihrer Komplexität für den Verbraucher undurchschaubar geworden und zu ihrer Beurteilung umfangreiche Kriterienkataloge notwendig sind, gewinnt die externe Zertifizierung zunehmend an Bedeutung. Um eine ausreichende Vertrauensbasis für den Verbraucher und Produzenten zu schaffen, werden für Zertifikate einheitliche, in der Regel national oder international verbindliche Kriterien und Regelwerke festgelegt. Als Beispiel dafür mag die von dem American National Standard Institut entwickelte Reihe der ISO-Verordnungen gelten, die auch in die deutschen Industrienormen Eingang gefunden haben. Auf der europäischen Ebene hat die Europäische Gemeinschaft eine Öko-Auditverordnung (European Management Assessment, die sogenannte EMAS- Verordnung) erlassen, die auf der Existenz von Umweltmanagementsystemen und der Veröffentlichung der Berichtsergebnisse aufbaut.

Auch für die Forstwirtschaft sind in jüngster Zeit Zertifizierungssysteme für eine nachhaltige Forstwirtschaft (Systemzertifizierung) entwickelt worden, von denen sich das Zertifizierungssystem des Forest Stewardship Council (FSC), das Naturland-Zertifikat und eine vom Deutschen Forstwirtschaftsrat favorisierte paneuropäische Waldzertifizierung (PEFC) in der Diskussion behauptet haben. Diese Zertifizierungssysteme unterscheiden sich im wesentlichen in der Festlegung der Kriterien und der Kontrolle einer nachhaltigen Bewirtschaftung von Wäldern. Während das FSC-Modell auf der betrieblichen Verantwortung für die Einhaltung der Kriterien der nachhaltigen Waldbewirtschaftung aufbaut, wird in dem europäischen Modell eine regionale Herkunftszertifizierung vorgeschlagen. Auf die Untersuchung von FIRNHA-

BER (1996) über die Erfüllung der vom FSC festgelegten Kriterien in der deutschen Forstwirtschaft soll an dieser Stelle nur hingewiesen werden.

Die Zertifizierung forstlichen Vermehrungsgutes hingegen ist eine Produktzertifizierung. Sie erfaßt die Veränderung der genetischen Eigenschaften des Vermehrungsgutes während des Produktionsprozesses.

### *3.7.1 Die Wirkung der Zertifizierung auf dem Markt*

Über die vom Gesetzgeber geregelten Rahmenbedingungen hinaus verlangt der Verbraucher vielerorts zusätzliche Informationen zur Unternehmensführung, zu den Produktionsbedingungen und den Eigenschaften eines Produktes. Diese Information kann durch eine Zertifizierung bereitgestellt werden. Die Zertifizierung ist ein Marketinginstrument und kann sowohl von Verbraucher- wie auch von der Produzentenseite initiiert sein. Auf der Nachfrageseite hingegen, wozu auch Käufer von Rohstoffen und Halbfertigwaren zu rechnen sind, erfüllen Zertifikate die mit einem Produkt verbundene zusätzliche Nachfrage nach Informationen. Damit gelten für das Zertifikat alle Anforderungen, welche für einen eigenständigen Markt erfüllt sein müssen.

Dazu gehören:

- Eine Mindestanzahl an Marktteilnehmern (Anbieter und Nachfrager)
- Ein ausreichender Informationsstand der Marktteilnehmer, Akzeptanz der Kriterien
- Die Bereitschaft der Marktteilnehmer ihre Güter und Dienstleistungen gegeneinander zu tauschen.

Bezüglich einer erfolgreichen Etablierung eines zertifizierten Produktes auf dem Markt ist daher zunächst abzuschätzen, inwieweit eine Nachfrage nach zertifiziertem Vermehrungsgut existiert. In einer weiteren Fragestellung ist dann zu klären, ob die Nachfrager die verwendeten Kriterien akzeptieren, und in welcher Weise ein Informationsaustausch zwischen Angebot und Nachfrage entstehen kann. Die Methode der Zertifizierung forstlichen Vermehrungsgutes wird im Kapitel 3.7 näher erläutert.

### *Die Abschätzung der Nachfrage nach zertifizierten Produkten*

Über die Nachfrage nach zertifiziertem, forstlichen Vermehrungsgut liegen bislang keine Daten vor. Eine Abschätzung der Nachfrage kann daher nur als Analogieschluß aus ähnlichen Produktionsbereichen vorgenommen werden. Zur Abschätzung der Zahlungsbereitschaft der Nachfrager wird hier die Zertifizierung von Umweltprodukten mit dem Ökolabel „Blauer Umweltengel“ und als analoges Beispiel die Zertifizierung von Tropenholz verwendet, obwohl für letztere einige Einschränkungen bei der Produktion zertifizierten Holzes zu machen sind.

Nach MATTOO & SINGH (1994) zitiert in BROCKMANN et al. (1996) kann ein umweltfreundliches Produkt ein umweltschädlicheres nur dann vom Markt verdrängen, wenn bei der Einführung des Produktes eine latente Nachfrage nach dem umweltfreundlicheren Produkt existiert. Die Ursache dafür liegt darin, daß ein Marktgleichgewicht nur dann erreicht wird, wenn die Preiselastizität der Nachfrage (=Betrag der Steigung der Nachfragefunktion) größer ist, als die des Angebots.

Im Fall der Zertifizierung bezieht sich diese Nachfrage i. w. auf die Nachfrage nach Informationen zu einem bestimmten Produkt oder einem bestimmten System. Auf der Nachfrageseite muß daher einerseits die primäre Nutzenerwartung und andererseits aber auch ein gewisser Grad der Unsicherheit über den Nutzen aus dem Produkt vorhanden sein, um Informationen aus einer Zertifizierung zu nutzen.

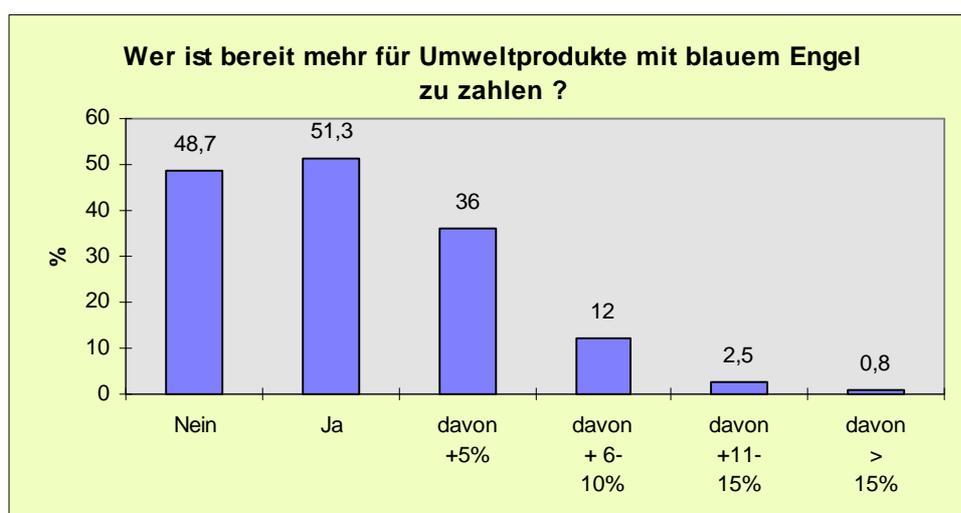
Aus dieser Beziehung wird deutlich, daß die Zertifizierung sich nicht direkt auf die Nutzenerwartung aus dem zertifizierten Produkt bezieht, sondern nur der Absicherung der Nutzenerwartung des Nachfragers dient. Ist dieses Interesse an einer Absicherung nicht gegeben, so existiert auch für die Zertifizierung keine latente Nachfrage. Eine Zertifizierung wird sich daher in der Regel auf komplexe Produkte beziehen, welche für den Nachfrager von großer Bedeutung sind.

### *Die Zahlungsbereitschaft der Verbraucher und ihre Umsetzung*

Aussagen über die Zahlungsbereitschaft für zertifizierte, umweltfreundliche Produkte lassen sich aus Umfragen gewinnen. Da Umfragen stets mit dem Problem behaftet sind, daß die mündlich geäußerten Vorstellungen noch nicht in die Tat umgesetzt sind, soll nun eine Einschätzung der Zahlungsbereitschaft für Umweltprodukte dargestellt werden.

Aus einer repräsentativen Umfrage unter Haushalten konnte die Problematik der Umsetzung des formulierten Verhaltens in Zahlen gefaßt werden. 50% der Haushalte einer repräsentativen Befragung bezeichneten sich danach als umweltfreundlich, während jedoch nur 33 % ihre Vorstellungen aktiv umsetzten (Quelle: Marktforschung G&I 1990, zitiert bei MEFFERT & KIRCHGEORG, 1993).

Bezüglich des Produktpreises für zertifizierte Produkte reagieren die Nachfrager ähnlich. Danach sind mehr als 51 % der Verbraucher bereit, für umweltfreundliche Produkte mehr zu bezahlen, als für Produkte ohne ein entsprechendes Zertifikat (Abbildung 3-3). Die höhere Zahlungsbereitschaft ist jedoch begrenzt und sinkt bereits bei mehr als 10 % Mehrkosten für ein entsprechendes Produkt auf 2,5% ab (BROCKMANN et al., 1996).



**Abbildung 3-3 Zahlungsbereitschaft der Verbraucher für Umweltprodukte**

Neben der allgemeinen Einschätzung der Bedeutung von Umweltprodukten und deren Zahlungsbereitschaft dafür kann ein weiteres Beispiel aus dem forstlichen Bereich verwendet werden, um die Marktchancen für eine Zertifizierung forstlicher Produkte abzuschätzen - die Zertifizierung von Tropenhölzern. Die Untersuchung der Marktentwicklung für zertifiziertes Tropenholz zeigt, daß durch die Forderung nach zertifiziertem Tropen in Deutschland keine wesentliche Veränderung der Produktionsbedingungen auf dem Weltmarkt entstehen. Die Nachfrage nach zertifizierten Tropenhölzern, die im Vergleich zum Weltangebot etwa 2-3 % ausmacht, kann durch spezielle ohnehin im Angebot enthaltene Tropenholzsortimente befriedigt werden. Da diese Weltmarktsituation zu keiner Steigerung des Produktionspreises führt, auf der Verbraucherseite aber eine relativ höhere Zahlungsbereitschaft existiert, können durch den Verkauf von Tropenhölzern für die Anbieter höhere Gewinne realisiert werden.

#### *Die Abschätzung der Nachfrage für zertifiziertes Vermehrungsgut*

Die Bedeutung der Herkunft des Vermehrungsgutes hat in der deutschen Forstwirtschaft eine lange Tradition. Herkunftsversuche (KLEINSCHMIT & SVOLBA, 1996) über die Buche belegen, daß es bezüglich des Wachstums und morphologischer Eigenschaften der Buchenherkünfte deutliche Unterschiede gibt. Die starke genetische Beeinflussung dieser morphologisch-technischen Merkmale in zugelassenen Beerntungsbeständen der Buche ist ein elementare, die Zulassung rechtfertigende Erwartung, die durch die Herkunftsversuche gestützt wird. Die Bindung der forstlichen Förderung von Aufforstungen an geeignete Herkünfte und die Einteilung der Baumpopulationen in Herkunftsgebiete ist bereits eine auf dieser Bedeutung aufbauende administrative Regelung.

Da der Ursprung dieser Wachstums- und Formeigenschaften in der Genetik der Herkünfte gesehen wird, ist mit der Absicherung der genetischen Informationen im Vermehrungsgut durchaus die Erwartung verbunden, neben der Herkunftssicherheit auch eine Absicherung über die im Vermehrungsgut enthaltenen Erbinformationen zu gewinnen. Die Gegenüberstellung der in einem Beerntungsbestand vorhandenen Erbinformationen und der davon im Vermehrungsgut noch vorhandenen genetischen Informationen kann für die Zertifizierung genetischer Eigenschaften im Vermehrungsgut verwendet werden. In Verbindung mit der adaptiven Bedeutung der genetischen Information ist daher zu erwarten, daß für zertifiziertes Vermehrungsgut durchaus eine ausbaufähige latente Nachfrage existiert.

#### *Die Zertifizierungskosten*

Eine dem zertifizierten Tropenholz vergleichbare Situation ist für die Baumschulen nicht gegeben. Aufgrund der für die Zertifizierung notwendigen Untersuchungen entstehen zusätzliche Produktionskosten, die auf den Verbraucher überwältzt werden müssen. Mit der Zertifizierung des Vermehrungsgutes ginge daher eine Preissteigerung einher, die vergleichbare, nicht zertifizierte Produkte relativ preiswerter macht. Zertifizierte Produkte dürfen daher zumindest in ihrer Einführungsphase nur mit geringen Mehrkosten belastet sein, die sowohl den Produktpreis als auch die Transaktionskosten für die Beschaffung, den Gebrauch und die Entsorgung mit einschließen (BROCKMANN et al., 1996). Dieser Preisspielraum wird um so größer, je stärker sich das Produkt von anderen Produkten in der Sicht der Verbraucher positiv differenziert. Ein entsprechendes Marketing ist daher für die erfolgreiche Etablierung notwendig.

## Zusammenfassung

- Durch die Diskussion um die nachhaltige Waldbewirtschaftung und ihre genetischen Grundlagen kann unter den Nachfragern forstlichen Vermehrungsgutes von einer zumindest latent vorhandenen Nachfrage ausgegangen werden.
- Ebenso, wie bei den privaten Haushalten, wird sich die Zahlungsbereitschaft für zertifizierte Produkte in Betrieben in engen Grenzen bewegen, zumal die Wirkung zertifizierten Vermehrungsgutes in Abhängigkeit von sich verändernden Umweltbedingungen erst in mehreren Generation sichtbar werden wird.
- Für eine nachhaltige Etablierung zertifizierten Vermehrungsgutes am Markt ist es notwendig, daß sich die Produktpreiserhöhung in engen Grenzen bewegt, um die Zahlungsbereitschaft der Verbraucher nicht zu überfordern.
- Neben der Preisgestaltung darf für die Etablierung einer Zertifizierung forstlichen Vermehrungsgutes eine präzise und glaubwürdige Darstellung der für den Verbraucher relevanten Vorteile nicht unterschätzt werden. Sie allein führt zur notwendigen Differenzierung gegenüber anderen Baumschulprodukten.

## 4 Material

### 4.1 Bestandesbeschreibungen

Die Untersuchungen zu diesem Projekt basieren auf drei Buchenpopulationen, die in der Zeit vom 09. bis zum 15. Oktober 1995 beerntet worden sind. Sie befinden sich im Herkunftsgebiet „Harz-, Weser- und Hessisches Bergland“ (81009) und werden vom Hessischen Forstamt Karlshafen (ehemals Forstamt Hofgeismar) bzw. vom nordrhein-westfälischen Forstamt Horn betreut.

#### **Bestand 1** Hofgeismar Abteilung 12 b, c<sub>1</sub>

##### Klima, Standort und Exposition

Der Bestand 1 liegt im Stadtwald Hofgeismar nordwestlich der Stadt Hofgeismar (Körperschaftswald) und trägt die Abteilungsnummern 12 b und c<sub>1</sub>. Der unteren Buchen-Mischwaldzone zugehörig liegt die Untersuchungsfläche zwischen 196 - 280m ü.NN. Klimatisch ist sie subkontinental geprägt und erhält bei einer mittleren Temperatur von 14,3 °C während der Vegetationszeit ca. 650 mm Niederschlag pro Jahr.

Die Exposition ist mäßig bis stark in W-NW-Richtung geneigt. Ausgangsgestein ist Muschelkalk mit einer Lößlehmdecke, die zu einer frischen bis betont frischen Wasserversorgung beiträgt. Die Nährstoffversorgung ist in der Forsteinrichtung vom 26.09.1996, Blatt 176 als eutroph klassifiziert worden. Beide Teile der Abteilung sind als Klimaschutzflächen und aufgrund ihrer Qualität als ausgewählte Saatgutbestände ausgewiesen. UAbt. c<sub>1</sub> besitzt zusätzlich eine Funktion als Bodenschutzfläche.

Die Befahrbarkeit der Unterabteilung c<sub>1</sub> ist durch die Hangneigung stark eingeschränkt. Lediglich die Randbereiche und Talmulden erlauben die Befahrbarkeit durch Maschinen.

##### Baumarten und Alter, Bestandesstruktur

Die beiden Unterabteilungen unterscheiden sich nicht wesentlich in ihrer Baumartenzusammensetzung. UAbt. b ist zu 97% mit 103-118jähriger Buche, mit 3% 113jähriger Fichte und vereinzelt Linden bestockt. Der Bestand ist locker mit Löchern, durchbrochen und mit 1 - 5 jähriger Naturverjüngung unterstellt. In der UAbt. c<sub>1</sub> entfällt der Fichtenanteil, so daß 100% der Fläche mit 133jährigen Buchen den geschlossenen mit Löchern versehenen, durchbrochenen Bestand bilden. Im Unterstand findet sich eine in der Altersstruktur stärker differenzierte, 1-20jährige Naturverjüngung. Im Norden des Bestandes sind einzelne 150jährige Ahorne vorhanden. Die Bestandeshöhe wird mit 32 m angegeben und die Untersuchungsfläche hat eine Größe von ca. 15,1 Hektar.

Die Abteilung 12 ist mit ihren UAbt. b und c<sub>1</sub> seit 1985 als ausgewählter Saatgutbestand ausgewiesen und trägt die Register -/ Bestandesnummer 062 81009 128. Beide Unterabteilungen sind als autochthon eingestuft und 1876 bzw. 1861 aus Naturverjüngung entstanden.

## Die Untersuchungsfläche

Aufgrund der eingeschränkten Befahrbarkeit des Bestandes konnte nur etwa ein Fünftel der Abteilung 12 beerntet werden (Abbildung 4-1). Zunächst wurden 32 Bäume am nördlichen Bestandesrand beerntet. Dort waren die Kronen am besten belichtet und auch das Saatgut in der Reife am weitesten fortgeschritten. Anschließend folgte die ebene bis schwach geneigte Fläche der UAbt. b, die durch ihre größeren Lücken zu vermehrtem Lichtgenuß der Bäume und damit zu größeren Samenmengen derselben führte. Hier wurden weitere 84 Bäume beerntet. Die Erträge je Baum lagen entlang der Straße bei etwa 11 kg/Baum und im Bestandesinneren bei ca. 9 kg/Baum reinem Erntegut.

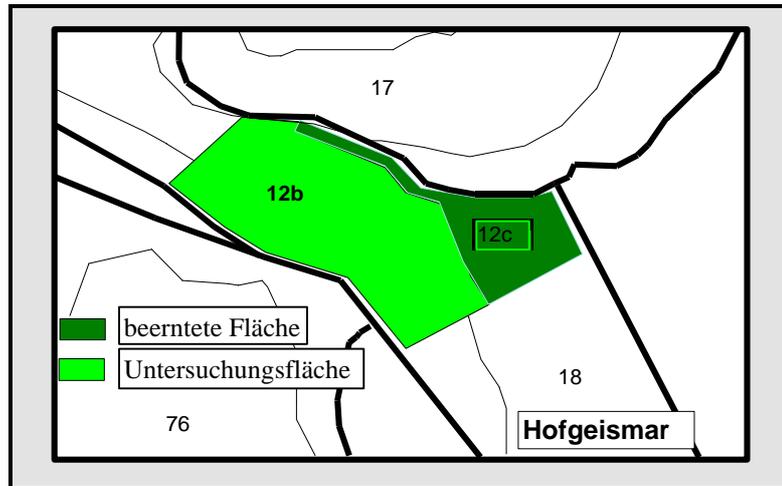


Abbildung 4-1 Die Untersuchungsfläche Hofgeismar

## Bestand 2 Revierförsterei Nassesand, Abteilung 235 b

### Klima, Standort und Exposition

Nordöstlich der Ortschaft Österholz in der Revierförsterei Nassesand (Landesverband Lippe) liegt der Beerntungsbestand am Übergang zur Feldmark. Er gehört, wie die Abteilung 226, zum Wuchsgebiet „Harz, Weser- und Hessisches Bergland“ und dem Wuchsbezirk „Egge“ und liegt mit 250 m ü.NN. in der kollinen Stufe. Die Inklination des Reliefs ist eben bis schwach in nordwestlicher Richtung. Die Nährstoffversorgung ist in Abhängigkeit vom Bodensubstrat (sandiger Lehm, steinig-sandiger Lehm) mäßig und auch die Einstufung der Wasserversorgung ist in der Forsteinrichtung vom 01.10.1995 als mäßig frisch bezeichnet worden.

### Baumarten und Alter, Bestandesstruktur

Der Bestand ist zweistufig. Er besteht aus einem 118jährigen Buchen - Eichen - Mischbestand. Die Bestandesstruktur ist gedrängt bis locker, teils lückig mit 35jähriger Buche und Hainbuche im Unterstand. Fichte und Kiefer treten auf der 26,09 ha großen Fläche vereinzelt auf. 12,14 ha der Fläche sind zur natürlichen Verjüngung durch ein Gatter geschützt. Reliefbedingte Einschränkungen der Beerntungsmöglichkeiten gibt es nicht. Die Bäume der Elternpopulation erreichen eine Höhe bis 30 m. Die Buchenpopulation ist durch Naturverjüngung und Pflanzung entstanden.

## Die Untersuchungsfläche

In der Abteilung 235 wurden 86 Individuen aufgrund ihres höheren Samenertrages am Bestandesrand und 41 Bäume im Bestandesinneren beerntet (Abbildung 4-2). Der Ertrag schwankte im Mittel zwischen 12 kg je Baum am Bestandesrand und etwa 11 kg je Baum im Bestandesinneren. Im Januar 1999 wurden 1001 weitere Bäume der Untersuchungsfläche, welche nicht unterdrückte Kronen besaßen und damit als potentielle Polleneltern in Frage kamen, genetisch untersucht und in ihrer geographischen Position im Bestand erfaßt.

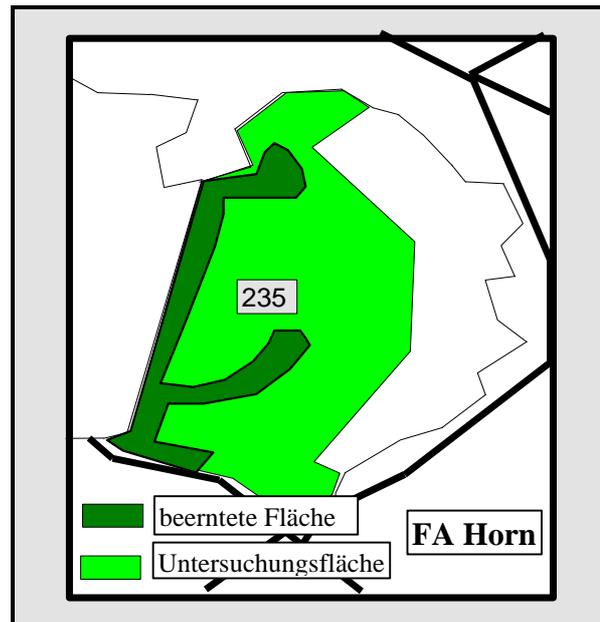


Abbildung 4-2 Die Untersuchungsfläche Horn

## Bestand 3 Revierförsterei Nassesand , Abteilung 226.

### Klima, Standort und Exposition

Ebenso wie die Abteilung 235 liegt dieser Bestand in der Revierförsterei Nassesand im Wuchsgebiet „Harz, Weser- und Hessisches Bergland“ mit dem Wuchsbezirk „Egge“. Durch den sandigen bis steinig-sandigen Lehm ist auch hier die Nährstoffversorgung mäßig und die Wasserversorgung mäßig frisch. Der Standort ist flachgründig. Mit 295 m ü.NN liegt der Standort in der kollinen Stufe und zeigt durch sein rückenartiges Relief eine Inklination in nördlicher wie südlicher Richtung.

### Baumarten und Alter, Bestandesstruktur

Auf 15,11ha dieser Abteilung bildet die Buche einen Reinbestand als im Mittel 76jähriges Baumholz aus Naturverjüngung aus. Aufgrund der Höhenlage ist der Bestand schwach schneebruchgefährdet. 7,95 % des Bestandes werden von Fichtentrupps und vereinzelt Eichen bestockt. Der Bestand hat eine Mittelhöhe von 21 m und besitzt keine reliefbedingten Einschränkungen für die Beerntung.

### Untersuchungsfläche

Da die Erträge je Baum deutlich niedriger als in der zuvor beschriebenen Fläche waren, wurde hier lediglich ein Beerntungsversuch an 32 Bäumen entlang des Fahrweges vorgenommen. Die hier geerntete Saatgutmenge war im Verhältnis zu den anderen Flächen gering und betrug je Baum etwa 2-4 kg reines Saatgut. Dieses Saatgut wurde mit dem in der Abteilung 235 gewonnenen zusammengefaßt.

## **4.2 Der Ablauf der Beerntung**

Zur Beerntung wurden unter jedem Baum vier Folien in der Größe von je 4x5 Metern ausgelegt. Anschließend wurde jeder Baum mit einem auf einem Unimog montierten Rüttelgerät in Vibration versetzt, so daß sich die Bucheckern aus den Kapseln lösten oder samt Kapseln auf die Folien fielen.

Im Fortgang der Arbeit wurden die Bäume so gewählt, daß beim erneuten Auslegen der Folien zwei Folien auf die davor liegenden ausgeleert werden konnten. Damit waren bei jeder Beerntung eines Baumes mindestens zwei Folien frei, von denen ca. 200 - 400 Samen je Baum in einer kleinen Tüte gesammelt und für die Untersuchungen im Labor markiert wurden. Diese Samen bilden später eine Grundlage für die Bestimmung der genetischen Struktur des Erntegutes. Bei den Randbäumen wurde aufgrund des unterschiedlichen Behangs mit Samen jeweils eine leere Folie zum Bestandesinneren und eine zum Bestandesrand hin ausgelegt.

Jeder beerntete Baum erhielt eine fortlaufende Nummerierung, so daß er später zur Gewinnung von Knospen wieder aufgesucht und geographisch vermessen werden konnte.

Nach jeweils 3-4 Bäumen wurde das Saatgut auf den Folien zusammengezogen, durch ein grobmaschiges Sieb gerüttelt und dabei gereinigt. In Abhängigkeit vom Befeuchtungsgrad und der beim Rütteln der Bäume abfallenden Laubmenge steigt der Aufwand der Reinigung im Bestand. Die Anzahl der nicht geöffneten Samenkapseln war bei einem Baum recht hoch, sonst aber ausgesprochen gering.

Die Lagerung des vorgereinigten Saatgutes erfolgte bis zur Beendigung der Erntemaßnahme in Jutesäcken in den Dienstgebäuden der Revierförsterei bzw. dem Forstamt.

## **4.3 Die Prozessierung des Vermehrungsgutes im Saatgutbetrieb und in der Baumschule**

### **4.3.1 Die Verarbeitung des Saatgutes im Saatgutbetrieb (Darre)**

#### **Reinigung, Nachreife und Lagerung**

Nach dem Transport des Saatgutes in die Darre wird das Saatgut aus den Säcken ausgeleert und zu einer ca. 20cm dicken Schicht ausgebreitet und vorgetrocknet. Das Saatgut verfügt zu diesem Zeitpunkt je nach Erntebedingungen über einen Wassergehalt von 30 bis über 40 % des Frischwassergehaltes.<sup>1)</sup>

Bei der Endreinigung wird anschließend der Gewichtsunterschied zwischen gesunden und angebohrten oder tauben Bucheckern genutzt, um unbrauchbare Bucheckern vom Saatgut zu trennen. Dies erfolgt i. d. R. im Luftstrom oder im Wasserbad (SCHUBERT 1983).

Je nach Lagerziel wird das Saatgut nach der Reinigung auf ca. 10-12% des Frischwassergehaltes getrocknet oder direkt der Stratifizierung (Nachreife) zugeführt. Zum Transport des Saatgutes wird ein Wagen benutzt, bei dessen Befüllung das Saatgut ein weiteres Mal durchmischt wird.

Je länger Saatgut gelagert werden soll, desto wichtiger ist sein ausreichender Reifezustand (LÖFFLER, 1985). Dieser ist bei der Buche durch geeignete Verfahren der Nachreife zu erzielen, bei denen die mehr oder minder stark ausgeprägte Keimhemmung des Saatgutes durch Kalt-naß-Vorbehandlungen aufgehoben wird. Bei Temperaturen von 1 - 5 °C und einem Wassergehalt von 30% ist nach bis zu 15 Wochen die Keimungshemmung abgebaut. Nach

---

1) Der Frischwassergehalt des Saatgutes wird nach 24 Stunden Lagerung in fließendem Wasser bestimmt.

SCHUBERT (1983) ist die optimale Nachreife dann erreicht, wenn nach dem Ankeimen von 10% der Samen bei 31 % Frischwassergehalt des Saatgutes und 3°C Lagerungstemperatur zwei Wochen verstrichen sind. Nach diesem Zeitpunkt kann das Saatgut durch Absenken der Temperatur auf -2 bis -4°C bis zum Aussattermin im Fortschritt der Keimung gehemmt werden. Wichtig ist aufgrund der vom Wassergehalt abhängigen Atmung eine ausreichende Belüftung der Samen.

Ist das Saatgut für eine längerfristige Lagerung vorgesehen, so sollte es, auf 10 - 12 % des Frischgewichtes zurück getrocknet und bei konstant minus 10°C luftdicht verschlossen, über bis zu vier Winter lagerfähig sein. Obwohl die Nachreife im Anschluß an die Ernte und Reinigung der natürlichen Entwicklung im Bestand am nächsten kommt, ist es nach SCHUBERT (1983) durchaus ohne Beeinflussung der Keimfähigkeit möglich, das Saatgut zunächst zurückzutrocknen und erst vor der Aussaat nachzureifen.

### *Aussaat und Behandlung im Saatbeet*

Vor der Aussaat wird der Wassergehalt der Samen erhöht, so daß die Keimentwicklung beginnt bzw. fortgesetzt wird. Nach dem Erscheinen der Keimwurzeln werden die Samen im fünfzeihigen Saatbeet in etwa 1-3 cm Tiefe ausgebracht. Durch eine Schattierung und entsprechende Bewässerung werden Boden und Samen gegen Austrocknung geschützt. Der Schutz der Pflanzen vor Verunkrautung erfolgt mechanisch durch Hackmaschinen.

### *Verschulung*

Zum Ende des ersten Jahres wurden die Pflanzen vereinzelt. Jede zweite und vierte der fünf Reihen im Saatbeet wurde im Oktober ausgehoben, über den Winter im Kühlhaus gelagert und im folgenden Frühjahr in einem neuen Pflanzbeet ausgepflanzt. Durch dieses Verfahren entstehen verschiedene Sortimenten. Die im Saatbeet verbleibenden Pflanzen werden i. d. R. als 2+0jährige Pflanzen ohne Verschulung am Ende der zweiten Vegetationsperiode verkauft. Aus den verschulerten Pflanzen entsteht das Sortiment der 1+2jährigen Pflanzen, die nach einer Vegetationsperiode im Saatbeet noch zwei weitere Vegetationsperioden im Pflanzbeet verbringen.

### *Sortierung*

Je nach Wüchsigkeit und Form gelangen die Pflanzen i. d. R. nach 2 bis 4 Jahren in den Verkauf. Sie werden dabei nach den Kriterien der Richtlinien über Normen der äußeren Beschaffenheit und Gesundheit von Vermehrungsgut (71161/EWG3.2) und im Rahmen der Gütebestimmungen für Baumschulpflanzen von der Forschungsgemeinschaft für die Landschaftsentwicklung und Landschaftsbau e.V. (FLL) sortiert. Dabei werden i. d. R. Größenklassen für die Pflanzen gebildet, welche in Teilbereichen überlappen können. Für die Buche werden dazu z. B. für 2+0jährige Pflanzen die Größenklassen 20-40cm, 30-50cm und 50-80cm verwendet. Da durch diese Zuordnung zu überlappenden Größenklassen die Trennung von genotypischen Einflüssen auf die Pflanzenhöhe verwischt werden kann, wurden nicht überlappende Größenklassen gebildet, die den zuvor genannten Klassen weitestgehend entsprechen. Von jeder Pflanze wurden die Höhe und der Genotyp bestimmt, so daß unterschiedliche Sortierungsszenarien in ihrer Wirkung abgeschätzt werden können.

Da durch die Sortierung ein Einfluß auf die Veränderung der genetischen Struktur einer Pflanzenpopulation erwartet wird, ist die Abschätzung der Sortierungseffekte von besonderem Interesse.

#### 4.3.2 Die untersuchten Phasen während der Produktion des Vermehrungsgutes

Abbildung 4-3 zeigt die untersuchten Phasen im Produktionsprozeß in ihrer zeitlichen Abfolge. 1995 wurden im Oktober 118 bzw. 127 Bäume (SE) auf den Untersuchungsflächen beerntet. Die Samen jedes beernteten Baumes wurden getrennt beprobt und gelagert (Einzelbaum-Samennachkommenschaft (EBNK)) und auf der gesamten Untersuchungsfläche (GNK) die Samenpopulation über ein Netz von Probekreisen erfaßt. Aus dem Erntegut (EG) wurde nach der Reinigung eine Stichprobe entnommen und genetisch untersucht. Das gereinigte Saatgut des Forstamtes Hofgeismar wurde anschließend nachgereift (stratifiziert) und im Februar 1996 erneut beprobt.

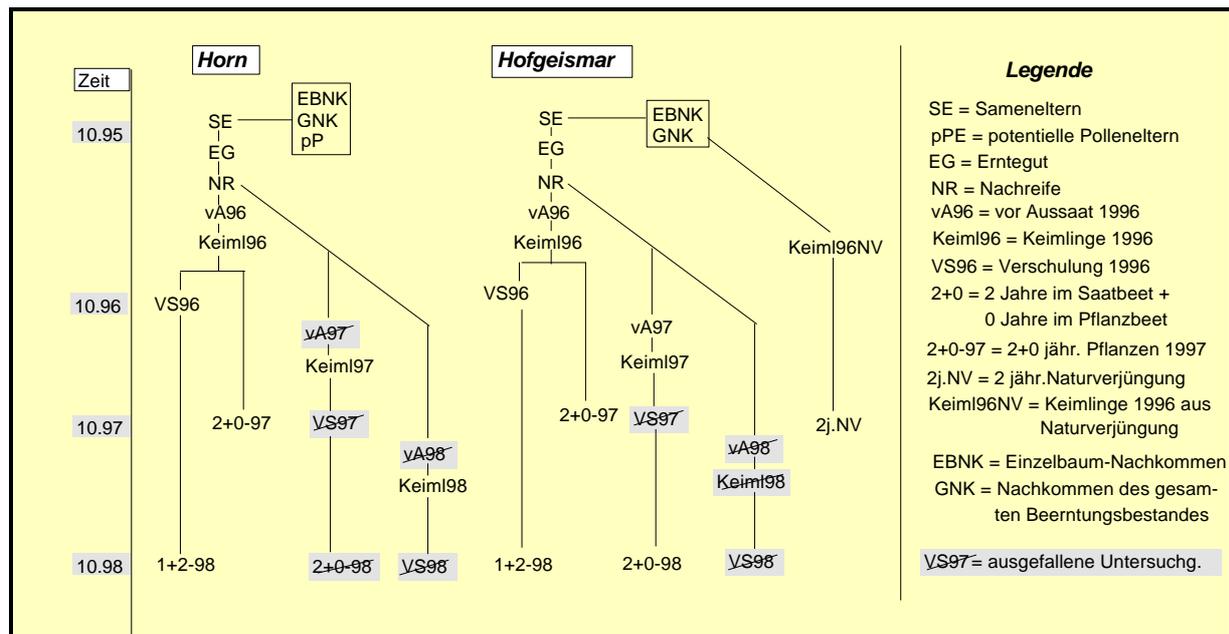


Abbildung 4-3 Die untersuchten Phasen im Produktionsprozeß in ihrer zeitlichen Abfolge

Das Saatgut des Forstamtes Horn konnte aufgrund begrenzter Möglichkeiten zur Stratifizierung nicht vollständig stratifiziert werden. 3kg des Saatgutes aus jeder Untersuchungsfläche wurden im April 1996 zur Aussaat vorbereitet und kurz vor der Aussaat erneut beprobt. Mit der Aussaat am 6. Mai 1996 wurde das Saatgut in fünfreihigen Saatbeeten mit einer Dichte von ca. 80 Samen je Meter in einer Reihe ausgebracht.

Aus dieser Saat wuchsen die Keimlinge (Keiml96) auf, die Ende Juni 1996 untersucht wurden. Zum Ende der ersten Vegetationszeit wurden die Pflanzen vereinzelt, in dem jede zweite und vierte Reihe entnommen und im Kühlhaus bis zum nächsten Frühjahr eingelagert wurde. Diese Pflanzen wurden im Frühjahr 1997 in einem Verschulbeet (VS96) ausgepflanzt. Am Ende der Vegetationsperiode 1997 wurde an den nicht verschulden Pflanzen eine weitere Beprobung vorgenommen, bei der neben der Bestimmung des Genotyps auch die Pflanzenhöhe mit festgehalten wurde (2+0j-97). Von den verschulden Pflanzen wurde am Ende der Vegetationszeit 1998 eine Pflanzenstichprobe gewonnen (1+2j-98) und ebenfalls bei jeder Pflanze die Pflanzenhöhe bestimmt.

Zur Wiederholung der Produktionsphasen in verschiedenen Jahren wurden 1997 und 1998 eingelagerte Samen aus dem Forstamt Horn erneut vorbereitet und ausgesät. Ihre Bezeichnung ist mit Ausnahme der Jahreszahl der des Vorjahres identisch (z. B. vA97).

Parallel zu den Untersuchungen in der Baumschule wurden 1997 die Keimlinge der Naturverjüngung (Keiml96NV) im Forstamt Hofgeismar und 1997 die 2jährigen Pflanzen (2j.NV) im Bestand anhand einer systematischen Stichprobenverteilung erfaßt. Die verwendete Kreisgröße wurde aufgrund der relative geringen Anzahl an Keimlingen auf 1654 cm<sup>2</sup> erhöht.

### *Ausgefallene Untersuchungen*

Die Wachstumsbedingungen der Keimling und der älteren Pflanzen waren 1997 ungünstiger als 1996. Von den 1997 ausgesäten Samen der Untersuchungsfläche Horn wuchsen ca. 150 Pflanzen auf. Diese wurden bereits mit der Beprobung der Keimlinge verbraucht. Es konnten daher keine 2jährigen Pflanzen der Untersuchungsfläche Horn mehr entstehen.

Aufgrund geringer Wuchsleistungen der 1997 und 1998 ausgesäten Pflanzen und der infolgedessen ausbleibenden Lichtkonkurrenz zwischen den Pflanzen, wurde eine Verschulung der Pflanzen nicht vorgenommen.

Die für 1998 geplante Aussaat der eingelagerten Samen der Untersuchungsfläche Hofgeismar konnte nicht durchgeführt werden, da in der Baumschule im Vorjahr bereits das gesamte noch vorhandene Saatgut in den Handel gebracht oder ausgesät worden war.

## 5 Methoden

### 5.1 Die biochemischen Methoden

#### 5.1.1 Elektrophorese

Die in den einzelnen Untersuchungsphasen gewonnenen Proben wurden mittels der Stärkegel-Elektrophorese untersucht. Dazu werden die Proben mit einem Pistill in einem Mörser unter Zugabe eines Homogenatpuffers (je nach Größe des Mörsers) zerkleinert. Die Homogenisierung zerstört die Zellwände und überführt die Enzyme in die gepufferte Extraktionslösung (CHELIAK & PITEL, 1984). Die Zusammensetzung des Extraktionspuffers ist in der Tabelle 5-1 beschrieben.

**Tabelle 5-1 Homogenatpuffer**

Homogenatpuffer pH 7,4 (100ml)	
1,6 g	Tris (mit HCl-titriert)
10 g	Saccharose
0,15 g	Titriplex III
3,0 g	lösl. PVP
0,15 g	Rinderserumalbumin
0,375 g	DTT

Parallel zur Probenvorbereitung wird ein Stärkegel hergestellt. Das Stärkegel wird nach der in Tabelle 5-1 dargestellten Rezeptur in der Mikrowelle (1-3min) oder im Wasserbad (20-25 min) gekocht und auf Glasplatten (26,5 x 11 cm) ausgegossen. Die homogenisierten Proben werden durch ein 3 x 6 mm großes Filterpapierstückchen aufgesaugt. Nach dem Erkalten der Stärke wird das Gel mit den

Papierstückchen „beladen“, die an der Längsseite des Gels ca. 2 cm vom Rand in das Stärkegel eingesetzt werden.

**Tabelle 5-2 Die Trennsysteme**

Trennsystem	Stärke	Saccharose	Harnstoff	Gelpuffer	Elektrodenpuffer	Stromstärke	Spannung	Laufzeit
Ashton	32g	6,5g		(0,05 M) Tris-Citrat 8,1 pH (276 ml)	Lithium (0,02 M LiOH) - Borat (0,2 M H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub> ) 8,1 pH (24 ml)	57 mA	200 V (init.)	5 h
Tris-Citro	27g	3,5g	3g	bidest. 160 ml	(0,135 M) Tris-Citrat 7,4 pH (65 ml)	175 mA	170 V (init.)	6 h
Tris-Citro	27g	3,5g	3g	bidest. 160 ml	(0,135 M) Tris-Citrat 7,0 pH (65 ml)	175 mA	170 V (init.)	6 h

Das Stärkegel wird anschließend in einer Elektrophoresekammer auf einer Kühlplatte abgelegt und über zwei Tücher (Vileda Bodentücher „soft“) mit den mit Elektrodenpuffer gefüllten Vorratsbehältern verbunden. Der Abstand des Elektrodenpuffers von dem Stärkegel sollte 2 cm nicht überschreiten, um den Widerstand der Tücher möglichst gering zu halten.

Die damit betriebsbereite Elektrophoresekammer wird an ein Stromgerät angeschlossen, so daß das Stärkegel von einem Strom durchflossen wird. Je nach Trennsystem (vgl. Tabelle 5-2) werden die Stromstärke und die Dauer des Stromflusses (Laufzeit) variiert. Durch die zwischen Anode und Kathode angelegte Spannung wandern die in den Papierstückchen aufgesaugten, homogenisierten Zellbestandteile in Abhängigkeit von ihrer Ladung und Größe durch das Gel und werden dabei getrennt.

Nach 5-6 Stunden wird das Gel aus der Elektrophoresekammer entnommen, in 1-2 mm dünne Scheiben geschnitten und in einer Färbeschale im Vorpuffer gelagert. Nach 10-20 Minuten wird der Vorpuffer abgegossen, die Färbelösung zugegeben und die Färbeschale zur Inkubation in einen Wärmeschrank gestellt.

In den Gelscheiben sind bis dahin noch alle Zellbestandteile enthalten. Erst die Färbelösung (vgl. Tabelle 5-3) enthält ein enzymespezifisches Substrat mit einer Färbesubstanz, welche die

im Gel einsetzende Enzymreaktion nach 15-60 Minuten anzeigt. Als Ergebnis dieser Färbereaktion entstehen im Gel in der Breite des eingesetzten Papierstückchens angefärbte Bänder. Diese entstehen aus Enzymvarianten, die unterschiedlich weit im Gel gewandert sind. Die Wanderungsgeschwindigkeit ist Ausdruck einer spezifischen Konformation und Ladung.

**Tabelle 5-3 Die Färbelösungen**

Enzymsystem	Trennsystem	Vorpuffer	Substrat / Enzym	Koenzym	Farbstoff	Elektronen Transport	Metallionen
IDH	Tris-Citrat pH 7,0	Tris-HCl pH 8,0 (50ml)	Isocitrat (54mg)	NADP (11mg)	MTT (10mg)	PMS (1,4mg)	MgCl <sub>2</sub> (140mg)
MDH	Tris-Citrat pH 7,0	Tris-HCl pH 8,0 (50ml)	L-Apfelsäure-Monosodium-Salz (60mg)	NAD (11mg)	MTT (10mg)	PMS (1,4mg)	MgCl <sub>2</sub> (140mg)
6PGDH	Tris-Citrat pH 7,0	Tris-HCl pH 8,0 (50ml)	6-Phosphogluconsäure Bariumsalz (30mg)	NADP (11mg)	MTT (10mg)	PMS (1,4mg)	MgCl <sub>2</sub> (140mg)
PGM	Ashton pH 8.1	Tris-HCl pH 8,0 (50ml)	alpha-D-Glucose-1-Phosphat (60mg) + Glucose-6-Phosphat-Dehydr.(15 Units)	NADP (11mg)	MTT (10mg)	PMS (1,4mg)	MgCl <sub>2</sub> (700mg)
MNR	Ashton pH 8.1	Tris-HCl pH 8,0 (50ml)	Menathion (70 mg)	NADH (30mg)	MTT (10mg)		
GOT	Ashton pH 8.1	Bidest. (50ml)	Asparaginsäure (120mg) + Ketoglutarsäure (70mg)		FastBlue		
LAP	Tris-Citrat pH 7,8	Tris-Maleat pH 5,4 (50ml)	L-Leucin-beta-Naphtylamid-HCl (40mg)		FastBlack		
PGI	Ashton pH 8.1	Tris-HCl pH 8,0 (50ml)	Fructose-6-Phosphat (20mg) + Glucose-6-Phosphat-Dehydr.(15 Units)	NADP (11mg)	MTT (10mg)	PMS (1,4mg)	MgCl <sub>2</sub> (140mg)

Die so sichtbar gewordenen, konformations- und ladungsabhängigen Unterschiede von Enzymen werden im Rahmen der Vererbungsanalyse auf ihre Eignung als Genmarker untersucht. Die Vererbungsanalyse prüft, ob das in der Elektrophorese sichtbare Merkmal (Phänotyp) eine überwiegend genetische Kontrolle besitzt und als Genmarker einen Rückschluß auf die an der Ausprägung des Merkmals beteiligten Genorte ermöglicht.

### 5.1.2 Die untersuchten Enzymsysteme

Tabelle 5-4 zeigt die untersuchten Enzymgenorte mit den aufgetretenen Allelen. Am Enzymgenort MDH-B liegen die Allele 3 und 4 sehr nahe beieinander. Da in Abhängigkeit vom Gewebetyp, insbesondere bei Bucheckern die Trennung der Allele nicht ausnahmslos möglich war, werden die Allele 3 und 4 in

**Tabelle 5-4 Die verwendeten Enzymgenmarker**

Enzymsystem	KennNr.	Genort	aufgetretene Allele
IDH	EC 1.1.1.42	A	2,3,4
MDH	EC 1.1.1.37	B	1,2,3,4
MDH	EC 1.1.1.37	C	1,2
6PGD	EC 1.1.1.44	A	2,3
PGM	EC 2.7.5.1	A	1,2,3
MNR	EC 1.6.992	A	2,3,4
GOT	EC 2.6.1.1	B	2,3
LAP	EC 3.4.11.1	A	1,2,3,4,5
PGI	EC 5.3.1.9	B	2,3

der Auswertung der Daten zusammengefaßt. Der Enzymgenort wird dann als MDH-B\* be-

zeichnet. In ähnlicher Weise werden beim Enzymgenort LAP-A die Allele 1 und 2 sowie die Allele 4 und 5 zusammengefaßt und der Genort dann als LAP-A\* bezeichnet. Der Genort 6PGDH-A wird in den Tabellen zur Einhaltung einer festgelegten Spaltenbreite als 6P-A abgekürzt.

### *5.1.3 Begründung der Verwendung der Enzymgenmarker in dieser Arbeit*

Die Verwendung der Enzymgenmarker im Rahmen dieser Untersuchung ist durch die Relevanz der Enzyme für die Beschreibung von Anpassungsprozessen in Pflanzenpopulationen und in dem großen Probenumfang dieses Projektes begründet, der mit den begrenzten finanziellen Möglichkeiten erreicht werden sollte.

Aus der Pflanzenphysiologie ist die Funktion der Enzyme für den Stoffwechsel der Pflanze bekannt. Da Isoenzyme (=Enzyme gleicher Funktion bei unterschiedlicher Struktur) in Abhängigkeit von ihrer Struktur unterschiedliche katalytische Optima besitzen können, werden die Träger strukturell unterschiedlicher Isoenzyme in gleichen Umwelten unterschiedlich belastet und selektiert. Aus Zeitreihen über die Häufigkeit von Isoenzymtypen in einer Population kann daher eine Bewertung der Anpassungsprozesse in gegebenen und zukünftigen Umwelten abgeleitet werden.

Gleichzeitig untersucht das Projekt den vollständigen Produktionsablauf des Vermehrungsgutes unter genetischen Gesichtspunkten. Dazu muß an möglichst vielen Stellen im Produktionsprozeß festgestellt werden, wo die wesentlichen Veränderungen der genetischen Information stattfinden. Da die Forschungsmittel begrenzt sind, wird zunächst ein Verfahren eingesetzt, welches einen möglichst hohen Probenumfang zur Erfassung der Prozesse gewährleistet. Gleichzeitig ist zu bedenken, daß die Untersuchungen zur Zertifizierung des Vermehrungsgutes im Wettbewerb mit anderen Baumschulen zusätzliche Produktionskosten darstellen. Die verwendete Analysemethode muß daher so gestaltet sein, daß der finanzielle Aufwand, der später auf das Produkt aufgeschlagen werden muß, möglichst gering gehalten werden kann, ohne dabei wesentliche Informationsverluste in Kauf zu nehmen.

Diese Bedingungen erfüllt die Stärkegel-Elektrophorese. Sie ermöglicht mit den bereitgestellten Mitteln bei einem Preis von ca. 4,-DM/Probe etwa 5000 Proben zu untersuchen. Bei diesem Probenumfang ist sowohl die Berücksichtigung mehrerer Untersuchungsflächen (Wiederholungen) als auch eine ausreichende statistische Absicherung gewährleistet.

## **5.2 Die Methoden der Analyse genetischer Strukturen**

Die Beschreibung von Merkmalsverteilungen in Populationen ist in der Regel nicht das Ziel wissenschaftlicher Untersuchungen. Sie ist vielmehr die Voraussetzung, um die Ursachen für variierende Merkmale in ihrer räumlichen, zeitlichen oder funktionalen Entwicklung zu erfassen und zu erklären.

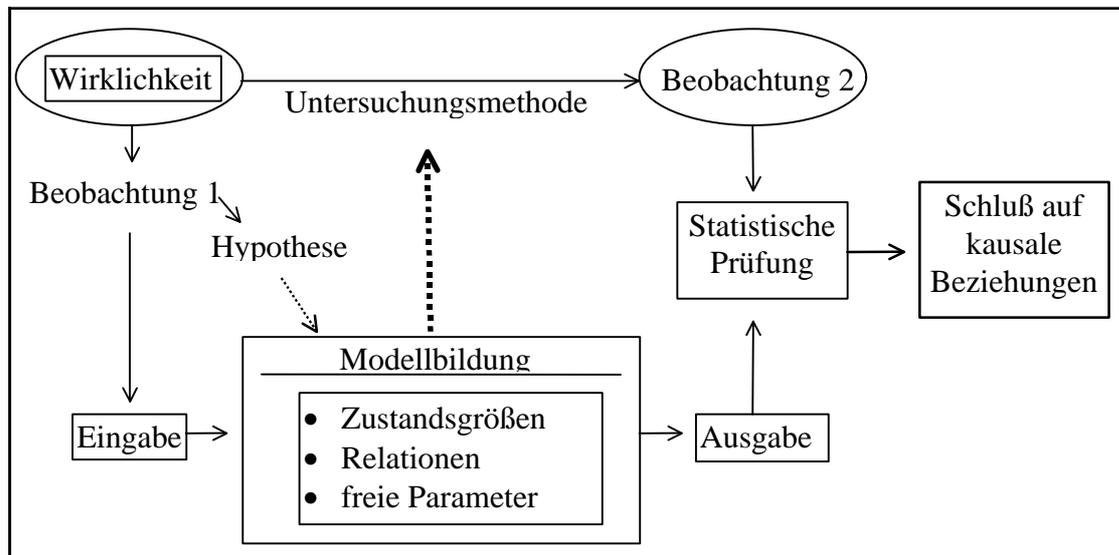
Die Methodik zur Erfassung von Veränderungen in Merkmalsverteilungen und deren kausaler Erklärung läßt sich in vier Hauptgruppen differenzieren:

1. Die grafische Gegenüberstellung von Datenreihen
2. Modelle mit *ceteris-paribus*-Bedingungen
3. Modellanalyse mit freien Parametern
4. Modellsimulationen für Zeitreihenanalysen

Die Gegenüberstellung von Datenreihen dient in der Regel der Frage nach Zusammenhängen (z. B. lineare Korrelationen). Zur mathematischen Beschreibung dieser Zusammenhänge lassen sich z. B. über die Methode der kleinsten Quadrate lineare und nicht lineare Funktionen schätzen.

Modelle mit ceteris-paribus-Bedingungen besitzen  $n$  Modellparameter, von denen  $n-1$  Parameter invariabel sind und als Konstante betrachtet werden. Durch die Variation des verbleibenden freien Parameters läßt sich der Einfluß dieses Parameters erfassen. Da jedoch die Modellparameter nicht ohne gegenseitige Interaktionen wirken, ist die Aussage dieser Methoden begrenzt. Invariable Parameter können dazu über Analogieschlüsse oder Wahrscheinlichkeiten geschätzt werden.

Biologische Systeme sind in der Regel ausgesprochen komplexe Systeme, deren kausale Zusammenhänge kaum durch alles umfassende Analysen erkannt werden können. Das zentrale Element der systemanalytischen Untersuchung sind daher Modelle, die Teile dieser Systeme in ihren kausalen Zusammenhängen abbilden (Abstraktion).



**Abbildung 5-1** Das Prinzip der systemanalytischen Untersuchung

Der Ursprung dieser Modelle liegt in den Beobachtungen und dem bekannten Wissen über biologische Systeme (vgl. Abbildung 5-1). Aus diesen werden Hypothesen über die wirksamen Zusammenhänge gebildet. Anhand eines Modells werden Teile des biologischen Systems nachgebildet. Erkennbare Zustandsparameter, Beziehungen zwischen ihnen, freie Parameter, Eingabegrößen und Ausgaben bilden die Systemkomponenten. Da die Realität durch ein Systemmodell in der Regel nicht exakt beschrieben werden kann, sind Anpassungen des Modells (Kalibrierung) an die Realität (Beobachtung) notwendig. Diese werden über die freien Parameter vorgenommen (GREGORIUS, 1998b). Das Ergebnis ist eine Ausgabe des Modells, dessen Übereinstimmung mit der Beobachtung über statistische Testverfahren (z. B. Homogenitätstest, Anpassungstests) geschätzt werden kann.

Anhand der Ergebnisse aus der Systemanalyse lassen sich mittels der **Modellsimulation** Prognosen über die Veränderung von Systemen über einen definierten Zeitraum hinweg erstellen. Sind die Faktoren der Veränderung genetischer Strukturen nachgewiesen und ihr

Einfluß quantifiziert, dann lassen sich über die Modellsimulation die Veränderungen von genetischen Strukturen über einen längeren Zeitraum und unter Einwirkung verschiedener Faktoren vorhersagen. Ein umfassendes Beispiel für die Simulation genetischer Strukturen stellt das Simulationsprogramm ÖKOGEN (DEGEN, 1993) dar, daß neben der Simulation von genetischen Strukturen auch ihren räumlichen Bezug berücksichtigt.

### 5.3 Statistische Prüfung

#### *Allgemeines zur Prüfung von Hypothesen*

Die in der gewonnenen Beobachtung vorgefundene Information stellt einen Teil der Wirklichkeit (=Grundgesamtheit) dar. Dieser Wirklichkeit werden wissenschaftliche Hypothesen über die kausalen Zusammenhängen in der Wirklichkeit (Modelle) gegenübergestellt und statistisch geprüft. Die Konzeption von Modellen kann von der Beschreibung einer Eigenschaft der Grundgesamtheit (Trivialmodell) bis hin zu komplexen Strukturen gehen. Über freie Parameter wird das Modell der Beobachtung soweit wie möglich angepaßt. Das Ergebnis dieses Prozesses ist eine Modellerwartung.

Zur Überprüfung dieser Modellerwartung wird über eine qualifizierte Untersuchungsmethode die Wirklichkeit beprobt. Da die Untersuchungsmethode i. d. R. die Wirklichkeit nicht vollständig erfassen kann, stellen Stichproben aus der Grundgesamtheit diese nur begrenzt dar. Die Wahrscheinlichkeit, daß die Stichprobe die Grundgesamtheit exakt repräsentiert ist ausgesprochen gering. Es ist daher zu prüfen, inwieweit die Abweichung (= Diskrepanz) zwischen Modellerwartung und der Grundgesamtheit auf die Untersuchungsmethode zurückzuführen oder als Fehler des Modells zu interpretieren ist. Diese Aufgabe wird durch statistische Tests geleistet, von denen im folgenden der Homogenitätstest und der Anpassungstest angesprochen werden.

#### 5.3.1 Der Homogenitäts-Test auf der Basis der Chi<sup>2</sup>-Verteilung

Als konventionelle Methode des Tests zweier Stichproben wird der Pearson's goodness-of-fit-Test angewendet (im Text auch Chi<sup>2</sup>-Test genannt). Er prüft auf der Basis der Chi<sup>2</sup>-Verteilung die Wahrscheinlichkeit dafür, daß die betrachteten Stichproben einer gemeinsamen Grundgesamtheit entstammen.

Für den Chi<sup>2</sup>-Test wird mit Hilfe der Maximum-Likelihood-Schätzung eine durch die Stichprobengröße gewichtete Erwartung formuliert. Das Quadrat der Differenzen zwischen der erwarteten und der Stichprobenhäufigkeit dividiert durch den Erwartungswert bildet die Prüfgröße X<sup>2</sup>, die bei N ≥ 60 approximativ Chi<sup>2</sup>-verteilt ist (HARTUNG, 1989 S. 413f). Die Prüfgröße bezeichnet bei den statistischen Testverfahren die Diskrepanz zwischen dem Modell (Verteilungsfunktion der X<sup>2</sup>-Verteilung) und der Beobachtung (Stichprobe).

$$X^2 = \sum_i \frac{(x_i - E(x_i))^2}{E(x_i)}$$

Unter der Bedingung, daß weniger als 20% der Erwartungswerte kleiner als 5 und keiner der Erwartungswerte kleiner als 1 ist, ist die Approximation der Beobachtung mittels der Prüfgröße an die Chi<sup>2</sup>-Verteilung hinreichend genau (HARTUNG, 1989 S. 182).

Insbesondere für Verteilungen mit geringeren Häufigkeiten wird alternativ zum Chi<sup>2</sup>-Test der Likelihood-ratio-Test (im Text auch G-Test genannt) verwendet. Als Prüfgröße G wird die doppelte, über alle Merkmalsausprägungen gebildete Summe aus der Beobachtung multipliziert mit der Differenz zwischen dem Logarithmus der Beobachtung und dem Logarithmus des Erwartungswertes verwendet.

$$G = 2 * \sum_i x_i * (LN(x_i) - LN(E(x_i)))$$

Die Chi<sup>2</sup>-Verteilung beschreibt in diesem Fall die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten eines Prüfgrößenwertes, d. h. die Diskrepanz zwischen Modell und Beobachtung. Unterschreitet die Wahrscheinlichkeit der Prüfgröße (p-Wert) die durch das Signifikanzniveau festgelegte kritische Wahrscheinlichkeit, so wird die Hypothese über die im Modell formulierten Zusammenhänge in der Wirklichkeit falsifiziert. Das Modell ist in diesem Fall nicht zur Darstellung der Wirklichkeit geeignet, die Stichproben entstammen zwei verschiedenen Grundgesamtheiten.

Wird die Modellerwartung nicht aus der Beobachtung abgeleitet, sondern explizit gegeben, dann findet der Anpassungstest Verwendung. Die Methodik in der Berechnung beider Testverfahren ist sehr ähnlich, wobei der Anpassungstest im Gegensatz zum Homogenitätstest ((n-1)\*(m-1) Freiheitsgrade) mit n-1 Freiheitsgraden über die Chi<sup>2</sup>-Verteilung bestimmt wird (n, m bezeichnen die Anzahl der Zeilen und Spalten in einer Datenmatrix).

### 5.3.2 Die Qualifizierung der Untersuchungsmethode

Die Diskrepanz zwischen der Beobachtung und der Modellerwartung kann grundsätzlich sowohl durch die Untersuchungsmethode wie durch die Unschärfen des Modells erklärt werden. Um die Diskrepanz zwischen Beobachtung und Modellerwartung nur dem Modell zuordnen zu können, ist es notwendig, sich eine Vorstellung über die Qualität der gewählten Untersuchungsmethode zu verschaffen. Diesem Ziel dient die Qualifizierung der Untersuchungsmethode und die Angabe des Konfidenzbereichs.

Durch die Untersuchungsmethode entsteht eine Stichprobe aus einer in der Regel unbekanntem Grundgesamtheit. Diese Stichprobe wird durch die Stichprobengröße, das Verfahren des Ziehens der Stichprobenelemente, deren Verarbeitung und sowie durch die ggf. durchgeführte Transformation der Daten in ihrer Zusammensetzung bestimmt. Ist die Grundgesamtheit, aus der die Stichproben gezogen werden, bekannt, so kann durch die Wiederholung des Ziehens einer Stichprobe eine Verteilung über die Abweichung der Verteilung in der Stichprobe im Verhältnis zur Grundgesamtheit erstellt werden. Für unbekanntem Grundgesamtheiten läßt sich dieses Verfahren durch das zufällige Ziehen von Stichproben aus dem gesamten Simplex möglicher Häufigkeiten durchführen (GREGORIUS & GILLET, 1999).

Zur Abschätzung dieser Variation der Stichprobenverteilung bedient man sich verschiedener Simulationsverfahren, welche die Verteilung der untersuchten Merkmale in der Grundgesamtheit auf verschiedene Art und Weise simulieren. Die Monte-Carlo-Simulation ist ein Verfahren, welche besonders dann zum Einsatz kommt, wenn die Verteilung der Grundgesamtheit bekannt ist und nur die Wahrscheinlichkeitsverteilung der Teststatistik nicht analytisch abgeleitet wurde (NOREEN 1989).

Bei der Monte-Carlo-Simulation werden zufallsmäßig aus der bekannten Grundgesamtheit Stichproben gezogen. Da jede Stichprobe die Grundgesamtheit nur begrenzt repräsentiert, besitzt jede Stichprobe eine genetische Struktur, welche sich von der Grundgesamtheit unterscheidet. Dieser Unterschied läßt sich durch ein Diskrepanzmaß  $\delta$  messen. Durch wiederholtes Ziehen von Stichproben entsteht so eine Verteilung der Diskrepanzen zwischen Stichproben und der Grundgesamtheit. An dieser Wahrscheinlichkeitsverteilung läßt sich nun die Wahrscheinlichkeit für eine bestimmte Diskrepanz einer Stichprobe von der Grundgesamtheit ablesen.

Ist zu Beginn der Untersuchung eine Sicherheitswahrscheinlichkeit  $\epsilon$  festgelegt worden, so läßt sich anhand der simulierten Wahrscheinlichkeitsverteilung feststellen, wie groß die Diskrepanz ist, die von  $\epsilon$  % der simulierten Stichproben unterschritten wird. Dieser Wert wird als kritische Diskrepanz  $\delta$  bezeichnet. Wird hingegen eine Diskrepanz  $\delta$  festgelegt, welche nicht unterschritten werden soll, so läßt sich für diese Diskrepanz die kritische Wahrscheinlichkeit  $\epsilon$  bestimmen.

### *5.3.3 Das Konfidenzintervall*

Mit der Qualifizierung der Untersuchungsmethode wird eine Menge von Stichproben beschrieben, welche geeignet sind, die Grundgesamtheit mit einer ausreichenden Sicherheit zu beschreiben. Durch die Bestimmung der kritischen Diskrepanz bei einer gegebenen Sicherheitswahrscheinlichkeit werden alle Stichproben qualifiziert, welche eine Abweichung von der Beobachtung kleiner gleich der kritischen Diskrepanz  $\delta$  besitzen.

Alle Verteilungen innerhalb dieser  $\delta$ -Umgebung um die Grundgesamtheit können nicht als Erklärung der Grundgesamtheit abgelehnt werden (GREGORIUS, 1998). Da für jede dieser Verteilungen ein genetischer Parameter, z. B. die Assoziation, berechnet werden kann, ergibt sich für jeden Parameter eine gewisse Streuung, welche durch die Untersuchungsmethode bestimmt ist. Das Minimum und das Maximum dieser Parameterwerte bilden daher die untere und die obere Grenze für das Konfidenzintervall des berechneten Parameters. Ein Verfahren, welches die Monte-Carlo-Simulation von unbekanntem Grundgesamtheiten verwendet, haben GREGORIUS & GILLET (im Druck) entwickelt.

## **5.4 Methoden der Beschreibung genetischer Informationen**

### *5.4.1 Vererbungsanalyse*

Da der Phänotyp einer Pflanze durchaus modifikatorisch beeinflußt werden kann, ist es notwendig anhand der Vererbungsanalyse die genetische Kontrolle der Merkmalsausprägung, den Wirkungs- und Weitergabemodus der Erbinformation von einer zur nächsten Generation zu überprüfen (HATTEMER et al., 1993).

Dazu werden genetisch identische Individuen (Klone) in verschiedenen, dem Verbreitungsgebiet entsprechenden Umwelten ausgebracht und die Merkmalsausprägung überprüft. Lassen sich in allen untersuchten Umwelten die untersuchten Individuen phänotypisch durch nur eine Merkmalsausprägung eindeutig charakterisieren, dann ist die genetische Kontrolle des Merkmals so stark, daß sie unter den geprüften Umweltbedingungen als dominant über die Umweltbedingungen angenommen werden kann. Nach der Prüfung der Ausprägung des Merkmals in verschiedenen Entwicklungsphasen (ontogenetische Stabilität) eines Individuums wird auf diese Weise aus dem phänotypischen Merkmal ein genetisches Merkmal, was zur Analyse der Vererbung geeignet ist.

Zur weiteren Überprüfung des Vererbungsmodus bedient man sich in der Regel des klassischen Verfahrens der Vererbungsanalyse an Nachkommen aus der kontrollierten Kreuzung bekannter Elterngenotypen. An der Verteilung der Nachkommen bekannter Eltern lassen sich Hypothesen über den Vererbungsmodus des untersuchten Genlocus formulieren und überprüfen.

Da die Herstellung kontrollierter Kreuzungen sehr aufwendig ist, kann für die Vererbungsanalyse bei Bäumen ein alternatives Verfahren mit Hilfe von Samen eines Baumes aus freier Abblüte verwendet werden. Aus den Elektropherogrammen der Proben können mit Hilfe der Programme >HAPLOGEN< und >DIPLOGEN< von GILLET (1996; <http://www.uni-forst.gwdg.de/forst/fg/index.htm>) mögliche Hypothesen über den Vererbungsmodus generiert werden, sofern alle möglichen Genotypen in den Samen auftreten.

Zur Prüfung von Hypothesen werden die Verfahren von GILLET & HATTEMER (1989) und GILLET (1997) eingesetzt. In letzterem Verfahren werden Genotyphäufigkeiten der Samen aus den durch eine Maximum-Likelihood-Schätzung bestimmten Allelhäufigkeiten der Pollenwolke geschätzt. Der Vorteil dieses Verfahrens liegt besonders darin, daß dabei nicht nur die Eigentypallele des Samenelterns, sondern auch die Fremdtypallele mit berücksichtigt werden können. Signifikante Abweichungen der Genotypverteilungen führen zur Ablehnung der Hypothese über den Vererbungsmodus und der mit ihr verbundenen Annahmen.

#### *5.4.2 Die Schätzung der Selbstungsrate*

Für die Schätzungen der Selbstungsrate in den Samen sind zwei verschiedene Methoden entwickelt worden, das Mixed-Mating-Modell und das Ausschlußverfahren für Samen eines bekannten Samenelterns. Im Mixed-Mating-Modell wird durch die Abweichung der genotypischen Struktur der Samen von der genotypischen Struktur der Sameneltern eine Maximum-Likelihood-Schätzung der Eigen- und Fremdpollenbeiträge vorgenommen. Dieses Verfahren beruht auf einer Reihe von Annahmen, deren Erfüllung die Aussagefähigkeit des Modells begründen.

Eine deutliche schärfere Aussage über die Selbstungsrate bietet dagegen die Untersuchung von Samen auf Fremdtyp- und Eigentypallele des bekannten Samenelterns. Diese Schätzung der Selbstungsrate beruht auf dem Ausschlußprinzip, bei dem Samen eines bekannten Samenelterns an möglichst vielen Genorten auf Fremdtypallele untersucht werden. Trägt ein Samen an einem der untersuchten Genorte ein Allel, daß nicht vom Sameneltern stammen kann (=Fremdtypallele), dann ist die Selbstbefruchtung für diesen Samen ausgeschlossen. Der Anteil der Samen, für die Selbstbefruchtung nicht ausgeschlossen werden konnte, bildet damit die obere Grenze der Selbstung, die nur dann erreicht wird, wenn in der Pollenwolke kein Fremdpollen enthalten war, der die Allele des Samenelterns trug. Die Qualität des Ausschlusses steigt daher mit der Anzahl untersuchter Genorte und der Seltenheit der Samenelternallele in der Population.

## **5.5 Beschreibung genetischer Variationen**

Bei der Analyse populationsgenetischer Fragestellungen liegt die genetische Information in der Regel als Häufigkeitsverteilung der aufgetretenen Genotypen, als genotypische Struktur vor. Aus dem Vergleich verschiedener genetischer Strukturen werden dann Rückschlüsse auf mögliche, die genetische Struktur verändernde Evolutionsfaktoren gezogen.

Die spezifische Wirkung dieser Evolutionsfaktoren ist häufig nicht nur auf einen einzelnen Genotyp gerichtet, sondern betrifft in der Regel mehrere Merkmalsausprägungen einer Verteilung. Um die Wirkung der Evolutionsfaktoren beschreiben und vergleichen zu können, sind aus der genotypischen Verteilung abgeleitete Parameter entwickelt worden. Diese sollen bezüglich ihrer Ableitung und ihrer Aussage im folgenden kurz dargestellt werden.

Die genetische Information kann in verschiedenen Organisationsebenen biologischer Systeme betrachtet werden. Durch die Definition von Populationen wird der Umfang genetischer Informationen räumlich und zeitlich begrenzt. Innerhalb einer Population lassen sich die genetischen Informationen durch drei Organisationsebenen weiter differenzieren:

- Die Organisation auf der Ebene der Gene
- Die Organisation auf der Ebene des Genortes
- Die Organisation auf der Ebene des Individuums

### *5.5.1 Die genetische Struktur von Populationen*

Der geringsten Grad der Differenzierung genetischer Informationen wird auf der Ebene des Gens erreicht. Sie faßt die über die untersuchten Genorte hinweg auftretenden Typen und Anzahlen unterschiedlicher genetischer Informationen zusammen. Sie kann daher nur bei einer gleichen Anzahl an Genorten beim Vergleich zwischen Populationen Verwendung finden.

### *5.5.2 Die allelische Struktur von Populationen*

Die allelische Struktur einer Population differenziert die genetische Information anhand der an einem Genort auftretenden verschiedenen Gene, der Allele. Diese wird individuenübergreifend betrachtet und ist insbesondere für Fragestellungen der Rekombination genetischer Informationen von besonderer Bedeutung. Einen Sonderfall der allelischen Struktur stellt in Anlehnung an die meiotisch gebildeten Haplotypen die gametische Struktur einer Population dar. Sie bestimmt über die untersuchten Genorte hinweg die gebildeten Gameten in einer Population (Multilocus-Gameten).

### *5.5.3 Die genotypische Struktur von Populationen*

Den höchsten Grad der Differenzierung genetischer Informationen auf der Ebene einer Population erreicht die genotypische Struktur. Sie stellt die Verteilung der genetischen Information an den untersuchten Genorten in einer Population oder in einem Individuum dar. Der Begriff der genotypischen Struktur kann sich sowohl auf einzelne Genorte als auch auf mehrere Genorte beziehen. Bei der Betrachtung mehrerer Genorte wird die genotypische Struktur als Multilocus-Struktur bezeichnet.

### 5.5.4 Parameter zur Darstellung charakteristischer Verteilungseigenschaften

Um die Beschreibung und die Vergleiche von Verteilungen zu erleichtern, sind Parameter entwickelt worden, welche die in den Verteilungen enthaltenen Charakteristika abstrahieren und sichtbar machen. Diese Parameter werden im folgenden hinsichtlich ihrer Aussagen über Verteilungen als quantitative Maße dargestellt und kurz in ihrer Bedeutung für populationsgenetische Fragestellungen beschrieben.

#### 5.5.4.1 Die Vielfalt

Der Parameter der Vielfalt beschreibt die Anzahl auftretender Merkmalsausprägungen. In Abhängigkeit von der betrachteten genetischen Organisationsebene werden die genetische, die gametische, die allelische und die genotypische Vielfalt unterschieden.

Da seltene Allele eines Bestandes nur dann eine ausreichende adaptive Bedeutung haben, wenn im Falle einer starken Selektion die angepaßten Individuen in so großer Zahl überleben, daß eine ausreichende Menge assoziierter genetischer Informationen erhalten werden kann, wird für die Bestimmung der **effektiven allelischen Vielfalt** eine untere Häufigkeitsgrenze  $\alpha$  für seltene Allele vorgegeben. Von Allelen unterhalb dieser Häufigkeitsgrenze wird erwartet, daß im Falle starker Selektion ihre Anzahl trotz selektiver Vorteile so gering bleibt, daß genetische Drift zur Fixierung der Population führen kann. Die Problematik der effektiven allelischen Vielfalt liegt in der Festlegung eines adäquaten Grenzwertes  $\alpha$ .

#### 5.5.4.2 Die Diversität

Die Diversität  $v$  nimmt eine Bewertung der auftretenden Merkmalsausprägungen nach ihrer Häufigkeit vor. Diese Bewertung ist über den Index  $a$  gesteuert. Für  $a = 0$  beschreibt die Diversität die Vielfalt, d. h. alle auftretenden Typen eines Merkmals, während für  $a \rightarrow \infty$  die Diversität gegen  $v_{\infty} = p_{\max}^{-1}$ , den Kehrwert der größten Typhäufigkeit, strebt (vgl. Abbildung 5-2). Die Steigung der für  $a \rightarrow \infty$  monoton fallenden Funktion der Diversität wird mit zunehmender Abweichung von der Gleichverteilung größer.

$$v_a = \left[ \sum_{i=1}^n p_i^a \right]^{-\frac{1}{a}}, 0 < a \neq 1$$

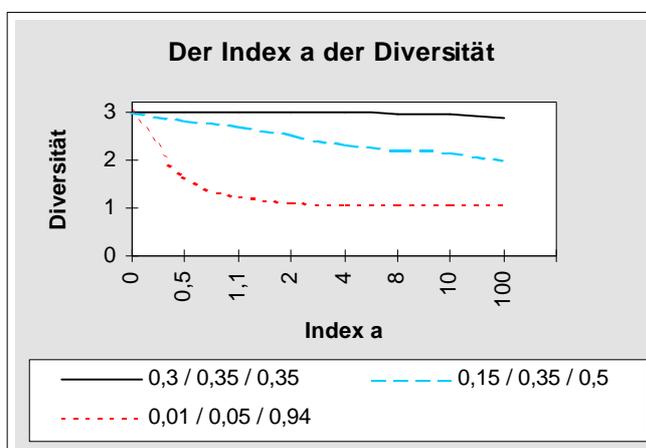


Abbildung 5-2 Die Diversität

Mit zunehmender Größe des Index  $a$  nimmt damit der Einfluß der seltenen Typen auf den Wert der Diversität ab. Für  $a = 1$ , was für diese Funktion nicht definiert ist, läßt sich über die Grenzwertbetrachtung die Shannon-Weaver-Entropie ableiten (GREGORIUS, 1978).

Die adaptive Bedeutung der  $v_2$ -Diversität liegt insbesondere in der Beschreibung des operierenden Potentials einer Population. Als differenzierungseffektive Anzahl von Allelen gibt sie den Anteil der Allele an, mit welchem jedes einzelne Allel zur Differenzierung der Population beiträgt.

### 5.5.4.3 Genetische Profile und Profilschare

**Genetische Profile** ordnen die auftretenden Allele eines Genortes nach ihren relativen Häufigkeiten. Zur Typisierung der möglichen genetischen Profile sind die Polymorphismustypen des Minor- und Majorpolymorphismus vorgeschlagen worden (LEWONTIN, 1985). Genetische Profile mit mindestens zwei Typen, deren Häufigkeit größer als 20% ist (vorherrschend), werden als Majorpolymorphismen bezeichnet. Genetische Profile, in denen nur ein Typ die Häufigkeit von 20% überschreitet, werden als Minorpolymorphismen charakterisiert. Den vorherrschenden Typen sind in der Regel weitere seltene Typen beigeordnet.

Aus der Gegenüberstellung genetischer Profile verschiedener Populationen und / oder Entwicklungsphasen einer Population entstehen **Profilschare**. Durch die Unterschiede zwischen den genetischen Profilen einer Population lassen sich kausale Ursachen der Veränderung genetischer Strukturen durch die zuvor beschriebenen Evolutionsfaktoren eingrenzen (FIN-KELDEY, 1993).

#### Die Profilschare

Die Profilschare untersucht Verteilungen auf ihre Trennbarkeit in vorherrschende und seltene Merkmalsausprägungen. Für die Beschreibung der Profilscharen werden hier die Maße der Konzentration, der relativen Trennung und der Evenness herangezogen.

#### 5.5.4.4 Die Konzentration

$$k(p) = \max(p_i - p_{i+1})$$

Die Konzentration  $\kappa$  mißt den maximalen Unterschied zwischen den der relativen Häufigkeit nach geordneten Typen  $p_i$  in einer Verteilung. Da die Differenz der relativen Häufigkeiten 1 nicht überschreiten kann, wird mit zunehmendem  $\kappa$  die Anzahl der Typen mit deutlichen Häufigkeitsunterschieden zu den nachfolgenden Typen kleiner.

**Tabelle 5-5 Konzentration, Evenness und relative Trennung**

Population	Relative Häufigkeiten			
	Minorpolymorphismus	Majorpolymorphismus	linear fallend	Gleichverteilung
Typ 1	0,9	0,5	0,4	0,25
Typ 2	0,09	0,3	0,3	0,25
Typ 3	0,005	0,1	0,2	0,25
Typ 4	0,005	0,1	0,1	0,25
Typ 5	0	0	0	0
Konzentration	0,81	0,20	0,10	0,25
relative Trennung	0,84	0,10	0,00	1,00
Evenness	0,90	0,80	0,84	1,00

$\kappa$  erreicht dann sein Maximum, wenn es nur einen Typ in der Verteilung (Monomorphismus) gibt. Nimmt hingegen in einer Verteilung die Häufigkeit der Typen linear von einem zum nächsten Typ ab, dann sind die Unterschiede zwischen den Typhäufigkeiten konstant und  $\kappa$  erreicht in Abhängigkeit von der Anzahl Typen seinen minimalen Wert (vgl. Tabelle 5-5).

Durch die Berücksichtigung des Niveaus, mit welchem die häufigste Merkmalsausprägung vorliegt, und des Abstandes zu den selteneren Typen erlaubt die Konzentration eine Beurteilung der Separabilität von Verteilungen. Diese Trennung von Verteilungen in vorherrschende und seltene Merkmalstypen wird als Beurteilung der adaptiven Eigenschaften in einer Population verwendet.

#### 5.5.4.5 Die relative Trennung

Die relative Trennung mißt die *Abweichung* der Verteilung von einem linear abfallenden Profil und erfordert daher die Sortierung der auftretenden Typen nach ihrer Größe. Sie benutzt zur Beurteilung dieser Abweichung die Beziehung zwischen der maximalen Stufenhöhe  $\kappa$  und der Häufigkeit des vorherrschenden Typs  $p_1$  (GREGORUIS et al., 1998). Je kleiner die maximale Stufenhöhe  $\kappa$  im Verhältnis zum vorherrschenden Typ ist, desto mehr Typen müssen relativ große Häufigkeiten besitzen und damit zur Abweichung vom linear fallenden Profil beitragen.

$$h = \begin{cases} \frac{\kappa * (2 - p_1) - p_1^2}{2 * p_1 * (1 - p_1)} & \text{für } p_1 < \frac{2}{3} \\ \frac{\kappa - \frac{1}{3}}{p_1 - \frac{1}{3}} & \text{für } p_1 \geq \frac{2}{3} \end{cases}$$

$$\kappa = \max(p_i - p_{i+1})$$

Der Wert der relativen Trennung  $\eta = 0$  wird daher bei einem linear abfallenden Profil erreicht, während er bei Gleichverteilung der Typen  $\eta = 1$  annimmt. Tabelle 5-5 zeigt die Entwicklung der relativen Trennung bei einem Minor- und Majorpolymorphismus sowie bei linear fallenden Profilen und einer Gleichverteilung. Geringe relative Trennungen können als adaptives Kriterium für eine hohe räumliche und / oder zeitliche Variation der adaptiven Umwelten interpretiert werden.

#### 5.5.4.6 Die Eveness

Die Eveness  $\epsilon$  mißt den Abstand der genetischen Struktur von einer Gleichverteilung. Als Bezugsverteilungen werden alle möglichen Gleichverteilungen mit maximal  $n$  Typen verwendet.

$$\epsilon = 1 - \frac{1}{2} \min_k \sum_k |p(i) - q_k(i)|$$

Das Maß des Abstandes von einer Gleichverteilung ist der *do-Abstand*. Das Komplement des minimalen *do-Abstandes* zu einer dieser Verteilungen wird als *Eveness* bezeichnet. Die Eveness wird daher  $\epsilon = 1$ , wenn alle Typen der Verteilung in gleichen Häufigkeiten vorliegen. Da bei diesem Maß nicht die Anzahl der Typen für die Bildung der Gleichverteilung festgelegt wird, kann der minimale Abstand eines Minorpolymorphismus mit 3 Typen zu einer Gleichverteilung mit 2 Typen erreicht werden (vgl. Tabelle 5-5). Im Vergleich zweier Verteilungen anhand der Eveness kann daher ein Minorpolymorphismus mit 2 Allelen deutlich besser bewertet werden, als ein Majorpolymorphismus mit vier Allelen. Da das Minimum der Eveness von der Verteilung der Merkmalsausprägungen abhängt (GREGORIUS, 1990), ist das Komplement des minimalen Abstandes von einer Gleichverteilung ein Maß für die Dominanz von Merkmalstypen in einer Verteilung unabhängig von der Anzahl der auftretenden Typen.

#### 5.5.4.7 Die Heterozygotie

Die Heterozygotie ist ein Parameter, der aus der genotypischen Struktur abgeleitet wird. Er beschreibt als **Heterozygotenanteil**  $H_a$  die Anzahl Individuen, welche an einem ausgewählten Genort  $k$  verschiedene Allele tragen.

$$H_a = \sum_i \sum_j P_{ij}^{(k)}, i \neq j$$

Die adaptive Bedeutung der Heterozygotie liegt insbesondere in der Bereitstellung verschiedener genetischer Informationen in einem Individuum, die in einer variablen Umwelt zu einer höheren physiologischen Anpassung im Individuum führen kann. In gleicher Weise können heterozygote Genorte dann zu einem adaptiven Vorteil führen, wenn die verschiedenen Allele in ihrer jeweiligen Wechselwirkung mit anderen Genen zu einer höheren regulato-

rischen Anpassung führen, als dies bei einer homozygoten Belegung des Genortes möglich wäre.

Beim **Heterozygotiegrad** ist das einzelne Individuum Gegenstand der Betrachtung. Der Heterozygotiegrad beschreibt den Anteil heterozygoter Genorte eines Individuums. Liegen für n Individuen genetische Informationen an k Genorten vollständig vor, dann kann der Heterozygotiegrad als Mittelwert der Heterozygotenanteile abgeleitet werden.

$$H = \frac{1}{m} * \sum_{k=1}^m f_{ij}^{(k)}; \quad f_{ij} = \begin{cases} 0 & \text{wenn } i=j \\ 1 & \text{wenn } i \neq j \end{cases}$$

#### 5.5.4.8 Assoziationen

Das Konzept der Assoziation (GREGORIUS, 1998) baut auf der bedingten Häufigkeit zweier betrachteter Merkmalsausprägungen auf.

$$A(b=b|a=a) = 1 - \frac{\text{Min}(p(a=a|b=b); p(a=a|b \neq b))}{p(a=a)}$$

Durch die Bindung an relative Häufigkeiten variiert das Maß zwischen 0 und 1 und beschreibt, zu welchem Anteil ein Merkmal  $\alpha$  durch ein zweites Merkmal  $\beta$  differenziert wird. Im Falle vollständiger Assoziation (alle Merkmalsausprägungen von  $\alpha = a$  entsprechend z. B. denen von Merkmal  $\beta = b$ ) nimmt der Index A den Wert 1 an, während er bei vollständiger Abwesenheit von Assoziationen null wird. Als Gesamtassoziation wird der Index A über alle Merkmalskombinationen aufsummiert und gibt damit einen mittleren Assoziationswert für z. B. eine Genortkombination des Genoms an.

Eine Besonderheit des Assoziationsmaßes liegt in der Asymmetrie dieses Maß. Da die Assoziation  $A(\alpha=a|\beta=b)$  nicht identisch mit der Assoziation  $A(\beta=b|\alpha=a)$  sein muß, ermöglicht dieses Konzept der Assoziation eine Untersuchung kausaler Zusammenhänge zwischen den betrachteten Merkmalen durch den Vergleich der Assoziationswerte.

$$A(b|a) = \sum p(a=a|b) * p(a=a)$$

*Die potentielle gametische und die genotypische Vielfalt und die hypothetisch gametische Multilocus-Diversität.*

Die potentiell bildbaren Kombinationen von Merkmalsausprägungen werden unter der Annahme der Unabhängigkeit als Produkt der auftretenden Vielfalten an den untersuchten Genorten gebildet. Der Wert dieser Parameter ist in der Regel sehr groß. Ihre Bedeutung liegt i. w. in der Darstellung der maximal bildbaren Merkmalskombinationen, welche als ein Maß für das Anpassungspotential in einer Population gewertet werden kann. Die Vergleichbarkeit ist jedoch nur dann gewährleistet, wenn eine gleiche Anzahl an Genorten berücksichtigt wird.

#### 5.5.4.9 Die potentielle gametische und genotypische Vielfalt

Die potentielle gametische Vielfalt beschreibt die maximal möglichen Kombinationen der auftretenden Allele als Gameten an den untersuchten Genorten. Die potentielle genotypische Vielfalt entsteht aus dem Produkt der genotypischen Vielfalten an den untersuchten Genorten und beschreibt die maximale Anzahl möglicher Multilocus-Genotypen, die in einer Population gebildet werden können.

#### 5.5.4.10 Die hypothetisch gametische Multilocus-Diversität

Unter Berücksichtigung der Häufigkeiten der auftretenden Merkmalsausprägungen an den untersuchten Genorten beschreibt die hypothetisch gametische Multilocus-Diversität die Anzahl der Multilocus-Genotypen, die maximal in der nächsten Generation aus dem operierenden Potential gebildet werden können.

#### Parameter zum Vergleich verschiedener Verteilungen

Die bislang erwähnten Parameter dienen der Beschreibung einzelner Merkmalsverteilungen. Sie wurden aus den relativen Häufigkeiten einer Verteilung (Vielfalt, Diversität) oder der Abfolge relativer Häufigkeiten in einer Verteilung (Profile) abgeleitet. Bereits bei der Evenness wurde der  $d_0$ -Abstand zur Gleichverteilung als Maß für die Gleichverteilung der betrachteten Verteilung verwendet.

Mit dem Parameter der Differenzierung werden verschiedene Verteilungen hinsichtlich der sie differenzierenden Informationen verglichen. Als Abstandsmaß wird der  $d_0$ -Abstand verwendet, dessen Eigenschaften kurz dargestellt werden sollen.

#### 5.5.4.11 Der $d_0$ -Abstand

Der  $d_0$ -Abstand mißt die absolute Differenz zwischen den relativen Typhäufigkeiten zweier Verteilungen. Durch die Verwendung relativer Häufigkeiten ist der  $d_0$ -Abstand auf den reellen Wertebereich zwischen Null und eins begrenzt. Damit erreicht der  $d_0$ -Abstand dann sein Maximum ( $d_0 = 1$ ), wenn die betrachteten Populationen keine der Merkmalsausprägungen gemeinsam haben. Er wird null, wenn beide Populationen in der Anzahl der Typen und in ihren relativen Häufigkeiten identisch sind. Der  $d_0$ -Abstand nimmt damit reelle, nicht negative Werte an und erfüllt als Metrik die Bedingungen der Dreiecksungleichung ( $d_{xy} \leq d_{xz} + d_{yz}$ ) (GREGORIUS, 1984).

#### 5.5.4.12 Die genetische Differenzierung von Populationen

##### Die Subpopulationsdifferenzierung $D_j$

Die Differenzierung von Verteilungen ist ein Maß für den Vergleich von mindestens zwei Verteilungen und baut auf dem  $d_0$ -Abstand auf. Werden mehr als zwei Verteilungen verglichen, so werden  $n-1$  Verteilungen des Kollektivs als Komplement zu der verbleibenden Verteilung zusammengefaßt.

Für die dargestellte allelische Differenzierung gibt  $p_i^{(j)}$  die relative Häufigkeit des Allels  $i$  am  $k$ -ten Genort an, während  $\overline{p_i^{(j)}}$  die relativen Allelhäufigkeiten im Komplement beschreibt. Innerhalb des Komplements werden die Wahrscheinlichkeiten der Typen aus den über die Populationsgröße gewichteten Häufigkeiten bestimmt.

$$D_j = \frac{1}{2} * \sum_{i=1}^{n_k} |p_i^{(j)} - \overline{p_i^{(j)}}|$$

##### Die mittlere Differenzierung $d$

Für jede Population eines Kollektivs berechnet, ergibt der über die Populationsgrößen  $c_j$  gewichtete Mittelwert die mittlere Differenzierung  $\delta$  des gesamten Kollektivs (GREGORIUS & ROBERDS, 1986).

$$d = \sum_{j=1}^L c_j * D_j$$

Durch den Aufbau der Differenzierung auf dem do-Abstand kann die Differenzierung nur Werte zwischen null und eins annehmen. Eine vollständige Differenzierung des Kollektivs ( $\delta = 1$ ) wird nur dann erreicht, wenn keine der berücksichtigten Verteilungen ein Merkmalstyp mit den anderen Populationen gemeinsam hat. Hingegen wird bei vollständiger Identität der Verteilungen des Kollektivs die Differenzierung  $\delta = 0$ .

#### Die Gesamtdifferenzierung $d_T$

Das Prinzip der Subpopulationsbildung ist nicht nur zur Charakterisierung von Verteilungsunterschieden zwischen Populationen anwendbar, sondern erlaubt auch die Zerlegung einer einzelnen Population in Subpopulationen. Im Extremfall der Differenzierung bis auf ein Individuum einer Population beschreibt die **Gesamtdifferenzierung** den Anteil jedes Individuums an der Differenzierung innerhalb einer Population.

$$d_T = \frac{N}{N-1} \left( 1 - \sum_i p_i^2 \right)$$

#### 5.5.4.13 Das latente Potential

Das latente Potential ist ein abgeleiteter Parameter, der sich als Differenz aus der allelischen Vielfalt minus der allelischen Diversität bestimmt. Das latente Potential wird zur Charakterisierung des operierenden und latenten Potentials einer Population benutzt. Es setzt daher stets die unterschiedliche Angepaßtheit der vorherrschenden und seltenen Typen voraus. Bei der Interpretation des latenten Potentials besteht daher die Gefahr eine räumliche Differenzierung der Umwelten, in denen die jeweiligen Merkmalsträger angepaßt sind, als vermeintliche Nicht-Angepaßtheit zu interpretieren. Eine räumliche Umweltheterogenität sollte sich jedoch auch in einer Unverändertheit des latenten und operierenden Potentials äußern. Nicht stichprobenbedingte Veränderungen des latenten Potentials bei Erhaltung der allelischen Vielfalt können daher als Hinweis auf zeitlich heterogene Umweltbedingungen interpretiert werden.

#### 5.5.4.14 Die Selektionslast

Die Selektionslast (GREGORIUS & DEGEN, 1994) bestimmt, welche minimale Reduktion der Genotypen in einer Population notwendig ist, um die Veränderung der relativen Häufigkeiten von Merkmalsträgern durch Selektion erklären zu können. ( $P_a'$ ) steht dabei für die relative Häufigkeit des Genotyps a nach der Selektion, während ( $P_a$ ) die relative Häufigkeit des Genotyps a vor der Selektion beschreibt. Damit bezeichnet der Quotient aus ( $P_a'$ ) dividiert durch ( $P_a$ ) den Anteil der überlebenden Individuen nach der Selektion. 1 - den Anteil der überlebenden Individuen nach der Selektion bezeichnet dann den Anteil der Reduktion, welcher notwendig ist, um die Verteilung der relativen Häufigkeiten nach der Selektion herzustellen. Dieser Anteil der Reduktion umfaßt in der Regel nicht die gesamte Reduktion einer Population, da neben der selektiv auf einzelne Merkmalstypen wirkenden selektiven Reduktion auch eine auf alle Merkmalstypen wirkende Selektion stattfinden kann (nicht selektive Reduktion).

$$L_a = 1 - \left( \frac{P_a'}{P_a} \right)^{-1} = 1 - \frac{P_a}{P_a'}$$

## *5.6 Die Methode der Zertifizierung forstlichen Vermehrungsgutes*

Die Kriterien, d. h. die ökonomischen Rahmenbedingungen, unter denen eine Zertifizierung forstlichen Saat- und Pflanzgutes am Markt erfolgreich sein kann, wurden bereits in der Beschreibung des problembezogenen Wissens dargestellt. In diesem Abschnitt soll es nun um die Eingrenzung und die Gültigkeitsbereiche der Indikatoren gehen, die für die Bewertung genetischer Informationen im Vermehrungsgut herangezogen werden können. Die Gruppe der nutzbaren Indikatoren wird durch die Erwartungen der Nachfrager und durch das Wissen über die genetischen Einflüsse auf die Ausprägung der erwarteten Merkmale bestimmt.

### *Die Erwartungen der Nachfrager von forstlichem Vermehrungsgut*

Die Verwendung forstlichen Vermehrungsgutes ist auf die Begründung neuer oder den Erhalt oder den Umbau vorhandener Baumpopulationen gerichtet. Sie soll die Nutzung ausgewählter phänotypischer Merkmale der Elternpopulation in der nachfolgenden Generation, im Vermehrungsgut, sicherstellen. Dies setzt die Vererbbarkeit der ausgewählten Merkmale voraus.

Die Bedeutung der genetischen Eigenschaften des Vermehrungsgutes nimmt dabei in dem Maße zu, in dem die Genetik an der Ausprägung der gewünschten Merkmale in Baumpopulationen beteiligt ist. Eine gesetzlich geforderte Wiederbewaldung ohne zusätzliche Kriterien des Artenschutzes wird dabei weniger Wert auf die genetischen Informationen des Vermehrungsgutes legen, als die Auswahl von Populationen zur Generhaltung oder die Erhaltung morphologischer Eigenschaften bestimmter Baumpopulationen.

Aufgrund begrenzter Lebenszeiten ist bei Pflanzen die Erhaltung und Weitergabe genetischer Informationen an die Reproduktion gebunden. Die Weitergabe ausgewählter phänotypischer Merkmale einer Elternpopulation an ihre Nachkommen und ihre Nutzung ist dadurch an einige wesentliche Bedingungen gebunden:

1. Das Merkmal ist vererbbar
2. Die Gene zur Herstellung des Merkmals werden vollständig an die Nachkommen weitergegeben.
3. Die Nachkommen sind an ihre Umwelt angepaßt und überleben bis zu ihrer Nutzungsreife.

### *5.6.1 Die Bewertbarkeit der Merkmale des Vermehrungsgutes*

Die auf phänotypischen Merkmalen aufbauende Auswahl der zur Beerntung zugelassenen Baumpopulationen beruht auf der Erwartung, daß die phänotypischen Eigenschaften der Eltern genetisch bedingt sind und in den Nachkommen ihre Fortsetzung finden.

Diese phänotypischen Merkmale der Altbäume des Beerntungsbestandes sind selbst Ausdruck des Zusammenwirkens von Genotyp und Umwelt. Jedes Gen steuert in einer definierten Umwelt einen mehr oder minder großen Teil zur Ausprägung eines Merkmals bei. Die Kenntnis über den Anteil, mit welchem die Gene an der Ausprägung eines Merkmals beteiligt sind, ist in der Regel nur dann vorhanden, wenn das Merkmal von wenigen Genorten ausgeprägt wird und diese relativ leicht zugänglich sind. Bei vielen wirtschaftlich interessanten Merkmalen ist

aber eine Vielzahl an Genen an der Ausprägung des Merkmals beteiligt, von denen die Forschung bislang nur einen kleinen Anteil hat entschlüsseln können. Die Vorhersage einer Merkmalsausprägung anhand der genetischen Informationen eines Individuums bzw. einer Population in einer spezifischen Umwelt ist beim derzeitigen Kenntnisstand unmöglich.

Obwohl eine Vorhersage über die Merkmalsausprägungen im Vermehrungsgut für beliebige Umweltbedingungen unmöglich ist, so lassen sich doch für das Vermehrungsgut die notwendigen genetischen Informationen und die Umweltbedingungen beschreiben, unter denen die Ausprägung der Merkmale in einer Population wieder erwartet werden kann. Diese Betrachtungen können jedoch nur retrospektiv am Elternbestand vorgenommen werden, der durch seine Existenz die Fähigkeit zur Ausprägung der gewünschten Merkmale bestätigt hat. Da diese Betrachtung nicht genspezifisch erfolgen kann (s. o.), wird stets die gesamte beobachtbare genetische Information und die Umweltgeschichte des Elternbestandes mit einbezogen. Es wird daher angenommen, daß durch die Wiederherstellung der genetischen Struktur der Elternpopulation im Vermehrungsgut bei vergleichbaren Umweltbedingungen eine vergleichbare Verteilung der Merkmalsausprägungen möglich ist. Dies impliziert, daß die verwendeten Indikatoren für die Beschreibung der genetischen Information (Marker) und für die Beschreibung der Umweltbedingungen mit den Genen bzw. Umwelten assoziiert sind, welche die Merkmalsausprägung steuern.

Neben der Ausprägung der gewünschten Merkmale ist es notwendig, daß die Träger der Merkmale bis zur Nutzungsreife überleben. Dazu muß das Vermehrungsgut an die Umwelt, in der es ausgebracht wird, angepaßt sein. Wie jedoch kann man Angepaßtheit des Vermehrungsgutes bewerten, wenn nicht bekannt ist, welche Gene die Angepaßtheit an spezifische Umweltbedingungen steuern? Angepaßtheit kann, ebenso wie bei der Ausprägung wirtschaftlich interessanter Merkmale, nur für eine Population vorgenommen werden, die durch ihre Existenz den Nachweis über diese Fähigkeit der Angepaßtheit an definierte Umweltbedingungen erbracht hat. Diese Bedingung erfüllt nur die Elternpopulation. Eine Abschätzung der Angepaßtheit des Vermehrungsgutes ist daher an die Voraussetzung gebunden, daß die adaptiv relevante Umweltgeschichte der Elternpopulation für das Vermehrungsgut wiederholt wird, das Vermehrungsgut die genetische Information des Elternbestandes besitzt und die Träger der Merkmale an ihre Umwelten angepaßt sind. Unter diesen Bedingungen kann zumindest für die genetische Struktur der Elternpopulation erwartet werden, daß die Merkmalsverteilung in der Vermehrungsgutpopulation auch wieder erreichbar ist. Eine präzisere Aussage hinsichtlich der Merkmalsausprägung kann eine Zertifizierung forstlichen Vermehrungsgutes bei dem derzeitigen Wissensstand über die merkmalspezifischen Gene nicht leisten.

#### *5.6.2 Die vollständige Weitergabe der beobachtbaren genetischen Informationen von den Eltern an ihre Nachkommen*

Die Ausprägung genetischer Merkmalsverteilungen der Eltern in ihren Nachkommen ist an die vollständige Weitergabe der spezifischen genetischen Information der Eltern gebunden. Da die genetische Struktur der Elternpopulation zu Beginn ihrer Entwicklung in der Regel nicht bekannt ist, kann ein Vergleich der beobachtbaren Gene zwischen Eltern und ihren Nachkommen nur auf der Ebene der Allele stattfinden.

Ein Vergleich der allelischen Struktur der Eltern mit dem Vermehrungsgut eines Reproduktionsjahres gibt dann Hinweise auf die reproduktionseffektive Populationsgröße. Fehlen in dem Vermehrungsgut eines Reproduktionsjahres Gene der Elternpopulation, dann ist zur Gewähr-

leistung der angestrebten Merkmalsverteilung im Vermehrungsgut ein weiteres Reproduktionsjahr zur Begründung der Population hinzuzuziehen.

Da das Auftauchen seltener Gene in einer Stichprobe von der Untersuchungsmethode bestimmt wird, muß zunächst geprüft werden, ob die verwendete Stichprobe alle seltenen Allele in der Grundgesamtheit entdecken kann. Dazu wird die minimale Häufigkeit eines Allels in der Grundgesamtheit bestimmt werden, die mit der gewählten Stichprobengröße nachgewiesen werden kann (GREGORIUS, 1980).

### *5.6.3 Die Abschätzung der Angepaßtheit des Vermehrungsgutes als Voraussetzung für die Erhaltung der merkmalsrelevanten Informationen bis zum Nutzungsalter*

Eine sichere Prognose der genbedingten Merkmalsausprägung allein ist für die Nutzbarkeit der elterlichen Merkmale im Vermehrungsgut dann sinnlos, wenn die Merkmalsträger im Vermehrungsgut während ihrer Entwicklung selektiert werden und das Nutzungsalter nicht erreichen. Die Abschätzung der Angepaßtheit und der Anpassungsfähigkeit der Pflanzen ist daher eine wesentliche Grundlage für das Erreichen des Nutzungsalters und den wirtschaftlichen Erfolg der zu begründenden Population.

Die Angepaßtheit einer Population an ihre aktuellen Umweltbedingungen ist, ebenso wie das morphologische Merkmal, ein Merkmal, welches sich auf eine Fülle von adaptiven Umweltfaktoren bezieht. Da in der Regel auch dafür nicht die Gen-Umweltfaktor-Beziehungen bekannt sind, kann auch die Angepaßtheit einer Population nur retrospectiv beurteilt werden. Allein die Existenz der Population in einer Umweltgeschichte legt als Ergebnis des Anpassungsprozesses Zeugnis über die Angepaßtheit einer Population ab. Da diese Angepaßtheit nur für die bekannten Umweltbedingungen gilt, nimmt die Qualität der Aussage mit dem Zeitraum der bekannten Umweltbedingungen zu. Eine Aussage über die Angepaßtheit einer Population nimmt daher an Qualität zu, wenn die Umweltgeschichte der betrachteten Population über mehrere Generationen überschaubar und bekannt ist.

Wenn der Anpassungsprozeß an diese Umweltgeschichte von mehreren Generationen in gleicher Weise durchlaufen worden ist, dann kann erwartet werden, daß sich im Laufe der Zeit ein genetisches Gleichgewicht eingestellt hat. Dies bedeutet, daß sich die genetischen Strukturen für vergleichbare Entwicklungsphasen aufeinander folgender Generationen wiederholen. Damit wird mit der genetischen Struktur der Elternpopulation die genetische Struktur der Samen definiert, der diese während ihrer Entwicklung zustreben (genetisches Gleichgewicht).

Die Samen der angepaßten Elternpopulation besitzen dann alle für die Anpassung notwendigen Informationen, um im Laufe der Entwicklung die genetische Zielstruktur zu erreichen. Der Prozeß der Veränderung der genetischen Struktur der Samen aus der Elternpopulation zur genetischen Zielstruktur repräsentiert unter diesen Bedingungen die Entwicklung der genetischen Struktur in einer angepaßten Population.

Auch das Vermehrungsgut muß diesen Prozeß der Veränderung der genetischen Strukturen hin zur genetischen Zielstruktur durchlaufen, wenn es die gewünschte Verteilung der phänotypischen Merkmale ausprägen soll. Es ist jedoch zusätzlich durch den Verlust adaptiver genetischer Informationen während der Produktion gefährdet. Gehen bei der Produktion adaptive Informationen verloren, so sollte der Anpassungsprozeß der genetischen Struktur im Vermehrungsgut von dem einer angepaßten Population unterscheidbar sein. Der Veränderungsprozeß in der genetischen Struktur der Samen aus der Elternpopulation kann daher unter vergleichbaren Umweltbedingungen als Referenz für die Bewertung der Angepaßtheit des

Vermehrungsgutes herangezogen werden. Der zugrunde liegende Veränderungsprozeß der genetischen Struktur im Vermehrungsgut hin zu einem Zielzustand erfolgt durch die Reduktion der Populationsgröße und kann durch die Selektionslast gemessen werden (vgl. Kapitel 5.5.4.15).

### 5.6.3.1 Die Veränderung der Selektionslast während der Entwicklung des Vermehrungsgutes

Der Abbau der Selektionslast während der Entwicklung einer Population unter den lokalen Umweltbedingungen der Elternpopulation ist in der Regel unbekannt. Da die Reduktion der Population mit dem Verlust einmaliger genetischer Informationen (auch im genetischen Hintergrund) einhergehen kann, muß von einer angepaßten Population erwartet werden, daß sie diesen Verlust genetischer Informationen minimieren kann. Dies ist nur dann denkbar, wenn die Reduktion der Population nicht zu einer relativen Häufigkeit der Genotypen führt, die unter der Zielhäufigkeit im Adultzustand liegt. Ein auf alle Entwicklungsphasen gleichverteilter Abbau der Selektionslast erfüllt diesen Zustand am ehesten und entspricht daher der idealen Entwicklung der Selektionslast in einer angepaßten Population. Von den Samen einer angepaßten Elternpopulation wird unter der Annahme, daß diese Angepaßtheit an die Nachkommen weiter gegeben wird, ein monotoner Abbau und keine Zunahme der Selektionslast erwartet.

Da nur die Selektionslast der ersten Entwicklungsphase (Samenstadium) bekannt ist und unklar bleibt, ob die Entwicklung der Selektionslast unter den lokalen Umweltbedingungen der Ideallinie folgt, muß bei der Bewertung des Vermehrungsgutes auch eine Entwicklung der Selektionslast als angepaßt bewertet werden, welche die Selektionslast bis zum Entwicklungsstadium des Vermehrungsgutes beibehält (vgl. Abbildung 5-3). Der Abbau der Selektionslast in der Samenpopulation stellt damit die Referenz dar, an der das Vermehrungsgut bewertet werden kann. Die Obergrenze der Selektionslast, welche vom Vermehrungsgut nicht überschritten werden darf, wird damit durch die Selektionslast der Samen definiert.

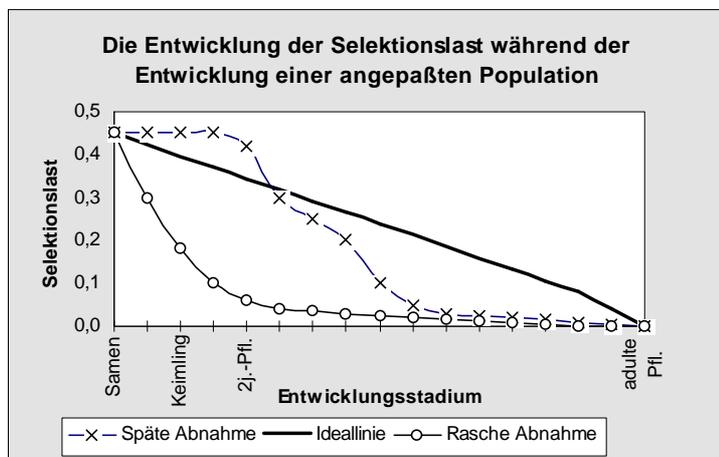


Abbildung 5-3 Die Entwicklung der Selektionslast

Das Überschreiten dieser Selektionslast kann dann mit einem Verlust genetischer Informationen assoziiert werden, der über das Ausmaß der angepaßten Population hinaus geht. In diesem Fall hätte das Vermehrungsgut einen stärkeren Verlust genetischer Informationen als die angepaßte Population erfahren, und hätte damit auch einen Teil seiner Angepaßtheit eingebüßt. Ein Unterschreiten der Selektionslast kann aufgrund der fehlenden Informationen über die Entwicklung der Selektionslast in der Population nur als erhaltene Angepaßtheit interpretiert werden.

### 5.6.3.2 Die Anpassungsfähigkeit

In einer hypothetisch vollständig invariablen Umwelt führt die Selektion zu vollständiger Anpassungen der Individuen an ihre Umweltbedingungen, zu vollständiger Angepaßtheit. Da die Umweltbedingungen nicht nur durch abiotische, sondern auch durch biotische Faktoren bestimmt werden, sind Umweltbedingungen in der Regel nicht fixiert und erfordern eine ständige Fähigkeit, sich veränderten Umweltbedingungen anpassen zu können. Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit sind unter variablen Umweltbedingungen in einem wechselseitigen Gleichgewicht für das Überleben einer Art notwendig. Angepaßtheit und Anpassungsfähigkeit sind daher essentielle Eigenschaften von Populationen.

Da die Anpassungsfähigkeit als ein Vorhalten genetischer Informationen für zukünftige Umweltbedingungen definiert ist, ist Anpassungsfähigkeit nicht ohne die Gewährleistung der aktuellen Lebensfunktionen denkbar. Anpassungsfähigkeit ist daher nicht ohne die Berücksichtigung der Angepaßtheit einer Population zu bewerten. Sollen unter diesen Bedingungen zwei Populationen hinsichtlich ihrer genetischen Informationen bewertet werden, so ergibt sich das Problem, sowohl der Angepaßtheit als auch der Anpassungsfähigkeit einen Wert beizumessen. Da in einer Population alle genetischen Informationen, welche nicht der Angepaßtheit dienen, der Anpassungsfähigkeit zugeschrieben werden, sind die Angepaßtheit und die Anpassungsfähigkeit negativ korreliert. Die Vergleichbarkeit von zwei Populationen bezüglich ihrer Anpassungsfähigkeit ist daher nur dann möglich, wenn beide Populationen die gleiche Angepaßtheit besitzen. Trägt eine dieser Populationen dann mehr genetische Informationen als die andere, so besitzt die Erstgenannte eine höhere Anpassungsfähigkeit als letztere. Die Anpassungsfähigkeit einer Population soll jedoch in dieser Arbeit nicht weiter beleuchtet werden.

### 5.6.4 Das Verfahren der Zertifizierung

Das Verfahren der Zertifizierung setzt sich nun aus den Abschnitten 5.6.2 und 5.6.3 zusammen.

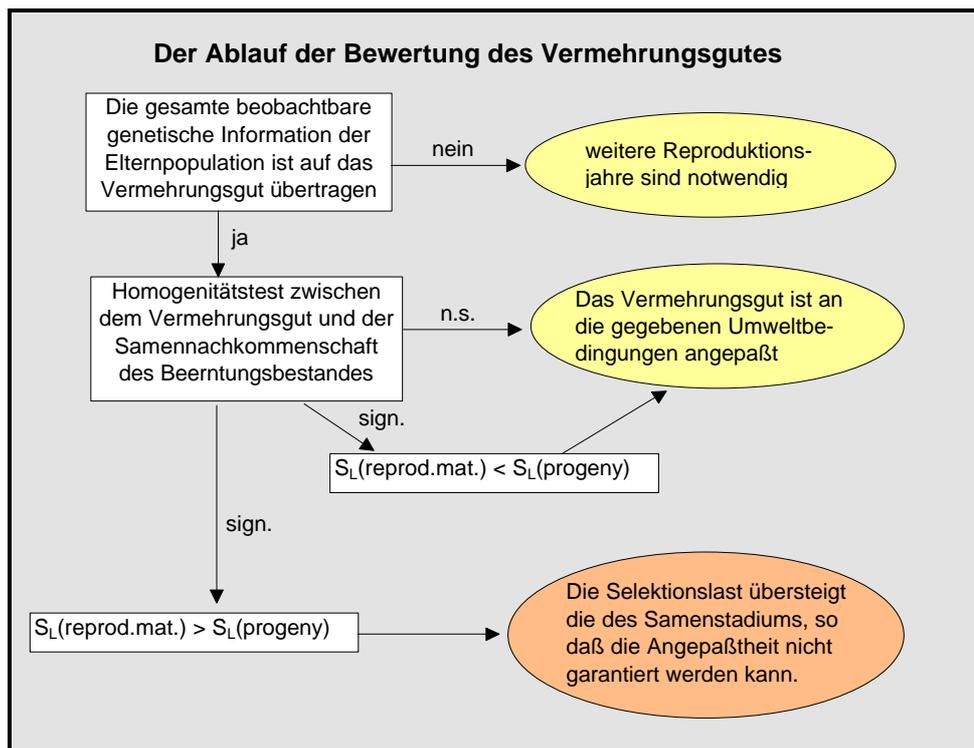


Abbildung 5-4 Der Ablauf der Bewertung des Vermehrungsgutes ( $S_L$ =Selektionslast)

men (Abbildung 5-4).

Zunächst wird anhand der allelischen Struktur der Elternpopulation und des Vermehrungsgutes geprüft, ob Allele der Elternpopulation im Vermehrungsgut fehlen. Dazu wird anhand des Verfahrens von GREGORIUS (1980) die minimale Häufigkeit eines Allels in einer Grundgesamtheit bestimmt, die mit einer Stichprobe der Größe  $N$  mit 95%iger Sicherheit entdeckt werden kann. Ist diese Wahrscheinlichkeit größer als die Häufigkeit eines Allels in der Elternpopulation, dann kann trotz des Fehlens eines Allels in der Stichprobe aus dem Vermehrungsgut keine Aussage über den Verlust eines Allels im Vermehrungsgut vorgenommen werden. Fehlt jedoch ein Allel, dessen relative Häufigkeit die Erkennbarkeitsgrenze der Stichprobe überschreitet, dann ist zur vollständigen Weitergabe der beobachtbaren genetischen Informationen ein weiterer Reproduktionsjahrgang notwendig.

In einem zweiten Schritt wird die Selektionslast des Vermehrungsgutes und die der Samen der gesamten Elternpopulation der Untersuchungsfläche bestimmt. Da jedoch beide Untersuchungsphasen durch Stichproben repräsentiert sind, ist es notwendig, zuvor beide Stichproben auf Homogenität zu testen. Fällt dieser Test nicht signifikant aus, dann sind die genetischen Strukturen des Vermehrungsgutes und der Samen der gesamten Elternpopulation der Untersuchungsfläche so ähnlich, daß sie aus einer gemeinsamen Grundgesamtheit stammen könnten. In diesem Fall können die Abweichungen zwischen den genetischen Strukturen nicht als Verlust von anpassungsrelevanter Information interpretiert werden. Das Vermehrungsgut hätte in diesem Fall keinen Verlust an Angepaßtheit an die Umweltbedingungen der Elternpopulation erfahren.

Treten jedoch signifikante Veränderungen der genetischen Strukturen zwischen dem Vermehrungsgut und den Samen der gesamten Elternpopulation auf, dann kann dies zwei Ursachen haben: Entweder die genetische Struktur des Vermehrungsgutes hat sich im Verhältnis zu den Samen noch weiter von der angestrebten genetischen Zielstruktur (= genetische Struktur der Samenen Eltern) entfernt oder sie hat sich dieser bereits deutlicher angenähert. Im ersten Fall wäre die Selektionslast weiter angestiegen und müßte als ein Verlust an Angepaßtheit interpretiert werden. Trifft der zweite Fall zu, dann hat sich bereits im Vermehrungsgut ein Teil der Selektionslast abgebaut. Ein Verlust an Angepaßtheit wäre in diesem Falle nicht zu befürchten.

#### *5.6.5 Der Aufbau des Zertifikats*

Die Rahmenbedingungen, unter denen das Zertifikat Gültigkeit besitzt, wurden bereits weiter oben beschrieben. Da die Angepaßtheit des Vermehrungsgutes nur unter den Umweltbedingungen der Elternpopulation beurteilt werden kann, ist es zunächst notwendig eine präzise Beschreibung der Elternpopulation und ihrer Umwelt vorzunehmen. Dieser Beschreibung wird die des Vermehrungsgutes gegenübergestellt.

Um neben den Umweltbedingungen auch die Qualität der Zertifizierung beurteilen zu können, wird die Untersuchungsmethode beschrieben. Dazu zählt die Methode der Stichprobenerhebung, die Stichprobengröße und die verwendeten Genmarker. Die Wahrscheinlichkeit, mit der ein Allel in der Grundgesamtheit mit der gewählten Stichprobe entdeckt werden kann, gibt Auskunft über die Präzision der Untersuchung, während über die genannten Genorte die Variationsumfang der Erbinformationen abgeschätzt werden kann. Erwähnung in dem Zertifikat. Dieser Wahrscheinlichkeit folgt die Angabe der untersuchten Genorte. Die Genorte des Ver-

mehringsgutes, welche sich in ihrer genetischen Struktur von den Samen der Elternpopulation unterscheiden, werden neben ihrer namentlichen Erwähnung mit dem p-Wert des Homogenitätstest angeführt.

Den Abschluß des Zertifikats bildet eine verbale Beschreibung des Zertifizierungsergebnisses mit allen zu berücksichtigenden Rahmenbedingungen.

## **5.7 Methoden der repräsentativen Stichprobenerhebung**

Die Weitergabe der genetischen Informationen an die Samen ist bei überwiegend genetischer Kontrolle des phänotypischen Merkmals eine Voraussetzung für die Ausprägung der gewünschten Merkmale in den Nachkommen. Um diese Weitergabe zu gewährleisten, ist es notwendig, in den verschiedenen Phasen der Vermehrungsgutproduktion Stichproben zu entnehmen. Da die Verteilung der genetischen Information weder im Bestand noch im Saatgut noch in der Baumschule bekannt ist, muß aus jedem Kollektiv eine Zufallsstichprobe gezogen werden. Da der räumliche Bezug der genetischen Information im Beerntungsbestand, im Saatgut und im Saatbeet sehr unterschiedlich sein kann, werden im folgenden die Verfahren der Stichprobengewinnung beschrieben.

### *5.7.1 Die Beprobung der Untersuchungsfläche*

Mit der Beerntung der Untersuchungsfläche wird nur eine begrenzte Anzahl von Bäumen ausgewählt. Das Erntegut muß daher nicht automatisch für die Samen der gesamten Population repräsentativ sein. Um diesen Sachverhalt beurteilen zu können, ist es notwendig, die genetische Struktur der gesamte Samenpopulation der Untersuchungsfläche zu kennen. Da die Samendichte auf der Untersuchungsfläche sehr unterschiedlich sein kann, ist die räumliche Verteilung der Bäume und ihrer Samen auf der Beerntungsfläche wichtig für die Erfassung der genetischen Informationen auf der Untersuchungsfläche. Die Beprobung der Samen der gesamten Elternpopulation wurde daher durch eine systematische Verteilung von Probekreisen auf der Untersuchungsfläche vorgenommen. Durch die Verwendung von Probekreisen, innerhalb derer alle Samen eingesammelt wurden, konnte der möglicherweise unterschiedlichen Dichte der Samen auf der Untersuchungsfläche Rechnung getragen werden. Der Abstand der Stichprobenpunkte betrug 50 m. Um gleichzeitig Rückschlüsse auf eine für die Beerntung optimale Dichte und Größe der Probekreise zu gewinnen, wurde im Wechsel von 25 m jeweils ein großer (514 cm<sup>2</sup>) und ein kleiner Probekreis (283cm<sup>2</sup>) eingesetzt. Über den Beprobungstermin im November und Dezember 1996 wurde sichergestellt, daß alle Samen aus den Samenkapseln ausgefallen waren.

### *5.7.2 Die Erfassung der genotypischen Struktur der Pflanzen im Saatbeet*

Mit der Aussaat werden die Samen in einen neuen räumlichen Bezug zueinander, in das Saatbeet, gebracht. Sie sind bis dahin im Rahmen der Reinigung, Lagerung und Vorbereitung zur Aussaat mehrfach durchmischt worden, so daß von einer zufälligen Verteilung der Genotypen in den Saatbeetreihen ausgegangen werden kann.

Zur Gewinnung zufälliger Stichproben aus dem Kollektiv der aufwachsenden Pflanzen wurden Zufallszahlen generiert, deren Obergrenze durch die Länge der Pflanzenreihen in cm festgelegt war. Die Zufallszahl repräsentierte auf diese Weise eine Position innerhalb der Pflan-

zenreihe. Die der Position am nächsten stehende Pflanze wurde in die zu erstellende Stichprobe aufgenommen.

### *5.7.3 Die Erfassung der genotypischen Struktur in der Menge der geernteten Samen*

Die Samen der beernteten Bäume wurden, dem Erntefortschritt entsprechend, in Säcken gelagert. Da sich die Samen jedes beernteten Baumes aufgrund unterschiedlicher Eizellen und Pollenbeiträge von Baum zu Baum genetisch unterscheiden, sind die genetischen Informationen der Samen inhomogen in den Erntegutsäcken verteilt. Zum Zeitpunkt der Ernte war daher eine repräsentative Beprobung der genetischen Struktur der Samenpopulation nicht möglich.

Die Durchmischung des Erntegutes der beernteten Bäume wird erst durch die Reinigung und Vorbereitung zur Lagerung vorgenommen und verbessert. Durch die Beprobung des Erntegutes lassen sich aus dem Vergleich der genetischen Strukturen aus verschiedenen, aufeinander folgenden Phasen der Saatgutbehandlung Rückschlüsse auf die Behandlung des Saatgutes ziehen.

### *5.7.4 Welche Saatgut-Stichprobe repräsentiert die genotypische Struktur des Saatgutes am besten ?*

Durch die inhomogene Verteilung der genetischen Informationen im Saatgut mußte zunächst geprüft werden, welche der drei, zu verschiedenen Zeitpunkten im Behandlungsprozeß des Saatgutes gezogenen Samenstichproben die genotypische Struktur des Saatgutes am besten repräsentiert. Die Phase der Saatgutbehandlung, aus der die drei Stichproben aus der Saatgutpopulation gezogen wurden, und der Ablauf der Saatgutbehandlung sind in der Abbildung 5-5 dargestellt.

Durch den paarweisen Vergleich der genetischen Strukturen in den drei aufeinander folgenden Saatgutstichproben läßt sich abschätzen, welche der drei Stichproben die genotypische Struktur des Saatgutes am besten repräsentiert. Zu diesem Zweck werden zunächst die Saatgutstichproben beschrieben.

#### *Die Phase der Beerntung*

→ Diese Stichprobe zur Schätzung der genotypischen Struktur des Erntegutes wird aus den für jeden beernteten Baum getrennt gelagerten Samen rekonstruiert und mit (EG-EB) bezeichnet. Zum Zeitpunkt der Ernte wurden von jedem Baum 300 Samen separat auf den Folien eingesammelt (s. o.). Um aus den getrennt gelagerten Samen jedes beernteten Baumes eine Stichprobe zur genotypischen Struktur im Erntegut zu erstellen, müssen die Beiträge jedes einzelnen Baumes zur gesamten Erntegutmenge berücksichtigt werden. Während der Ernte wurde für die Randbäume und die im Inneren des Bestandes stehenden Bäume die durchschnittliche Erntemenge ermittelt (vgl. Bestandesbeschreibung). Da die Randbäume einen größeren Beitrag zur gesamten Erntegutmenge geleistet haben, wurden für die Untersuchungsfläche Hofgeismar von jedem Randbaum 2 und von den im Bestandesinneren beernteten Bäumen 1 Samen von jedem Baum zufällig ausgewählt, zu einer Stichprobe zusammengefaßt und analysiert. Auf der Untersuchungsfläche Horn waren die Erträge der Bäume am Bestandesrand kaum unterschiedlich zu denen im Bestandesinneren, so daß hier für jeden Baum zufällig zwei ausgewählte Samen als Teil der Erntegutstichprobe

be zusammengefaßt wurden. Von diesen Samen wurden 150 Samen auf ihren Genotyp hin analysiert. Für diese Stichprobe zur Schätzung der genetischen Struktur im Ernte wurde die Bezeichnung „Erntegut aus den für jeden einzelnen Baum getrennt gehaltenen Samen“ („EG-EB“) gewählt.

Obwohl mit dieser Methode seltene Genotypen in der Repräsentanz im gesamten Erntegutpool diskriminiert werden, wurde die Auswahl einzelner Samen von jedem einzelnen Baum (EG-EB1, ...EG-EBn) der Vermischung aller 300 gesammelten Samen je beerntetem Baum in einem gemeinsamen Erntegutpool vorgezogen. Dies ist insbesondere darin begründet, daß die von jedem beernteten Baum gesammelten Samen nicht entsprechend seines Ertrags an der gesamten Erntegutmenge erfaßt werden konnten. Die Bäume im Bestandesinneren würden so überrepräsentiert. Auf die zuvor genannte Weise kann jedoch der Beitrag der Randbäume zur gesamten Erntegutmenge Berücksichtigung finden und die Samen jedes beernteten Baumes stehen für weitere Untersuchungen zur Verfügung.

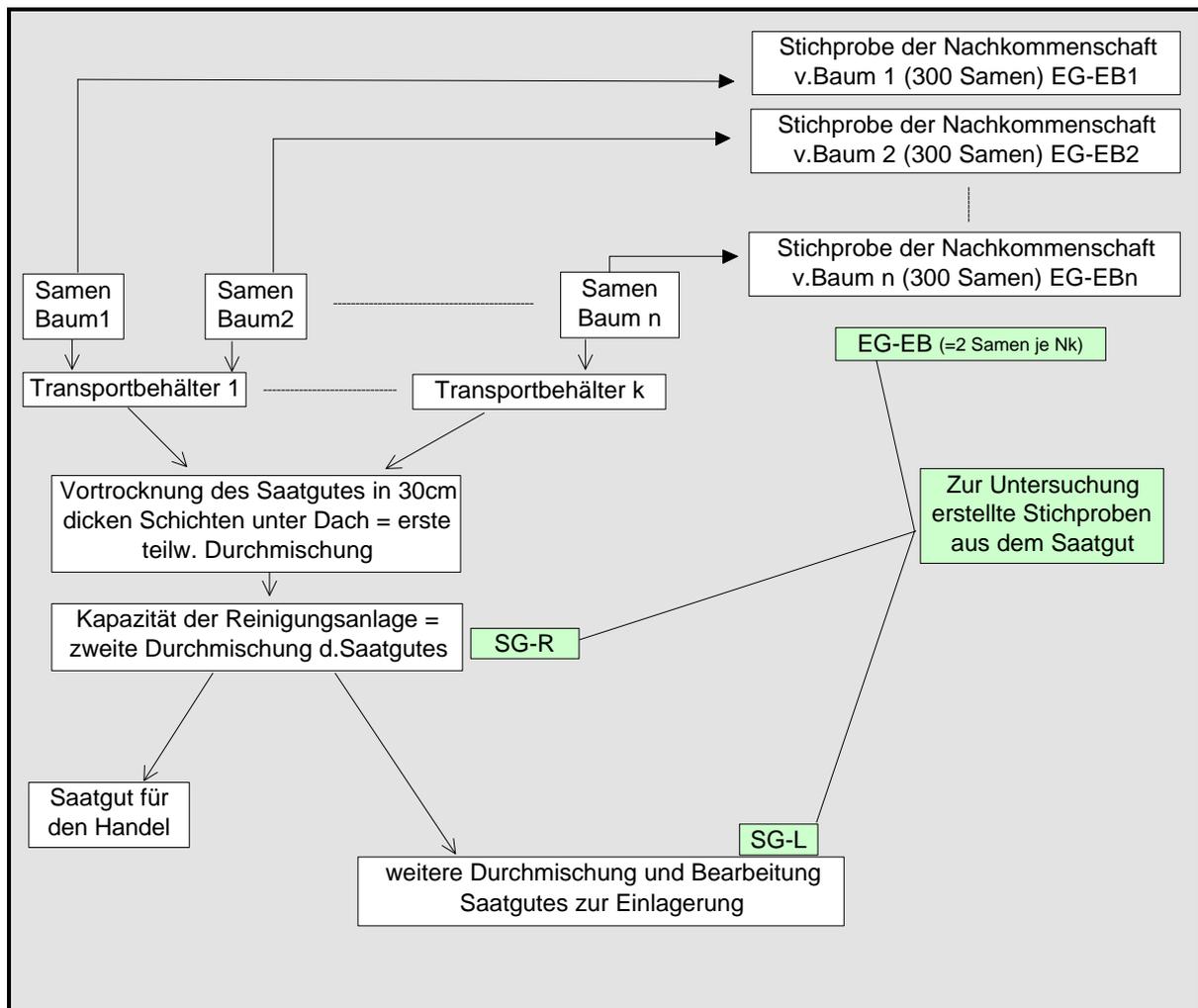
#### *Die Phase der Reinigung*

Im Saatgutbetrieb wurde das Erntegut aus den Transportbehältern entnommen, vorgetrocknet und gereinigt. Es wird nun nach der ersten Behandlung als Saatgut bezeichnet und daher im folgenden als „SG“ abgekürzt. In Abhängigkeit vom Grad der inhomogenen Verteilung der genetischen Informationen kann auch nach der Reinigung das Saatgut noch nicht ausreichend durchmischt sein.

→ Die zweite Stichprobe zur genotypischen Struktur des Erntegutes wurde daher nach der Reinigung des Saatgutes von dem Saatgutbetrieb hergestellt. In dieser Phase existiert nur eine Stichprobe aus dem Saatgut der Untersuchungsfläche Horn. In dieser Stichprobe lassen sich die Effekte einer mangelnden Durchmischung der Samen nicht von einer durch die Reinigung verursachten Entnahme (evtl. leichter Samen mit einem bestimmten Genotyp = Assoziation Genotyp - Samengröße) trennen. Diese Stichprobe wird als „Saatgut - nach Reinigung“ (SG-R) bezeichnet.

#### *Die Phase der Vorbereitung zur Lagerung*

→ Da die maximale Durchmischung der geernteten Samen erst im Laufe der Bearbeitungsschritte zur Einlagerung der Samen erfolgt, wurde eine weitere Stichprobe aus den zur Einlagerung vorbereiteten Samen hinzugezogen. In diesen Prozeß der Saatgutvorbereitung fällt bei der Untersuchungsfläche Hofgeismar die Stratifizierung des Saatgutes. Das Saatgut der Untersuchungsfläche Horn wurde erst nach der Stichprobenentnahme stratifiziert. Diese Stichprobe, welche die genotypische Struktur des Saatgutes nach der Vorbereitung zur Einlagerung beschreibt, wird als „Saatgut zur Lagerung“ (SG-L) bezeichnet.



**Abbildung 5-5** Ablaufschema der Saatguternte und -behandlung, sowie der Entstehung der Erntegutstichproben (EG-EB = Erntegut aus den für jeden Baum getrennt gelagerten Samen, SG-R = Saatgut nach Reinigung, SG-L = Saatgut nach Vorbereitung zur Einlagerung)

Aus dem paarweisen Vergleich der Stichproben zur genetischen Struktur des Erntegutes (genotypische Struktur des Erntegutes, die aus den für jeden Baum getrennt gelagerten Samen rekonstruiert wurde (EG-EB), genotypische Struktur des Saatgutes nach der Reinigung (SG-R) und genotypische Struktur des Saatgutes nach der Vorbereitung zur Einlagerung (SG-L)) sind in begrenztem Umfang Schlüsse auf die bis dahin aufgetretenen Einflüsse auf das Erntegut möglich.

**Fall 1 [EG-EB ≠ SG-R, SG-R ≠ SG-L, aber EG-EB = SG-L]**

Entspricht die genotypische Struktur des Erntegutes (EG-EB = für jeden Baum getrennt gelagerten Samen) z. B. nicht der des Saatgutes (SG-R = unmittelbar nach der Reinigung), so ist dann auf eine mangelnde Durchmischung des Saatgutes bei der Reinigung zu schließen, wenn die genotypische Struktur des Saatgutes (SG-L = nach der Vorbereitung zur Einlagerung) wieder dem (EG-EB) entspricht [Formal : EG-EB ≠ SG-R, SG-R ≠ SG-L, aber EG-EB = EG - L]. Da das Saatgut bis zur Einlagerung die weitest gehende Durchmischung der Samen erfahren hat, wird die genotypische Struktur des Erntegutes dann durch diese Stichprobe (SG-L) am besten beschrieben.

**Fall 2 [EG-EB = SG-R, SG-R ≠ SG-L, aber EG-EB ≠ SG-L]**

Entspricht die genotypische Struktur des Erntegutes (EG-EB = aus den für jeden Baum getrennt gelagerten Samen) der des Saatgutes (SG-R = unmittelbar nach der Reinigung), dann kann bei repräsentativer Beprobung des Saatgutes zu diesem Zeitpunkt von einer ausreichenden Durchmischung des Saatgutes ausgegangen werden. Wenn dann zwischen der genotypischen Struktur des Erntegutes (EG-EB) und (SG-L) sowie zwischen dem Saatgut (SG-R) und dem zur Einlagerung vorbereiteten Saatgut (SG-L) Unterschiede in der genotypischen Struktur auftreten, dann kann diese Veränderung nur durch die Zugabe fremden Saatgutes entstanden sein. Zwingende Voraussetzung ist allerdings, daß es keinerlei Hinweise auf eine mangelnde Durchmischung der Samen gibt und die Stichprobe (SG-R) die genotypische Struktur des Saatgutes repräsentativ erfaßt hat. In diesem Fall sind die Stichproben (EG-EB) oder (SG-R) zur Beschreibung der genotypischen Struktur des Erntegutes geeignet.

**Fall 3 [EG-EB ≠ SG-R, SG-R = SG-L, aber EG-EB ≠ SG-L]**

In einem dritten Fall ist keine eindeutige Aussage möglich. Wenn die genotypische Struktur des Erntegutes (EG-EB = aus den für jeden Baum getrennt gelagerten Samen) nicht der des Saatgutes (SG-R = unmittelbar nach der Reinigung) und auch nicht der des Saatgutes (SG-L = nach der Vorbereitung zur Lagerung) entspricht und dann zusätzlich keine Unterschiede zwischen dem Saatgut (SG-R) und (SG-L) gefunden werden können, dann kommen zwei Ursachen für diese Abweichungen in Frage.

1. Die genetische Struktur des Erntegutes (EG-EB = aus den für jeden Baum getrennt gelagerten Samen) entspricht nicht dem Saatgut, das in dem Samenbetrieb behandelt worden ist. Die Ursache dafür kann in den unterschiedlichen Beiträgen der einzelnen Bäume zur gesamten Erntegutmenge liegen, die durch die wenigen in der Stichprobe (EG-EB) verwendeten Samen nicht repräsentiert wurden.
2. Eine zweite Erklärung ist durch die Entnahme von Erntegut vor dem Reinigungsprozeß möglich, bevor eine ausreichende Durchmischung der Samen eingetreten war. In gleicher Weise würde auch eine Zugabe von fremdem Erntegut vor der Reinigung erkennbar werden.

Lassen sich Zweifel an der Herstellung der Stichprobe (EG-EB) nicht ausschließen, dann wird die genotypische Struktur des Erntegutes am besten durch die Stichprobe (SG-L) beschrieben. Lassen sich umgekehrt alle Zweifel ausschließen, dann wäre die Zugabe fremden Erntegutes wahrscheinlicher, so daß die Stichprobe (EG-EB) die beste Beschreibung der genotypischen Struktur des Erntegutes darstellen würde.

**Fall 4 [z. B. EG-EB = SG-R, SG-R = SG-L, aber EG-EB ≠ SG-L]**

Tritt unter den drei zu betrachtenden Paaren des Vergleichs der genotypischen Strukturen im Saatgut nur einmal eine Ungleichheit auf, dann entsteht ein logischer Widerspruch in der Aussage. Die Ursachen dafür müssen dann in der Schärfe der Untersuchungsmethode und in der Herstellung der Stichproben gesucht werden. In diesen Fällen ist die zweifelsfreie Beschreibung der genotypischen Struktur des Erntegutes nicht möglich. Eine Annäherung kann die Berücksichtigung aller Stichproben als Referenz erreichen.

**Fall 5 [EG-EB  $\neq$  SG-R, SG-R  $\neq$  SG-L, aber EG-EB  $\neq$  SG-L]**

Sind bei dem Vergleich alle genotypischen Strukturen signifikant verschieden, so kann aufgrund verschiedener Ursachen die Beschreibung der genotypischen Struktur des Erntegutes nicht vorgenommen werden. Mögliche Einflüsse wären die bereits erwähnte Methode bei der Herstellung der Stichproben (EG-EB = aus den für jeden Baum getrennt gelagerten Samen), die Entnahme oder Hinzufügung von Erntegut, als auch Effekte der Durchmischung des Saatgutes.

**Fall 6 [EG-EB = SG-R, SG-R = SG-L, aber EG-EB  $\neq$  SG-L]**

Sind alle Stichprobenvergleiche nicht signifikant verschieden, so kann jede der vorhandenen Stichproben als Referenz zur Beurteilung der genotypischen Struktur des Erntegutes herangezogen werden. Zu empfehlen ist in dieser Situation die Stichprobe (SG-L = nach der Vorbereitung zur Lagerung), da diese den stärksten Grad der Durchmischung der Samen erfahren haben sollte.

*5.7.5 Die Referenz zur Beurteilung der genetischen Information im Erntegut*

Nachdem im vorausgegangenen Abschnitt die genotypische Struktur des Erntegutes abgesichert worden ist, bleibt die Frage zu beantworten, welcher Anteil der genetischen Information aus den Samen der gesamten Elternpopulation der Untersuchungsfläche im Erntegut erfaßt worden ist.

Um diesen Prozeß der Weitergabe genetischer Informationen an die Folgegeneration zu erfassen und zu bewerten, ist eine Referenz notwendig, welche die maximal verfügbare genetische Information definiert. Diese Referenz ist der Bestand der Altbäume auf der Untersuchungsfläche. Sie definiert, sofern man vom Genfluß absieht, die maximal verfügbare genetische Information der Untersuchungsfläche.

Durch Unterschiede in der Blühintensität, durch unterschiedliche Paarungserfolge und verschiedene postzygotale Selektionsbedingungen bis zur Ernte sind jedoch nicht alle Teile der potentiellen Elternpopulation in gleichem Ausmaß an der Produktion der Samen eines Jahres beteiligt (reproduktionseffektive Population). Um die gesamte genetische Information eines Baumbestandes in die nächste Generation zu überführen, sind daher in der Regel mehrere Jahre der Reproduktion notwendig.

Für die Beurteilung einer Beerntung hinsichtlich der repräsentativen Erfassung der verfügbaren genetischen Informationen in einer Population kann daher nur die im Erntejahr produzierte Samenpopulation des gesamten Beerntungsbestandes herangezogen werden. Sie stellt die während eines Erntejahres maximal zu beerntende genotypische Struktur des gesamten Beerntungsbestandes der Untersuchungsfläche dar.

An dieser Referenz wird gemessen, in welchem Umfang die genetische Information der Samen der gesamten Elternpopulation der Untersuchungsfläche im Erntegut enthalten ist oder wie sie in den Produktionsschritten zur Anzucht von Vermehrungsgut verändert wird. Das Ausmaß der Übereinstimmung der genetischen Informationen zwischen der Referenz und dem untersuchten Produktionsschritt wird durch die Repräsentativität beschrieben.

## 5.8 Die Methode der Darstellung der genotypischen Variationsmaße der untersuchten Populationen

Zur Beschreibung der genetischen Informationen der untersuchten Populationen wird Tabelle 5-6 mit Maßen zur genetischen Variation verwendet, die im folgenden kurz beschrieben werden soll.

Tabelle 5-6 Die Darstellung der Variationsmaße

Die genetischen Variation in der Samen der gesamten Elternpopulation und die Differenz zu den 2+0jährigen Pflanzen , Hofg 1995.																							
Forstamt	Hofg						Population						NK des ges. Bestandes (2+0j.Pflanzen)										
	IDHA	Diff.	MDHB*	Diff.	MDHC	Diff.	6PA	Diff.	PGMA	Diff.	MNRA	Diff.	GOTB	Diff.	LAPA*	Diff.	PGIB	Diff.					
N	230	-81	230	-81	220	-71	229	-80	193	-44	230	-81			140	-31	230	-81					
allelische Vielfalt	2	1	2	0	2	0	2	0	2	0	3	-1			3	0	2	0					
genotyp. Vielfalt	3	1	3	-1	3	0	3	-1	3	0	4	-2			6	0	2	0					
genotyp. Diversität	2,30	-0,11	1,43	-0,11	2,32	-0,06	1,54	-0,17	2,99	-0,82	1,26	-0,08			5,38	-0,10	1,06	-0,05					
Heterozygotenanteil	0,42	-0,07	0,16	-0,02	0,39	0,05	0,19	-0,03	0,32	0,02	0,11	-0,03			0,61	-0,11	0,03	-0,02					
Eveness d. Genotypen	0,92	-0,08	0,82	0,04	0,89	0,05	0,78	0,06	0,97	-0,14	0,89	0,03			0,86	-0,02	0,97	0,02					
relative Trennung	0,53	-0,43	0,67	0,06	0,33	0,29	0,57	0,11	0,96	-0,92	0,82	0,04			0,60	-0,33	0,95	0,04					
latentes Potential	0,30	1,10	0,79	0,06	0,31	-0,00	0,73	0,10	0,00	0,40	1,88	-0,96			0,11	0,10	0,97	0,02					
$V_{gam}$		252		7		genische Diversität						1,612		-0,07		Heterozygotiegrad				0,312		-0,01	

Die beiden oberen weißen Felder geben die Herkunft des Untersuchungsmaterials und die Populationen an, welche verglichen werden. Diese Populationen repräsentieren i. d. R. unterschiedliche Phasen der Behandlung des Vermehrungsgutes. In der Tabelle wird zunächst die Population genannt, welche mit den Ursprungsdaten angegeben ist. In der Spalte daneben findet sich die Differenz zu der in Klammern angegebenen Population. Die Bezeichnung der Populationen orientiert sich an der Beschreibung der gewonnenen Stichproben.

N verweist auf den jeweils zugrunde liegenden Stichprobenumfang, während die allelische und die genotypische Vielfalt die Anzahl unterschiedlicher Allele und Genotypen zählt. Darunter werden die Werte der genotypischen Diversität, der Heterozygotenanteile, der Eveness, der relativen Trennung und das latente Potential angegeben. An der Basis der Tabelle finden sich die Werte der hypothetisch gametischen Multilocus-Diversität, der genischen Diversität und des Heterozygotiegrades.

Um den Vergleich von Populationsparametern zu vereinfachen sind in der Spalte neben jedem Genort die Differenzen zur im Tabellenkopf bezeichneten Population dargestellt.

## 6 Ergebnisse

Die zentrale Bedeutung dieser Arbeit liegt in der Entwicklung und Anwendung der Bewertung genetischer Eigenschaften forstlichen Vermehrungsgutes. Die Methodik dazu wurde bereits in Kapitel 5.6 dargestellt.

Die Anwendung dieser Methodik greift nun auf die Datenbestände des Projektes zu, welche die Veränderung der genetischen Strukturen im Vermehrungsgut während des Produktionsprozesses repräsentieren. Um die Einordnung der Untersuchung in bereits vorliegende Daten der Buche zu erleichtern, soll zunächst eine Charakterisierung der Ausgangssituation vorgenommen werden.

So beginnt dieses Kapitel mit der genetischen Charakterisierung der untersuchten Baumpopulationen, bevor die Veränderung der genetischen Struktur des Vermehrungsgutes in der Baumschule dargestellt wird. In diesen Abschnitt wird als elementare Grundlage der Verwendung von Isoenzymen als Genmarker die Vererbungsanalyse eingebaut. Anhand von Samen bekannter Sameneltern der Untersuchungsfläche Hofgeismar wird am Beispiel des Genortes LAP-A\* die Spaltung der genetischen Merkmale in den Samen geprüft.

Der Charakterisierung der Elternpopulationen folgt die Charakterisierung ihrer Samennachkommenschaften und ein Vergleich der genetischen Struktur der Eltern- mit ihrer Samenpopulation. Da insbesondere auch bei der Buche die Frage der Selbstbefruchtung intensiv diskutiert wird, schließt eine Schätzung der Selbststungsrate die Charakterisierung der Samenpopulationen in den Untersuchungsbeständen ab.

Die Beschreibung der genetischen Strukturen bei der Produktion von Vermehrungsgut erfolgt in drei wesentlichen, durch organisatorische Abläufe unterteilte Phasen. Der Phase der Beernung folgt die der Behandlung des Erntegutes im Saatgutbetrieb, bevor abschließend die Effekte der Baumschule dargestellt werden.

Den Abschluß dieses Kapitels bildet die Anwendung des Bewertungsverfahrens für die genetischen Eigenschaften des in der Baumschule produzierten Vermehrungsgutes am Beispiel der Untersuchungsfläche Horn.

### ***6.1 Genetische Charakterisierung der Untersuchungsbestände***

Die genetische Charakterisierung der Untersuchungsbestände baut auf der Verwendung von Isoenzymen als Genmarker auf. Um die Verwendbarkeit der Isoenzyme als Genmarker zu begründen, wird im folgenden Abschnitt die Vererbungsanalyse anhand von Samen eines bekannten Samenelterns aus freier Abblüte am Genort LAP-A\* exemplarisch dargestellt. Alle weiteren Daten zur Vererbungsanalyse sind im Anhang aufgelistet.

#### *6.1.1 Die Vererbungsanalyse anhand der Samen aus freier Abblüte von bekannten Sameneltern der Untersuchungsfläche Hofgeismar.*

Die Vererbungsanalyse der verwendeten Genorte ist bereits von MÜLLER-STARCK (1993) vorgenommen worden. Dennoch sollen an dieser Stelle die Daten aus den untersuchten Samen aus freier Abblüte dargestellt werden, um auch am Beispiel der Vererbungsanalyse die Vorgehensweise zu beschreiben.

Von den neun untersuchten Genorten konnte an acht Genorten (mit Ausnahme von PGI-B) eine Spaltungsanalyse der Samen von heterozygoten Sameneltern vorgenommen werden. Von jedem der acht dargestellten Sameneltern wurden zwanzig Samen genetisch analysiert. Als Beispiel wird der Baum Nr. 57 herausgegriffen.

Das Elektropherogramm zeigt für den Genort LAP-A einzelne bzw. doppelte Bänder in einer Zone an fünf verschiedenen Positionen für die untersuchten Proben. Daraus kann die **Hypothese** abgeleitet werden, daß es sich hier um einen Genort eines monomeren Enzyms mit fünf Allelen handelt. Grundlage dieser Vererbungsanalyse bildet die Genotypverteilung am Genort LAP-A, wobei jedoch von den 5 auftretenden Allelen, die Allele 1 und 2 sowie die Allele 4 und 5 zusammengefaßt worden sind. Der Grund dafür lag einerseits in der geringen Häufigkeit, mit der das Allel 1 in den Nachkommen auftritt (Ausschluß für die Anwendung des Testverfahrens) und andererseits in der durch die geringe Trennung der Allele 4 und 5 bestehenden Gefahr der Fehlinterpretation (vgl. Kapitel 5.1).

Die Vererbungsanalyse baut auf dem von GILLET (1997) entwickelten Modell der Schätzung der Pollenbeiträge mittels der Maximum-Likelihood-Methode auf. Darin sind die Annahmen eingeschlossen, daß es sich bei den untersuchten Samen um eine Zufallsstichprobe aus den Samen des Samenelterns Nr. 57 mit dem Genotyp 23 handelt (vgl. Anhang), die Segregation der Eizellen regulär war, die Fusion der Gameten zufallsmäßig verlief und die Selektion der Samen bis zum Untersuchungszeitpunkt ausgeschlossen werden kann. Das Modell, dessen Kalibrierung und die getroffenen Annahmen bilden die Hypothese über die Vererbung der untersuchten Merkmale.

**Tabelle 6-1 Die Vererbungsanalyse anhand von Nachkommen aus freier Abblüte**

Die Spaltung der Nachkommenschaft aus freier Abblüte am Genort LAP-A*													
Hofgeismar, 1995													
Anzahl - LAP-A*								gesamt	ii,jj:ij		ir:jr		
BaumNr	22	23	33	24	34	44	Sum	Chi²	Chi²	G-Test	Chi²	G-Test	
12 [23]	0	8	5	0	7	0	20	0,381	0,405	0,403	0,414	0,410	
14 [34]	0	0	3	5	4	8	20	0,217	0,071	0,065	0,637	0,637	
24 [23]	10	2	2	1	5	0	20	0,044	0,008	0,005	0,102	0,088	
39 [23]	4	4	0	11	1	0	20	0,080	1,000	1,000	0,013	0,009	
57 [23]	3	4	1	10	2	0	20	0,235	1,000	1,000	0,021	0,016	
60 [23]	5	5	6	3	1	0	20	0,517	0,134	0,129	0,317	0,306	
67 [23]	4	4	5	6	1	0	20	0,240	0,166	0,160	0,059	0,047	
84 [33]	0	3	6	0	11	0	20						
	26	30	28	36	32	8	160						

Mittels eines Anpassungstests werden die Beobachtungen auf ihre Anpassung an die Erwartung getestet ( $X^2$  und G-Test). Auf diese Weise wird geprüft, ob das verwendete Modell (1 Genort fünf Allele, Zufallsstichprobe aus der Nachkommenschaft, reguläre Segregation, Zufallspaarung, Selektionsfreiheit) zur Erklärung der Häufigkeitsverteilung in der Beobachtung verwendet werden kann. Dem gemeinsamen Test der Samengenotypen (gesamt) ist zusätzlich das für Eigentyp- (ii+jj: ij) und Fremdtypallele (ir:jr) getrennt berechnete Testergebnis hinzugefügt. Im Falle signifikanter Abweichungen für die gesamte Schätzung lassen sich so Hinweise auf die zugrunde liegenden Ursachen ableiten. Die Tabelle 6-1 zeigt die Testergebnisse für die Nachkommen des Baumes Nr. 57.

Die Samen des Baumes 57 weisen bei der gemeinsamen Schätzung der Eigentyp- und Fremdtypallele keine signifikanten Abweichungen von der Hypothese aus. Die getrennte Schätzung

jedoch zeigt eine signifikante Abweichung der Eizellenbeiträge zu den Fremdtypallelen (ir:jr) an.

Es läßt sich zeigen, daß der Beitrag des Fremdpollens mit dem Allel 4 in den Samen deutlich häufiger mit dem Allel 2 des Samenelterns auftritt, als dies mit dem Allel 3 der Fall ist. Die Ursache dafür ist im nachhinein schwer zu ermitteln. Zwar erlaubt die reguläre Segregation unter den Eigentypallelen (ii,ij,jj) noch keinen endgültigen Ausschluß der irregulären Segregation unter den weiblichen Gameten (ii,ij,jj,ir,jr), es ist aber zu vermuten, daß die Ursache für die Bevorzugung des Allels 2 nicht in der Segregation der weiblichen Gameten zu suchen ist.

Eine Ursache für diese Ungleichverteilung der Samenelternallele unter den Samen mit Fremdtypallelen kann auch auf eine selektive Befruchtung oder auf eine Selektion der Genotypen LAP-A3A4 unter den Samen zurückgeführt werden. Daß diese Verteilung der Genotypen nicht einmalig ist, zeigen auch der Baum 39 und 67.

Die getrennte Schätzung der homozygoten und heterozygoten Samen mit Eigentypallelen und die Schätzung der Samen mit Fremdtypallelen beinhaltet jedoch das Problem, daß aus einer zufällig gezogenen Samenstichprobe die Samen mit Eigentypallelen herausgegriffen und statistisch untersucht werden. Die Gruppe der Samen mit Eigentypallelen stellt daher keine Zufallsstichprobe mehr dar, so daß die Interpretation der Spaltungsergebnisse unter Vorbehalt erfolgen muß. Sie sollte daher nur dann eingesetzt werden, wenn die gemeinsame Schätzung der Eigen- und Fremdtypallele eine signifikante Abweichung aufweist und wenn durch die getrennte Schätzung detailliertere Informationen zu gewinnen sind. Zusätzlich muß bei der Bewertung dieses Verfahrens angemerkt werden, daß der Umfang der untersuchten Stichprobe relativ gering und dadurch die Interpretation der Testergebnisse begrenzt ist (Approximation an die  $\chi^2$ -Verteilung).

Weitere Ergebnisse sollen hier nur kurz dargestellt werden und finden sich tabellarisch im Anhang. Die Vererbungsanalyse der Genorte IDH-A, MDH-C, 6PGDH-A und PGM-A zeigt an den untersuchten heterozygoten Individuen keine signifikanten Abweichungen von der Hypothese der Kontrolle des Enzymsystems durch einen Genort mit zwei kodominanten Allelen unter den genannten Modellannahmen. Am Genort MNR-A waren nur zwei Sameneltern heterozygot. Die Samen des Baumes Nummer 24 weisen ähnlich wie am Genort LAP-A\* eine signifikante Abweichung von den oben formulierten Annahmen des Modells auf und verweisen auf einen deutlichen Überschuß an heterozygoten Nachkommen. In ähnlicher Weise findet sich in den Samen des Baumes 12 am Genort GOT-B ein Heterozygotenüberschuß. Am Genort MDH-B\* trägt der Baum 84 einen deutlichen Überschuß homozygoter Samen des Typs B3B3.

Grundlage der Schätzung der Pollenbeiträge ist das o. g. von GILLET (1997) entwickelte Modell mit den dazugehörigen Annahmen. Eine signifikante Abweichungen von der Modellerwartung bedeutet, daß zumindest eine kausale Beziehung im Modell oder eine der Annahmen falsifiziert sind. Da an keinem Genort alle Individuen signifikante Abweichungen der genetischen Struktur der Samen von den Modellerwartungen zeigen, und die untersuchten Stichproben relativ klein sind, wird zunächst keine über alle untersuchten Bäume konsistente Verletzung der Hypothese festgestellt. Die vorliegende Hypothese über die Vererbung am Genort LAP-A wird damit als Arbeitshypothese beibehalten. Eine verbesserte Absicherung dieser Arbeitshypothese wird durch die Erweiterung des Stichprobenumfangs erwartet.

## Schlußfolgerungen

- Am Genort LAP-A konnten keine konsistenten Abweichungen von der regulären Segregation gefunden werden. Die gemeinsame Schätzung der Pollenbeiträge zu den Samen wird hier der getrennten Schätzung für Eigen- und Fremdpallele vorgezogen.
- Die Genorte IDH-A, MDH-C, 6PGDH-A und PGM-A zeigen für die untersuchten Samen keine signifikanten Abweichungen von der Hypothese der Kontrolle des Enzymsystems durch einen Genort mit zwei kodominanten Allelen.
- Der Baum Nr. 84 ist durch eine starke Bevorzugung des Genotyps MDH-B3B3 gekennzeichnet.

### 6.1.2 Die Bezeichnung der verwendeten Stichproben

Für den Vergleich der folgenden Populationen und Teilpopulationen sind Populationsbezeichnungen verwendet worden, die zunächst zum leichteren Verständnis erklärt werden sollen.

Unter der genetischen Struktur der Elternpopulation wird hier die Menge aller Genotypen der potentiellen Elternbäume im Beerntungsbestand verstanden. Die genetische Struktur der Samen der gesamten Elternpopulation hingegen bezieht sich auf alle Samen, die auf der Untersuchungsfläche 1995 von der reproduktionseffektiven Population des Beerntungsbestandes produziert wurden. Die beernteten Bäume hingegen bilden eine Teilmenge der Elternpopulation aus dem Beerntungsbestand. Die von den beernteten Bäumen geernteten Samen werden als Erntegut bezeichnet, um eine sprachliche Trennung von den Samen der gesamten Elternpopulation der Untersuchungsfläche zu erreichen.

### 6.1.3 Die Einordnung der Altbestände in die großräumige Verteilung genetischer Informationen bei der Buche

Die Beschreibung des Untersuchungsbestandes anhand der Forsteinrichtungsdaten und die Zuordnung des Untersuchungsbestandes zum Wuchsgebiet wurde bereits im Kapitel 4 vorgenommen. An dieser Stelle sollen nun die Untersuchungsbestände genetisch charakterisiert werden, um zu zeigen, wo die beernteten Populationen im großräumigen Vergleich genetisch einzuordnen sind. Dazu werden sie zunächst mit der genetischen Information aus anderen Herkunftsgebieten verglichen, bevor die genetische Information der einzelnen Bestände dargestellt wird.

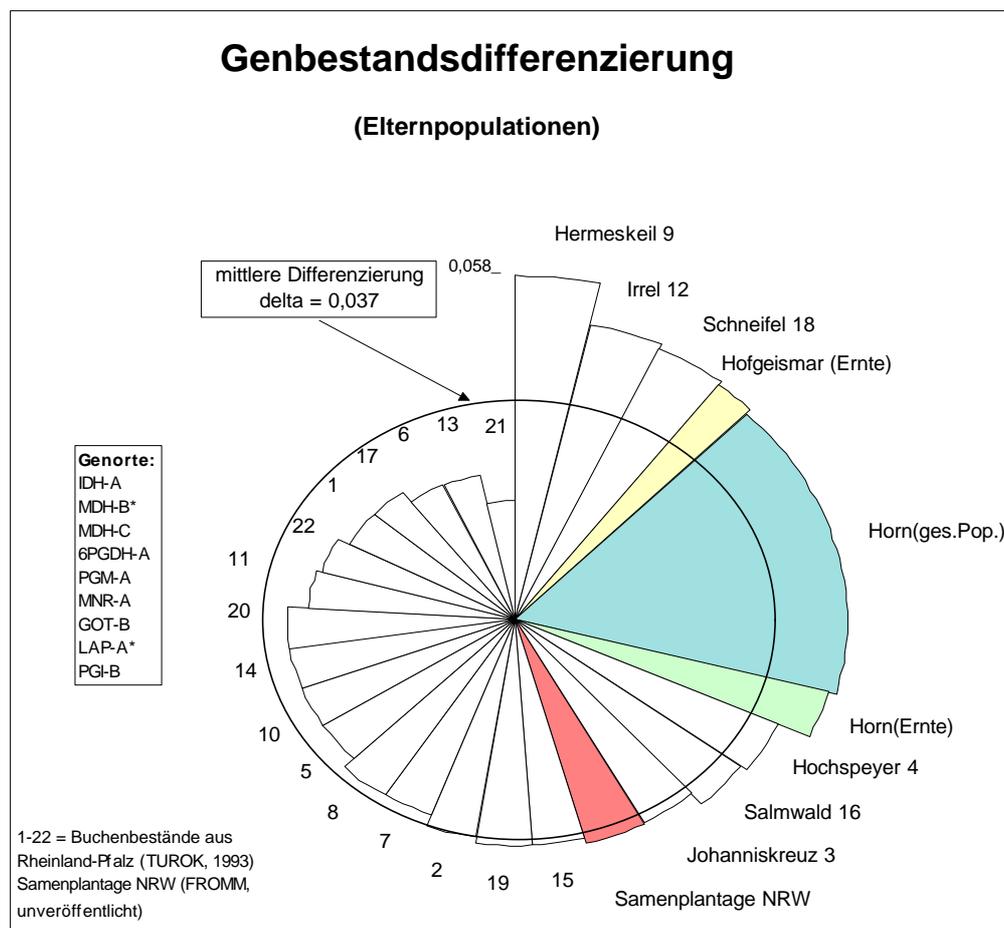
Da bei einer Beerntung die genetische Struktur der gesamten Population nicht aufgenommen wird, sollen hier zunächst die beernteten Bäume stellvertretend für den Beerntungsbestand betrachtet werden. Bei der Interpretation der genetischen Strukturen ist jedoch zu bedenken, daß die beernteten Bäume keine repräsentative Stichprobe aus der gesamten Elternpopulation der Untersuchungsfläche darstellen.

Der Vergleich der Untersuchungsbestände wird mit Daten aus rheinland-pfälzischen Buchenbeständen vorgenommen. In diesen Vergleich gehen für den Beerntungsbestand in Hofgeismar die genetischen Strukturen der ausgewählten und beernteten Bäume ein.

Im Forstamt Horn wurden von ca. 1420 potentiellen Polleneltern des gesamten Beerntungsbestandes 1128 Bäume genetisch untersucht. Im Vergleich dazu werden auch die 127 beernteten Bäume der Untersuchungsfläche Horn als eigene Teilpopulation in diesen Vergleich mit einbezogen.

Zum Vergleich der genetischen Strukturen aus verschiedenen Herkünften wird das von GREGORIUS (1985) entwickelte Differenzierungsmaß verwendet, welches auf der von GREGORIUS (1974, 1984) entwickelten Metrik des genetischen Abstandes  $d_0$  aufbaut.

Abbildung 6-1 Die Genbestandsdifferenzierung der Elternpopulationen



Als Referenz der bestandsspezifischen Differenzierungen  $D_j$  findet die mittlere Differenzierung  $\delta$  Anwendung. Da im großräumigen Vergleich eher die Ausstattung einer Population mit verschiedenen genetischen Informationen von Bedeutung für deren Anpassungsfähigkeit ist, werden für diesen Vergleich die Abstände des Genbestands an den Genorten IDH-A, MDH-B\*, MDH-C, 6PGDH-A, PGM-A, MNR-A, GOT-B, LAP-A\* und PGI-B verwendet. Am Genort MDH-B\* sind die Allele 3 und 4 und am Genort LAP-A\* die Allele 1 und 2 sowie 4 und 5 zusammengefaßt worden.

Die Abbildung 6-1 zeigt die Differenzierung der Untersuchungsbestände im Verhältnis zu den in Rheinland-Pfalz von TUROK (1993) genetisch untersuchten Buchenaltsbeständen. Die Untersuchungsbestände aus Hofgeismar und Horn fügen sich in die Reihe der mit größeren Differenzierungen zum jeweiligen Komplement ausgestatteten Bestände aus Hermeskeil, Irrel

und Schneifel ein. Ihre Differenzierung von 4,7-4,9 % von den übrigen Beständen bestätigt die für die Buche sehr geringen genetischen Unterschiede zwischen verschiedenen Populationen und ordnet sie in die Gruppe der Bestände ein, die zur großräumigen Differenzierung der Buche den größten Anteil beisteuern. Ihre Bedeutung für die Erhaltung genetischer Ressourcen der Buche wird durch diese Ergebnisse gestützt.

Aus dem Unterschied der genetischen Differenzierungen zwischen der gesamten Elternpopulation im Forstamt Horn (Horn(ges)) und den beernteten Bäumen (Horn(Ernte)) wird deutlich, daß die Auswahl der beernteten Bäume im Verhältnis zur gesamten Elternpopulation eine recht hohe Repräsentanz erreicht. Auf eine detailliertere Beurteilung der genetischen Strukturen der untersuchten Populationen wird in den folgenden Kapiteln einzugehen sein.

Die Beurteilung der Repräsentativität der Auswahl der beernteten Bäume im Vergleich zur gesamten Elternpopulation ist im Forstamt Hofgeismar nicht möglich. Hervorzuheben ist hier, daß der als autochthon beschriebene Bestand in Hofgeismar eine stärkere Differenzierung aufweist, als der aus Pflanzung hervorgegangene Bestand im Forstamt Horn, obwohl die Auswahl der beernteten Bäume keine repräsentative Stichprobe des Gesamtbestandes darstellt.

#### Schlußfolgerung

- Die Populationen der beernteten Bäume reihen sich im Vergleich mit rheinland-pfälzischen Buchenaltbeständen in die Gruppe der am stärksten differenzierten Bestände ein. Sie besitzen daher genetische Strukturen, welche zur genetischen Differenzierung der Buche einen wesentlichen Beitrag leisten.
- Die genetische Differenzierung der beernteten Bäume von der gesamten Elternpopulation der Untersuchungsfläche im Forstamt Horn zeigt, daß auf der Basis der Genbestandsdifferenzierung die Auswahl der beernteten Bäume zu keinen deutlichen Abweichungen von der genetischen Struktur der gesamten Elternpopulation geführt hat.

#### 6.1.4 Der Vergleich der Untersuchungsbestände untereinander

Aus der geringen Genbestandsdifferenzierung im großräumigen Vergleich und zwischen den beernteten Bäumen der Untersuchungsflächen wurde bereits auf die relativ geringe genetische Differenzierung des Genbestands hingewiesen. Da die Differenzierung einerseits von der Anzahl der untersuchten Populationen und ihrer genetischen Zusammensetzung abhängt, soll nun die Frage untersucht werden, wie groß die genetische Differenzierung zwischen den beernteten Bäumen der Untersuchungsflächen ist.

Abbildung 6-2 zeigt die allelischen Abstände zwischen den beernteten Bäumen der beiden Untersuchungsflächen. Die größte Differenzierung zwischen den beiden Populationen entsteht an den Genorten LAP-A\* , GOT-B, MDH-C und IDH-A. Auch 6PGDH-A weist als Minorpolymorphismus eine geringe Wahrscheinlichkeit dafür auf, daß der allelische Abstand an diesem Genort auf Zufallseffekte zurückgeführt werden kann.

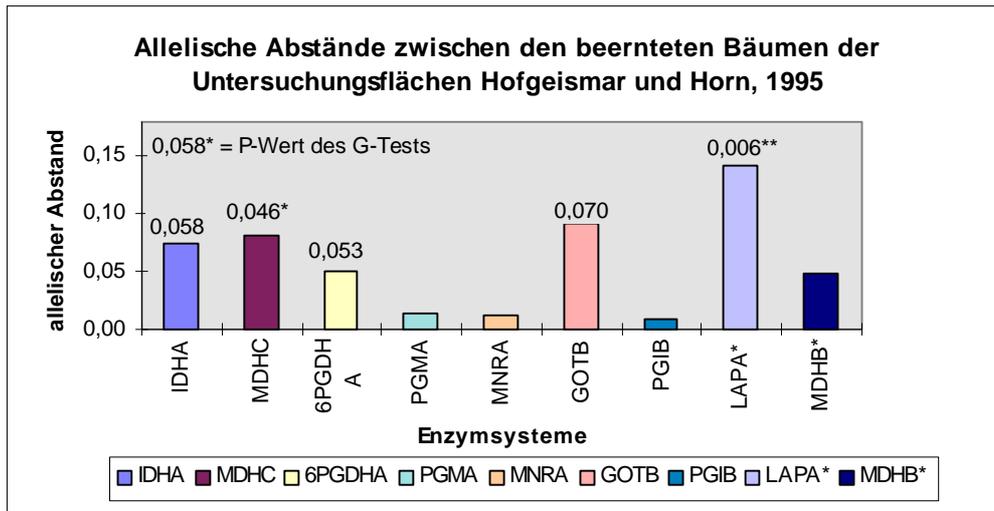


Abbildung 6-2 Alleliche Abstände zwischen den Altbeständen der Untersuchungsflächen

Die entsprechenden Ergebnisse des Homogenitätstests (G-Test) sind über den Säulen der allelichen Abstände angegeben. MDH-C und LAP-A\* zeigen eine signifikante Abweichung von der Hypothese der gemeinsamen Grundgesamtheit. In Verbindung mit den Allelhäufigkeiten zeigt sich, daß im Forstamt Horn sowohl die beernteten Bäume als auch die gesamte Elternpopulation weniger seltene Allele wie z. B. das Allel 3 am Genort 6PGDH-A und PGI-B oder das Allel 1 am Genort MDH-B\* aufweisen (vgl. Häufigkeitsverteilungen im Anhang), als dies im Untersuchungsbestand Hofgeismar der Fall ist. Die Ursache für diese geringere Häufigkeit seltener Allele zwischen der Untersuchungsfläche Horn und den beernteten Bäumen in Hofgeismar kann sowohl in der Auswahl der beernteten Bäume als auch in der genetischen Differenzierung des Bestandes in Hofgeismar liegen, auf die bereits zuvor hingewiesen wurde.

Auf genotypischer Ebene sind die signifikanten Differenzierungen an den Genorten MDH-B\* und LAP-A\* wiederholt. Abbildung 6-3 stellt die genotypischen Abstände als Sterndiagramm dar.

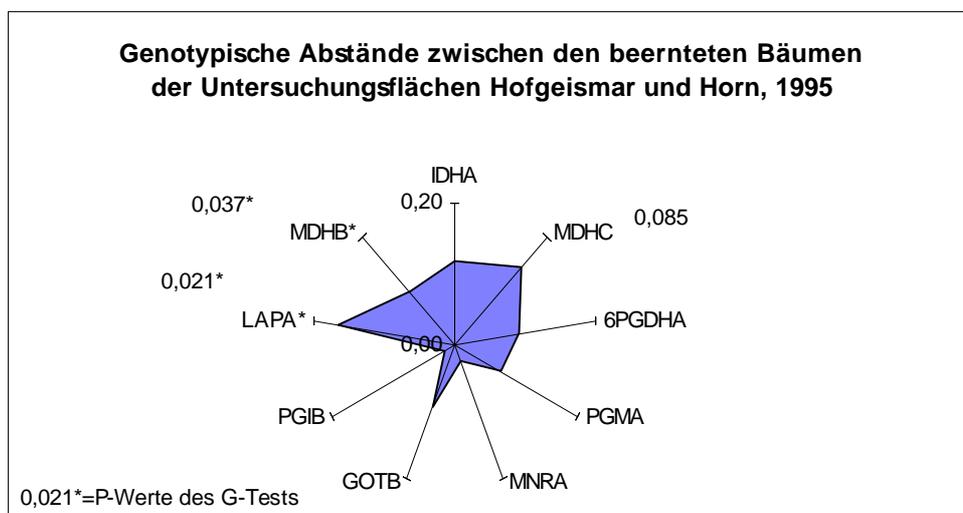
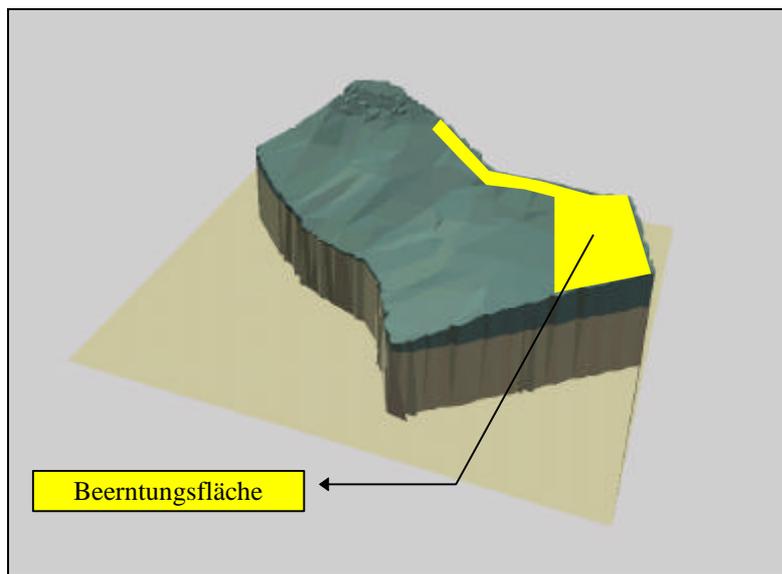


Abbildung 6-3 Die genotypische Abstände zwischen den beernteten Bäumen der Untersuchungsflächen Hofgeismar und Horn, 1995

Auch hier zeigen die Genorte LAP-A\* und MDH-B\* eine signifikante Abweichung, die durch eine größere Häufigkeit der Genotypen LAP-A4A4 und MDH-B\*- B1B3 unter den beernteten Bäumen in Hofgeismar verursacht wird.

Inwieweit die genetische Struktur aller potentiellen Elternbäume der Untersuchungsfläche in den beernteten Bäumen repräsentiert ist, kann für die Untersuchungsfläche Hofgeismar nur über den Vergleich zwischen der Beerntungsfläche und der Untersuchungsfläche abgeschätzt werden. Die Beerntung auf der Untersuchungsfläche in Hofgeismar wurde, wie bereits in der Bestandesbeschreibung dargestellt, nur auf einem räumlich abgegrenzten, mit der Beerntungsmaschine befahrbaren Teil der Abteilung 12 vorgenommen. Die übrigen Bereiche der Untersuchungsfläche besitzen standörtlich unterschiedliche Bedingungen und sind relativ steil, wie die Reliefdarstellung (Abbildung 6-4) zeigt.



**Abbildung 6-4** Das Geländere Relief des Untersuchungsbestandes Hofgeismar

Durch die Entstehung der Population aus Naturverjüngung ist weiterhin eine stärkere genetische Differenzierung im Verhältnis zu dem gepflanzten Bestand in Horn zu erwarten, so daß die Wahrscheinlichkeit für die Repräsentanz der genetischen Struktur der gesamten Elternpopulation in den beernteten Bäumen begrenzt sein dürfte.

Für den Untersuchungsbestand Horn ist dieser Vergleich insofern klarer nachzuvollziehen, als dort etwa 80% der gesamten Elternpopulation der Untersuchungsfläche genetisch untersucht wurden. Abbildung 6-5 zeigt die untersuchten Bäume in ihrer geographischen Lage auf der Untersuchungsfläche. Die beernteten Bäume sind farblich abgesetzt dargestellt. Im Nordwesten der Untersuchungsfläche konnten etwa 20 % der Bäume noch nicht untersucht werden. Dennoch wird durch die untersuchten 80% der Altbäume die Population der Untersuchungsfläche Horn für die Isoenzymgenmarker weitgehend charakterisiert. Diese Einschätzung wird zusätzlich dadurch gestützt, daß es sich um einen teilweise gepflanzten Bestand handelt, in dem vermutlich nicht soviel genetische Differenzierung durch Anpassung vorherrscht, wie dies in der natürlich verjüngten Untersuchungsfläche aus Hofgeismar erwartet werden kann.

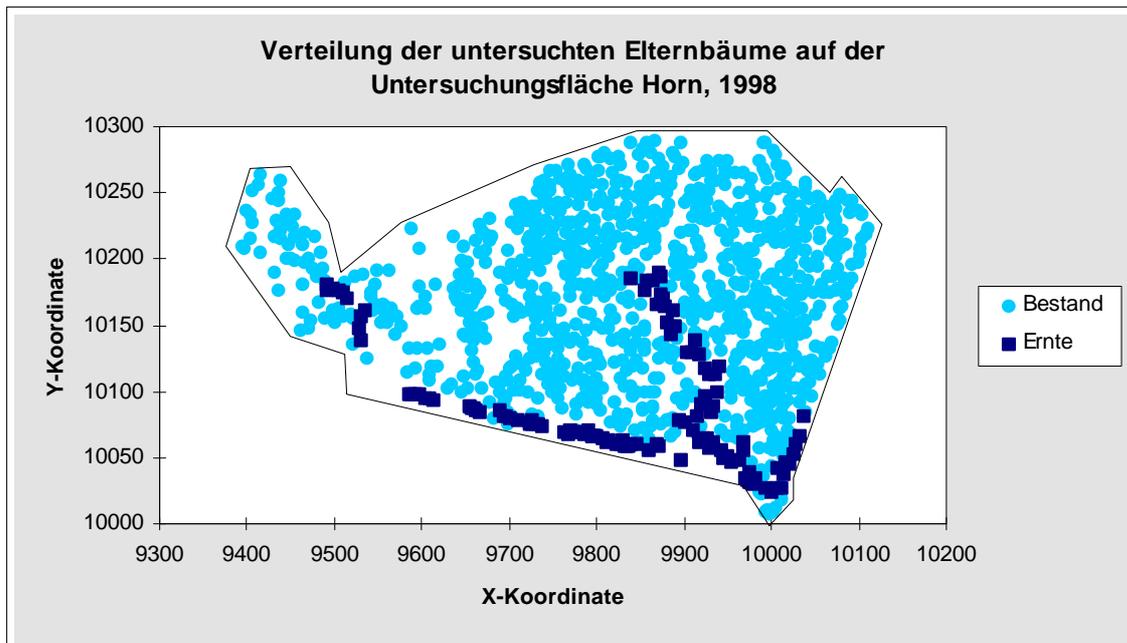


Abbildung 6-5 Die Verteilung der untersuchten Elternbäume auf der Untersuchungsfläche Horn (dunkel = beerntete Bäume, hell = Elternpopulation gesamt)

An dieser Darstellung wird sehr gut erkennbar, daß aufgrund der Wahl der Bäume nach ihrem Samenanhang, sich die Beerntung auf Randbäume und solche mit großen freien Kronen konzentrierte. Da bei diesem Bestand in nördlicher und westlicher Richtung andere Bestände anschließen, wurden nur der südliche und ein Teil der östlichen Seite mit beerntet.

Obwohl sich die beernteten Bäume einerseits sehr konzentriert am Bestandesrand und andererseits in zwei Streifen im Bestandesinneren befanden, war zunächst die Frage interessant, inwieweit die genetische Struktur der beernteten Bäume von der der gesamten Population abweicht. Die folgende Grafik stellt die genetischen Abstände der Genotyp- und der Allelverteilungen dar.

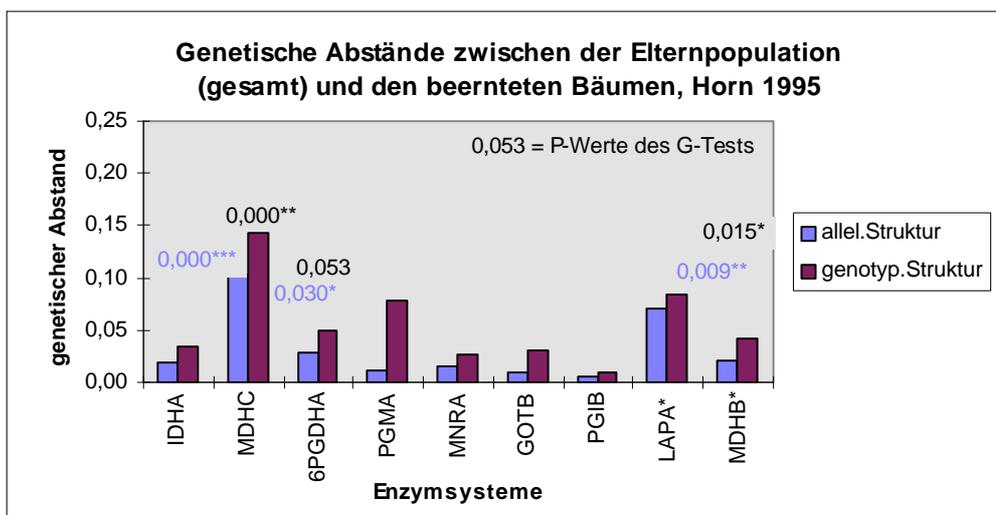


Abbildung 6-6 Der Einfluß durch die Auswahl der Beerntungsbäume

Aus der Abbildung 6-6 wird erkennbar, daß am Genort MDH-C signifikante Abweichungen zwischen der genetischen Struktur der beernteten Bäume und der der gesamten Elternpopulation auftreten. An den Genotyp- und Allelverteilungen dieser Stichproben (s. Anhang) wird deutlich, daß das Allel MDH-C1 im gesamten Bestand deutlich seltener auftritt. Neben dem Allel MDH-B2 fehlen die Allele IDH-A4, MNR-A3 und PGI-B3 in den beernteten Bäumen. Eine Weitergabe dieser genetischen Informationen kann daher nur über den Pollen erfolgen. Die Wahrscheinlichkeit, daß diese genetischen Informationen in den Samen der beernteten Bäume wieder auftreten, sinkt mit dem Abstand der Träger dieser seltenen Allele von den beernteten Bäumen.

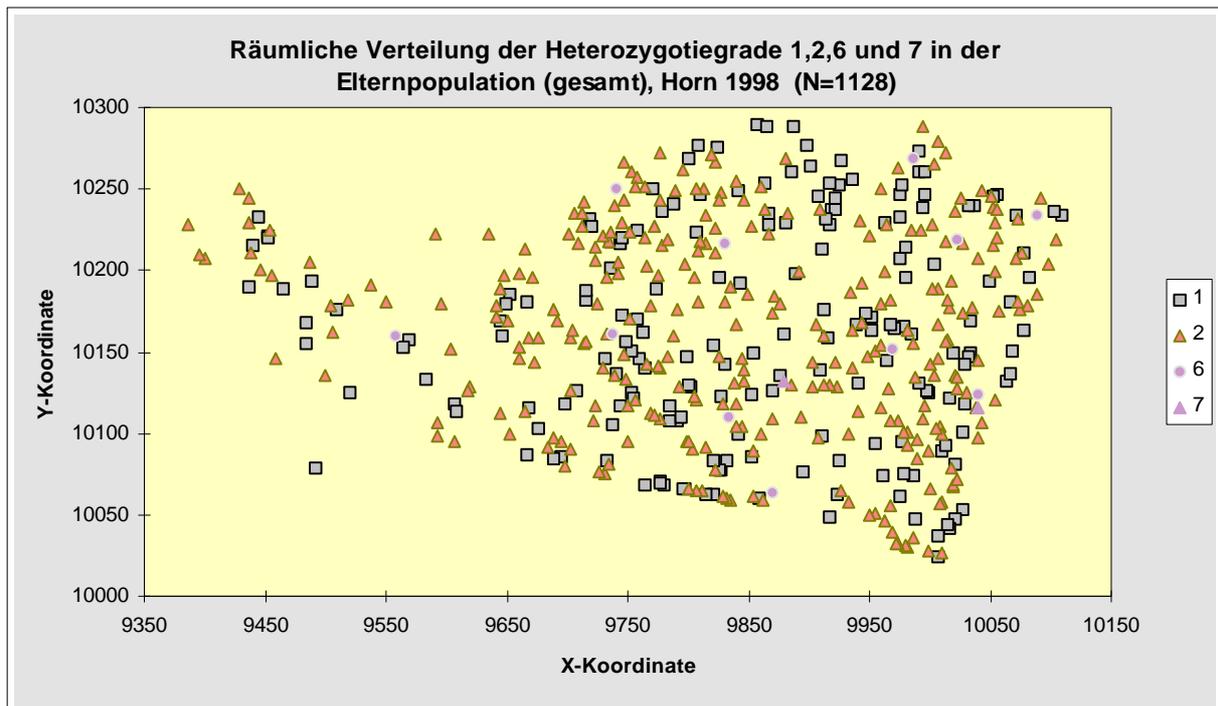
Für den Genort LAP-A\* zeigen sowohl die beernteten Bäume als auch die gesamte Elternpopulation einen Homozygotenüberschuß für die Genotypen A2A2 und A3A3 im Verhältnis zur Hardy-Weinberg-Erwartung (s. Tabelle 6-2). Der Heterozygote 23 bleibt erheblich hinter der erwarteten Häufigkeit zurück. Für die gesamte Elternpopulation liegt diese Abweichung von der Hardy-Weinberg-Erwartung nahe der Signifikanzgrenze, wie die p-Werte des Chi<sup>2</sup>- und des G-Tests zeigen.

**Tabelle 6-2 Homozygotenüberschüsse in der Elternpopulation**

Genotypen		22	23	24	33	34	44	Statistik	P-Wert
Erntebäume	Beobachtung	17	22	28	20	28	11	Chi <sup>2</sup> -Test	0,838
	H-W.Erwartung	14	30	26	16	28	12	G-Test	0,837
Ges.Bestand	Beobachtung	175	208	255	135	223	113	Chi <sup>2</sup> -Test	0,087
	H-W.Erwartung	149	257	258	111	222	112	G-Test	0,086

Die Homozygotenüberschüsse in der genotypischen Struktur in der gesamten Elternpopulation können durch verschiedene Faktoren erklärt werden. Sie können sowohl in der genetischen Struktur des ehemals gepflanzten Vermehrungsgutes, in den Umweltbedingungen oder auch in den Durchforstungsmaßnahmen zu suchen sein.

Einen Eindruck von der räumlichen Verteilung der Individuen mit geringen und hohen Heterozygotiegraden gibt die Abbildung 6-7.



**Abbildung 6-7 Die räumliche Verteilung der Heterozygotiegrade in den untersuchten Bäumen**

Insbesondere im nördlichen Bereich der Untersuchungsfläche finden sich räumlich aggregiert Individuen mit geringen Heterozygotiegraden. Inwieweit diese auf Familienstrukturen zurückgehen, soll unter Berücksichtigung des Themas nicht weiter untersucht werden.

Festzuhalten ist allerdings, daß durch die Auswahl der Beerntungsbäume eine genotypische Struktur unter den beernteten Bäumen entstanden ist, die näher an der Hardy-Weinberg-Verteilung liegt, als dies in der gesamten Elternpopulation der Fall ist.

#### *6.1.5 Die Veränderung der genetischen Struktur in den Randbäumen*

Aus der Morphologie der Randbäume wird häufig eine abweichende genetische Struktur derselben gegenüber der gesamten Population abgeleitet. Da die beernteten Bäume weitgehend am Rand des Bestandes stehen, besteht anhand der Daten die Möglichkeit, die Hypothese zu prüfen, ob sich die Randbäume in ihrer genetischen Struktur wesentlich von der des Gesamtbestandes abheben.

Bezüglich dieser Fragestellung werden daher die genetischen Strukturen der beernteten Randbäume ( $N = 86$ ) und die der 1128 untersuchten Bäume der gesamten Elternpopulation miteinander verglichen.

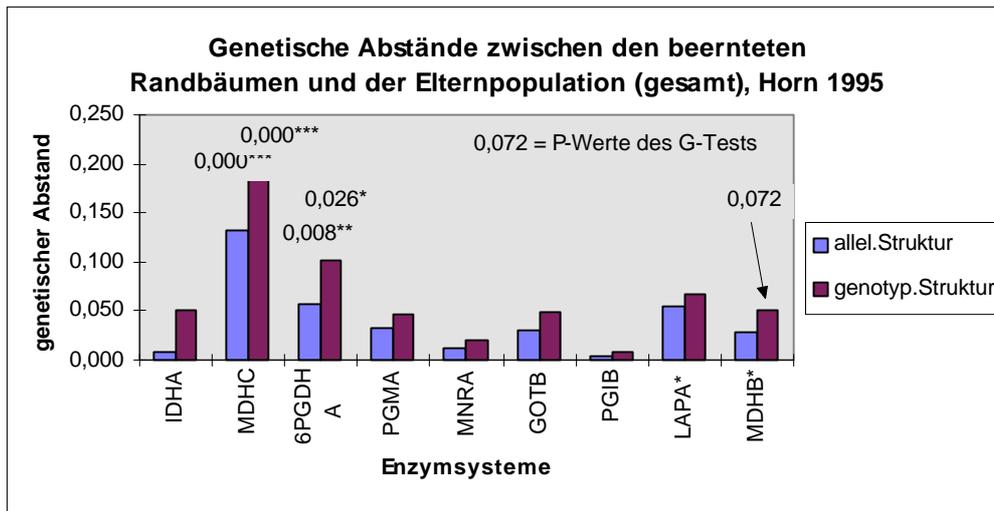


Abbildung 6-8 Die genetischen Abstände zwischen Randbäumen und dem gesamten Untersuchungsbestand

Ähnlich, wie bereits bei der genetischen Struktur der beernteten Bäume, macht sich auch bei den beernteten Randbäumen (Abbildung 6-8) das Fehlen des Allels MDH-B2 in der genotypischen Struktur bemerkbar. Am Genort MDH-C tritt in den Randbäumen das Allel C1 mit einer Häufigkeit von ca. 32% auf, während es im gesamten Bestand nur mit 19% vertreten ist. Demgegenüber findet sich am Genort 6PGDH-A das Allel A3 in gesamten Elternpopulation der Untersuchungsfläche mit einer Häufigkeit von ca. 10% und mit nur knapp 5% in den Randbäumen wieder. Die genetische Struktur der Randbäume kann daher durchaus als genetisch verschieden von der Gesamtpopulation angesehen werden.

#### 6.1.6 Der Einfluß der Auswahl von Beerntungsbäumen auf die stochastischen Assoziationen zwischen Genorten

In der Mehrzahl der Untersuchungen ist die Verteilung der genetischen Informationen in der Grundgesamtheit unbekannt. Sie wird daher über Stichproben geschätzt. Der Vergleich von verschiedenen genetischen Strukturen aus Stichproben ist daher auf einen statistischen Test angewiesen, der über eine Transformation mittels der Teststatistik an eine bekannte Wahrscheinlichkeitsverteilung approximiert ist. An dieser Verteilung läßt sich dann die Wahrscheinlichkeit bestimmen, mit welcher ein Unterschied zwischen den betrachteten Verteilungen auftritt. In der Regel wird diese Wahrscheinlichkeit auch dazu benutzt, für die aus den Verteilungen abgeleiteten Parameterunterschiede (z. B. Assoziationen) eine entsprechende Wahrscheinlichkeit festzulegen.

Durch die Untersuchung von nahezu 80% des gesamten Untersuchungsbestandes ist indessen die genetische Struktur der Population so weit charakterisiert, daß sie als bekannt betrachtet werden kann. Anhand einer Monte-Carlo-Simulation besteht daher die Gelegenheit abzuschätzen, wie stark die genetischen Strukturen schwanken, wenn aus der Grundgesamtheit von 1128 potentiellen Elternbäumen zufällig 127 Bäume zur Beerntung ausgewählt werden. In 1000facher Wiederholung wurde aus der bekannten Grundgesamtheit (N=1128) eine Stichprobe von je 127 Bäumen mit Zurücklegen gezogen und für jede Stichprobe die genetische Struktur und die Differenz der Assoziationen in der gezogenen Stichprobe zur Grundgesamtheit bestimmt. Auf diese Weise entsteht eine Verteilung der Abweichungen (Diskrepanzen) der berechneten Assoziationen in den Stichproben von der der Grundgesamtheit. Bei einer Sicherheitswahrscheinlichkeit von 95% läßt sich nach dem Sortieren der Diskrepanzen eine

Schätzung darüber ableiten, wie groß die Assoziationen in der genetischen Struktur der ausgewählten Bäumen gewesen wäre, wenn sie zufällig aus der Grundgesamtheit gezogen worden wäre. Unter 1000 simulierten und der Größe nach aufsteigend sortierten Werten stellt damit der 950. Wert die kritische Diskrepanz bei einer Sicherheitswahrscheinlichkeit von 95% dar.

Vergleicht man nun die zwischen den beernteten Bäumen und der Grundgesamtheit berechneten Differenzen der Parameter mit den kritischen Diskrepanzen der Simulation, dann kann für alle Assoziationswerte größer oder gleich der kritischen Diskrepanz die Hypothese abgelehnt werden, daß die Assoziationen in den beernteten Bäumen mit denen der gesamten Population identisch sind.

#### *Die stochastischen Assoziationen zwischen den untersuchten Genorten*

Nach dem Konzept der Assoziation von GREGORIUS (1998) bestimmt das Assoziationsmaß (A) das Ausmaß, mit welchem ein Merkmal  $\alpha$  ein anderes Merkmal  $\beta$  differenziert. Die Berechnung der Assoziation ist dabei sowohl als Assoziation von ( $\alpha|\beta$ ) wie als Assoziation von ( $\beta|\alpha$ ) möglich. Die Berechnung kann sowohl für die Genotypen als auch für den Genort selbst (Gesamtassoziation) durchgeführt werden. Die hier dargestellten Assoziationswerte stellen die Gesamtassoziationen zwischen den Genorten dar.

Die Ergebnisse dieser beiden Assoziationsberechnungen sowie ihre kritischen Diskrepanzen zum Signifikanzniveau von 95% sind in der Tabelle 6-3 dargestellt. In der oberen Dreiecksmatrix (hellgrau abgesetzt) sind die Assoziationsdifferenzen zwischen den beernteten Bäumen und der gesamten Elternpopulation an den untersuchten Genorten ( $\alpha|\beta$ ), wie z. B. (IDH-A | MDH-B) dargestellt. Die untere Dreiecksmatrix (dunkelgrau abgesetzt) zeigt die entgegengesetzte Assoziationsrichtung ( $\beta|\alpha$ ). Alle Assoziationswerte der beernteten Bäume sind in schwarzen Zahlen fett dargestellt. Unter jedem Assoziationswert findet sich die zu diesem Wert berechnete kritische Diskrepanz aus der genotypischen Struktur der gesamten Elternpopulation (klein).

Tabelle 6-3 Stochastische Assoziationen zwischen den Genorten der beernteten Bäume

**Assoziationen in den beernteten Bäumen und ihre kritische Diskrepanz(klein).**  
(oberhalb der Diagonalen Assoziation a|b, unterhalb Assoziation b|a), Horn, 1995

	IDH-A	MDH-B*	MDH-C	6PGDH-/PGM-A	MNR-A	GOT-B	LAP-A*	PGI-B	
IDH-A		<b>0,025</b> 0,101	<b>0,045</b> 0,141	<b>0,011</b> 0,109	<b>0,035</b> 0,148	<b>0,022</b> 0,091	<b>0,053</b> 0,139	<b>0,082</b> 0,16	<b>0,036</b> 0,036
MDH-B*	<b>0,092</b> 0,182		<b>0,194</b> 0,16	<b>0,104</b> 0,157	<b>0,03</b> 0,195	<b>0,221</b> 0,119	<b>0,134</b> 0,184	<b>0,131</b> 0,251	<b>0,108</b> 0,064
MDH-C	<b>0,055</b> 0,161	<b>0,068</b> 0,097		<b>0,003</b> 0,115	<b>0,147</b> 0,167	<b>0,004</b> 0,095	<b>0,144</b> 0,147	<b>0,112</b> 0,205	<b>0,112</b> 0,061
6PGDH-A	<b>0,021</b> 0,173	<b>0,097</b> 0,15	<b>0,003</b> 0,180		<b>0,112</b> 0,167	<b>0,043</b> 0,083	<b>0,285</b> 0,201	<b>0,11</b> 0,217	<b>0,158</b> 0,115
PGM-A	<b>0,03</b> 0,132	<b>0,019</b> 0,092	<b>0,157</b> 0,135	<b>0,048</b> 0,096		<b>0,006</b> 0,078	<b>0,141</b> 0,133	<b>0,157</b> 0,17	<b>0,006</b> 0,026
MNR-A	<b>0,063</b> 0,253	<b>0,333</b> 0,188	<b>0,066</b> 0,244	<b>0,072</b> 0,139	<b>0,014</b> 0,256		<b>0,183</b> 0,278	<b>0,303</b> 0,33	<b>0,096</b> 0,076
GOT-B	<b>0,062</b> 0,122	<b>0,033</b> 0,09	<b>0,125</b> 0,116	<b>0,175</b> 0,1	<b>0,133</b> 0,128	<b>0,055</b> 0,083		<b>0,183</b> 0,152	<b>0,007</b> 0,024
LAP-A*	<b>0,046</b> 0,08	<b>0,023</b> 0,07	<b>0,076</b> 0,097	<b>0,035</b> 0,065	<b>0,113</b> 0,094	<b>0,035</b> 0,053	<b>0,102</b> 0,088		<b>0,09</b> 0,057
PGI-B	<b>0,546</b> 0,45	<b>0,13</b> 0,089	<b>0,295</b> 0,131	<b>0,625</b> 0,247	<b>0,194</b> 0,436	<b>0,089</b> 0,065	<b>0,244</b> 0,673	<b>0,644</b> 0,172	

Um den Vergleich zwischen dem Assoziationswert der beernteten Bäume und ihrer kritischen Diskrepanz zu vereinfachen, sind bereits die Felder mit einer etwas dunkleren Farbe hervorgehoben, in denen die Assoziationswerte größer sind, als die der kritischen Diskrepanz. Diese hervorgehobenen Felder stellen die Assoziationen zwischen Genorten dar, welche nicht durch eine zufällige Auswahl der beernteten Bäume hätten entstehen können. Diese Assoziationen sind damit auf das Auswahlverfahren der beernteten Bäume zurückführbar.

Durch diese nicht zufällige Auswahl der Beerntungsbäume werden jedoch nicht alle Genortkombinationen gleichermaßen betroffen. Die stärksten Unterschiede zwischen der kritischen Diskrepanz und der Assoziationsdifferenz zwischen den beernteten Bäumen und der gesamten Elternpopulation treten in der Genortkombination MDH-B\*, MNR-A und GOT-B, 6PGDH-A auf. Die Assoziation am Genort PGI-B ist besonders stark von der Auswahl der beernteten Bäume beeinflusst, was vermutlich auf das seltene Auftreten des Allels B3 zurückzuführen ist.

## Zusammenfassung der Charakterisierung der beernteten Altbestände

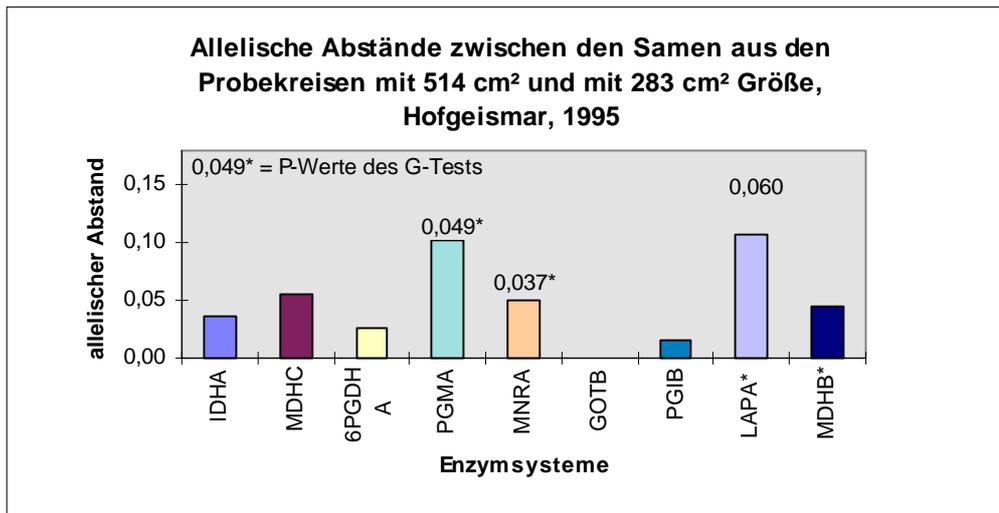
- Die beernteten Bestände reihen sich aufgrund ihrer Genbestandsdifferenzierung in die Buchenbestände aus Rheinland-Pfalz ein. Sie tragen zur Genbestandsdifferenzierung der Buchenbestände mit wesentlichen Beiträgen bei, wobei berücksichtigt werden muß, daß es sich nicht um repräsentative Stichproben bezüglich der genetischen Struktur der gesamten Elternpopulation der Untersuchungsfläche handelt.
- Die Auswahl der zu beerntenden Bäume orientierte sich am Samenanhang der Bäume, der in der Regel an den Randbäumen und an Bäumen mit geräumigen, freien Kronen am größten ist. Die räumliche Verteilung der zu beerntenden Bäume war daher nicht repräsentativ für die Untersuchungsfläche. Auf der Untersuchungsfläche Horn entstand dadurch eine genetische Struktur der beernteten Bäume, die nicht die Homozygotenüberschüsse im Verhältnis zur Hardy-Weinberg-Struktur zeigte, wie sie in der gesamten Elternpopulation der Untersuchungsfläche vorhanden waren.
- Aufgrund der Auswahl einer begrenzten Anzahl zu beerntender Bäume fehlen einige in der gesamten Elternpopulation seltene Allele. Deren Wahrscheinlichkeit in das Erntegut zu gelangen, hängt dann nur vom Pollenbeitrag ab, der mit zunehmender Entfernung vom beernteten Baum geringer wird.
- Zwischen den Randbäumen und der gesamten Elternpopulation finden sich allelische Unterschiede besonders in den Enzymsystemen MDH-C und 6PGDH-A. Am Genort 6PGDH-A nimmt am Bestandesrand die Häufigkeit des seltenen Allels A3 auf die Hälfte ab.
- Durch die Auswahl der zu beerntenden Bäume können stochastische Assoziationen zwischen den untersuchten Genorten entstehen.

## **6.2 Genetische Charakterisierung der Samen aus den Beerntungsbeständen**

### *6.2.1 Die Erhebung der genetischen Struktur der Samen auf den Untersuchungsflächen*

Durch den von Baum zu Baum unterschiedlichen Fruchtanhang wird erwartet, daß die Samen der Buchen nicht homogen auf der Bestandesfläche verteilt sind. Zur Beprobung der Samenpopulation des Untersuchungsbestandes wurden nach dem Abfallen der Samen systematisch über die Bestandesfläche verteilte Probekreise verwendet. Innerhalb der Probekreise mit einer Größe von 283 cm<sup>2</sup> und 514 cm<sup>2</sup> wurden alle Bucheckern aufgesammelt. Durch diese Methode werden die Dichteunterschiede in der Verteilung der Samen auf der Untersuchungsfläche mit erfaßt. Zur Prüfung des Einflusses unterschiedlich großer Probekreise bei der Erfassung von genetischen Strukturen in den Samen eines Beerntungsbestandes wurden die Probekreisgrößen alle 25m gewechselt.

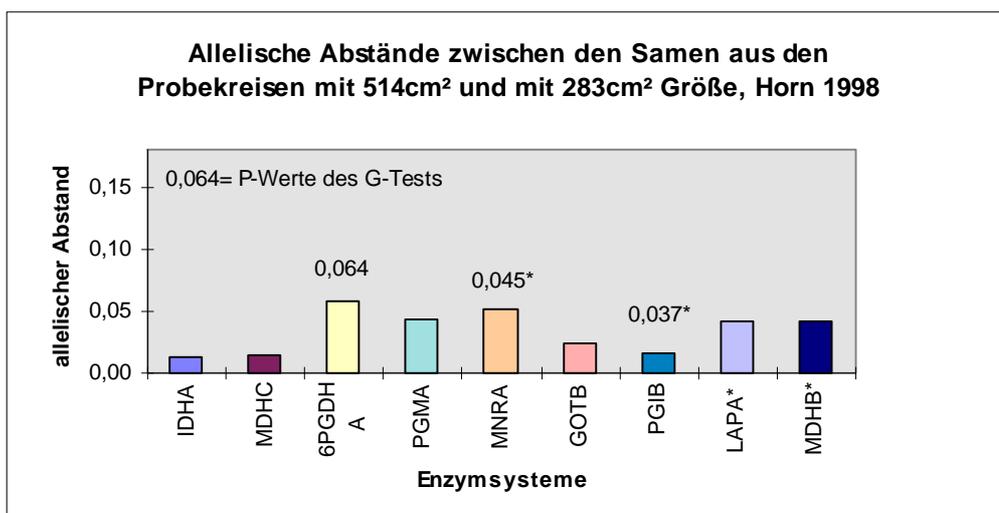
Alle Bucheckern je Probekreisgröße wurden zusammengefaßt und daraus anschließend die Stichprobe vom Umfang N zufällig gezogen. Die folgenden Abbildungen stellen die Daten der Untersuchungsfläche Hofgeismar aus dem Jahr 1995 (Abbildung 6-9) und die von der Untersuchungsfläche Horn aus dem Jahr 1998 (Abbildung 6-10) dar.



**Abbildung 6-9** Die Einflüsse des Stichprobeverfahrens auf die allelische Struktur der Samen, Untersuchungsfläche Hofgeismar, 1995

Das Untersuchungsergebnis zeigt in der allelischen Struktur der Samen an den Genorten PGM-A und LAP-A\* die p-Werte des G-Tests, welche nahe dem Signifikanzniveau liegen. Am Genort PGM-A findet sich in den Samen des großen Probekreises das Allel A2 mit 52% während es in den Samen des kleinen Probekreises nur mit 42% vertreten ist. Am Genort MNR-A tritt in den Samen aus dem kleinen Probekreis das Allel 4 etwa doppelt so oft auf, wie in den Samen aus dem großen Probekreis. Eine Erklärung für diese Abweichung könnte in der Erfassung eines stark fruchtenden Baumes mit dem Allel A4 liegen, der so viele Samen auf kleiner Fläche produzierte, daß sein Anteil in der gesamten Samenmenge durch andere Probekreise nicht ausgeglichen werden konnte.

Auf der Untersuchungsfläche Horn konnten entsprechende Vergleiche erst 1998 vorgenommen werden. Dabei ist zu berücksichtigen, daß 1998 bestenfalls eine Sprengmast, nicht aber, wie 1995, eine Vollmast zu verzeichnen war. Die Ergebnisse faßt die Abbildung 6-10 zusammen.



**Abbildung 6-10** Die Einflüsse des Stichprobeverfahrens auf die allelische Struktur der Samen, Untersuchungsfläche Horn, 1998

Auf der Untersuchungsfläche Horn finden sich signifikante Abweichungen in der allelischen Struktur der Samen aus dem großen (514 cm<sup>2</sup>) und dem kleinen Probekreis (283 cm<sup>2</sup>) am Genort MNR-A und PGI-B. Da beide Proben in gleicher Weise gelagert wurden, mithin Lagerungseinflüsse ausgeschlossen werden können, kann hier nur ein Verteilungseffekt der Allele in den Beständen zur Geltung kommen. Da in den großen Probekreisen das Allel A4 am Genort MNR-A etwa doppelt so häufig auftritt, wie im kleinen Probekreis, kann dieser Effekt nur dadurch entstehen, daß mit dem großen Probekreis stark fruktifizierende Bäume erfaßt wurden, welche das Allel A4 trugen, ihre Samen jedoch nicht soweit verbreitet waren (Kronradius < 25m), daß sie von dem nachfolgenden kleinen Probekreis erfaßt wurden. Daß diese Situationen auftreten können, zeigt die folgende Abbildung 6-11. In dieser Abbildung sind die Samenanzahlen dargestellt, welche in den Probekreisen gesammelt wurden. Die Probekreise sind so angeordnet, wie sie im Fortgang der Aufnahme gesammelt wurden. Die jeweils großen und kleinen Probekreise, welche auf der Untersuchungsfläche benachbart lagen, erscheinen im Diagramm an der gleichen Position. Aus der Überlagerung der beiden Kurven wird sehr deutlich, daß an einigen Stellen auf der Untersuchungsfläche in den großen Probekreisen erheblich mehr Samen enthalten waren, als in den an entsprechender Position im Bestand liegenden kleinen Probekreisen. Die Dichte der Samen auf der Untersuchungsfläche muß daher sehr stark geschwankt haben und ist von den großen Probekreisen intensiver erfaßt worden, als von den kleinen.

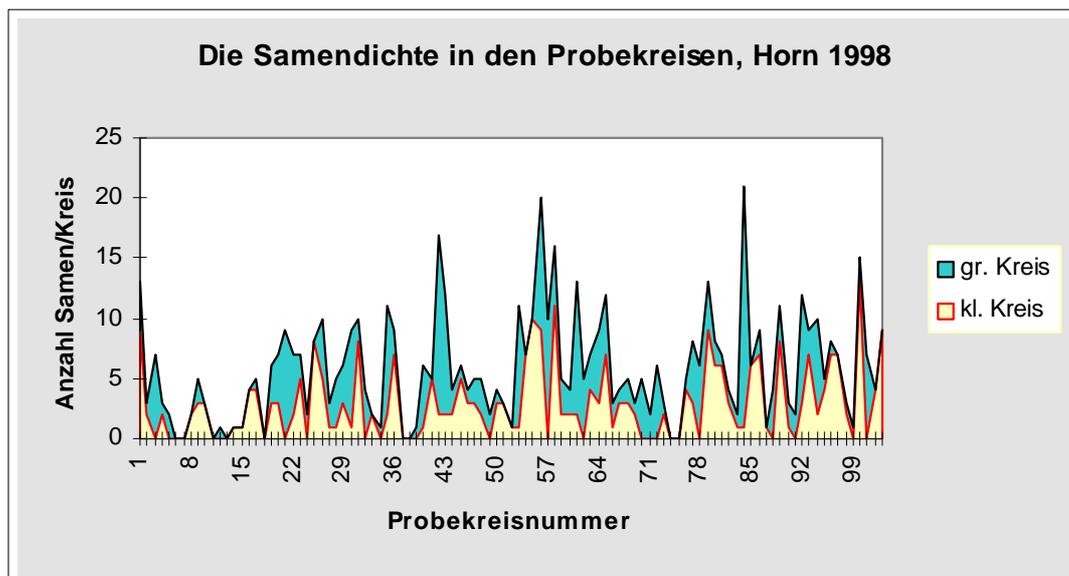


Abbildung 6-11 Die Verteilung der Samen in den Probekreisen auf der Untersuchungsfläche Horn 1998

In Abhängigkeit von der Verteilung der Samen auf der Untersuchungsfläche kann daher allein die Untersuchungsmethode mit unterschiedlich großen Probekreisen zu einer entsprechend signifikanten Veränderung der allelischen Struktur der Nachkommenschaft führen.

Abschließend läßt sich damit festhalten :

- Die genetische Struktur in den Probekreisen kann sich insbesondere bei einer starken Differenzierung der Verteilung der Samen auf der Untersuchungsfläche unterscheiden. Zur Erfassung der genetischen Struktur in den Samen eines Beerntungsbestandes sollte bei räumlich stark schwankender Verteilung der Samen auf der Untersuchungsfläche mit größeren Probekreisen in einer systematischen Verteilung der Probekreise gearbeitet werden.

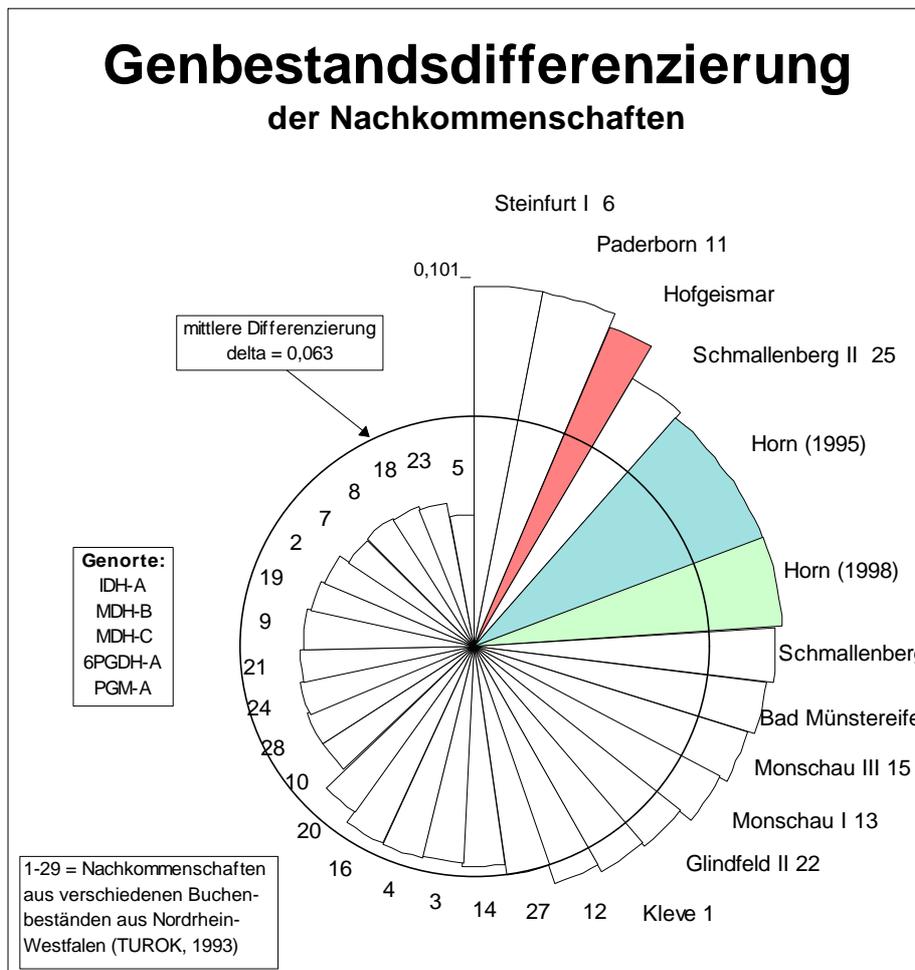
Bei der Reproduktion wird die genetische Struktur der Elternpopulation rekombiniert. Die Samen einer Elternpopulation besitzen daher in Abhängigkeit von der reproduktionseffektiven Population, dem Paarungssystem und dem Genfluß eine veränderte genetische Struktur. In welchem Ausmaß die genetische Struktur der Elternbäume sich auch in den Samen wiederfindet, ist für die Wiederherstellung von Merkmalsverteilungen im Vermehrungsgut eine elementare Fragestellung.

#### *6.2.2 Der Vergleich der Samenpopulationen im großräumigen Vergleich*

Um zunächst einen Eindruck von der Repräsentativität der geernteten Samen im großräumigen Vergleich zu bekommen, werden die genetischen Strukturen der Samen der Beerntungsbestände mit den genetischen Strukturen von Samenpopulationen aus nordrhein-westfälischen Buchenbeständen verglichen.

In diesen Vergleich sind Stichproben aus den Samenpopulationen der Untersuchungsbestände eingegangen, welche anhand systematischer Gitternetzstichproben erhoben worden sind. Da für 1995 für die Untersuchungsfläche Horn nur die Samen aus den großen Probekreisen verfügbar waren und gleichzeitig die Vergleichbarkeit mit den Daten aus Hofgeismar gewährleistet werden sollte, wurden die Samen aus Hofgeismar und Horn (1995) durch 150 bzw. 160 Bucheckern nur aus den großen Probekreisen mit 514 cm<sup>2</sup> Größe (50 m Abstand) repräsentiert. Die genetische Struktur der Samen der Untersuchungsfläche Horn aus dem Jahr 1998 wurde anhand von großen (514cm<sup>2</sup>) und kleinen (283cm<sup>2</sup>) Probekreisen ermittelt, die im Abstand von 25m wechselweise verwendet wurden.

Bei den Samen der Untersuchungsfläche aus Horn (1998) wurden im Abstand von 25 m ein Kreis der Größe von 283 cm<sup>2</sup> und von 514 cm<sup>2</sup> im Wechsel verwendet. In dieser Stichprobe aus Horn 1998 wurden die Bucheckern aus den großen und kleinen Kreisen zusammengefaßt.



**Abbildung 6-12 Die Genbestandsdifferenzierung der Nachkommenschaften**

Der Vergleich der Genbestandsdifferenzierung mit den Samenpopulationen aus Nordrhein-Westfalen zeigt, daß sich die Samenpopulationen der Untersuchungsbestände in die Gruppe der am stärksten differenzierten Populationen einordnen (Abbildung 6-12). Auch die Samenpopulationen der Untersuchungsbestände gehören damit zu jenen Populationen, welche die größte Abweichung in der genetischen Struktur von ihrem jeweiligen Komplement beschreiben. Sie sind daher für die Beerntung im Sinne der Erhaltung genetischer Ressourcen durchaus geeignet.

### 6.2.3 Unterschiede in der genetischen Struktur zwischen Altbäumen und ihren Samen

Durch das Reproduktionssystem werden die genetischen Informationen der Elternpopulation auf die Samen übertragen. Um festzustellen, in welcher Weise bestimmte Veränderungen in den genotypischen Strukturen auftreten, werden zunächst die genotypischen Strukturen der beernteten Bäume der genotypischen Struktur des Erntegutes gegenübergestellt und anhand eines Homogenitätstests auf signifikante Abweichungen geprüft. Abbildung 6-13 zeigt die genotypischen Abstände zwischen den beernteten Bäumen und den geernteten Samen der Untersuchungsfläche Hofgeismar.

Am Genort GOT-B und PGI-B liegen die p-Werte des verwendeten G-Tests relativ nahe der kritischen Wahrscheinlichkeit von 5%. Alle anderen Genorte des Erntegutes zeigen auf der genotypischen Ebene keine signifikanten Abweichungen von der genotypischen Struktur der

beernteten Bäume. Am Genort GOT-B tritt in der allelischen Struktur des Erntegutes eine signifikante Abweichung von der der beernteten Bäume auf.

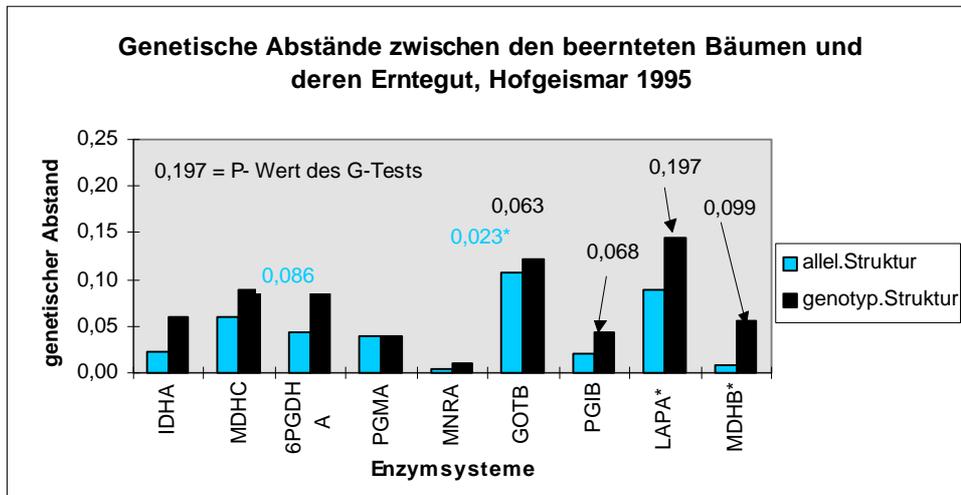


Abbildung 6-13 Die genetischen Abstände zwischen den beernteten Bäumen und ihren Nachkommen

Bezüglich der Heterozygotiegrade sind in der Abbildung 6-14 die Verteilungen für die beernteten Bäume, für das Erntegut der beernteten Bäume und für die Samen der gesamten Elternpopulation der Untersuchungsfläche Hofgeismar dargestellt.

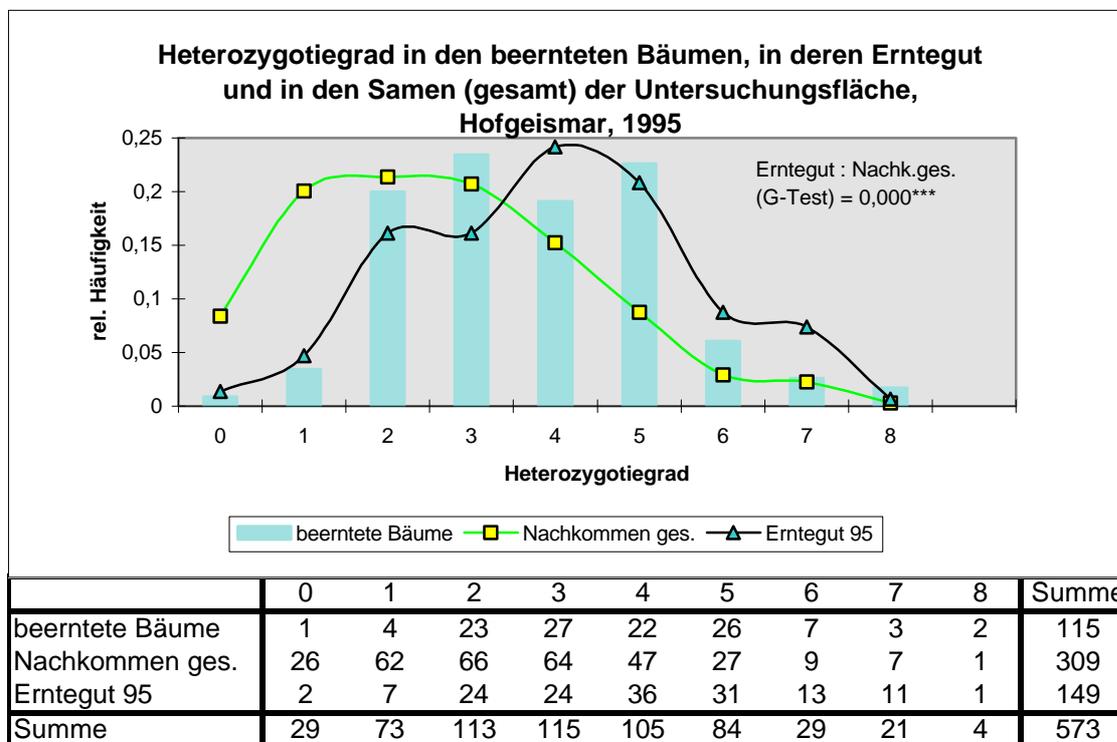


Abbildung 6-14 Die Heterozygotiegrade der beernteten Bäume, des Erntegutes sowie der Samen der gesamten Elternpopulation, Hofgeismar 1995

Die Darstellung in Form einer Kurve wurde, obwohl hier diskrete Werte dargestellt werden, gewählt, um die Veränderung der Heterozygotiegradverteilung hervorzuheben.

Danach wird durch den Vergleich der Heterozygotiegrade im Erntegut (Dreiecke) und in den Samen des gesamten Bestandes (Rechtecke) sichtbar, daß mit der Beerntung der Heterozygotiegrad im Erntegut deutlich zum Heterozygotiegrad 4 verschoben ist. Im Erntegut finden sich daher mehr Samen, die an den untersuchten Genorten heterozygot sind, als in den Samen der gesamten Elternpopulation. Der G-Test weist diesen Unterschied als hoch signifikant aus, obwohl bemerkt werden muß, daß einige Erwartungswerte kleiner als 1 waren.

Ebenso ist aus der Abbildung 6-14 zu erkennen, daß ein höherer Heterozygotiegrad bereits eine Eigenschaft der beernteten Bäume war, so daß der Heterozygotiegrad zwischen den beernteten Bäumen und dem Erntegut weitgehend beibehalten worden ist.

Auch zwischen der Elternpopulation und ihren Samen der Untersuchungsfläche Horn findet sich eine vergleichbare Entwicklung (Abbildung 6-15, Abbildung 6-16). Ebenso, wie in Hofgeismar, zeigen auch die beernteten Bäume einen etwas erhöhten Heterozygotiegrad, der auch im Erntegut wiederzufinden ist.

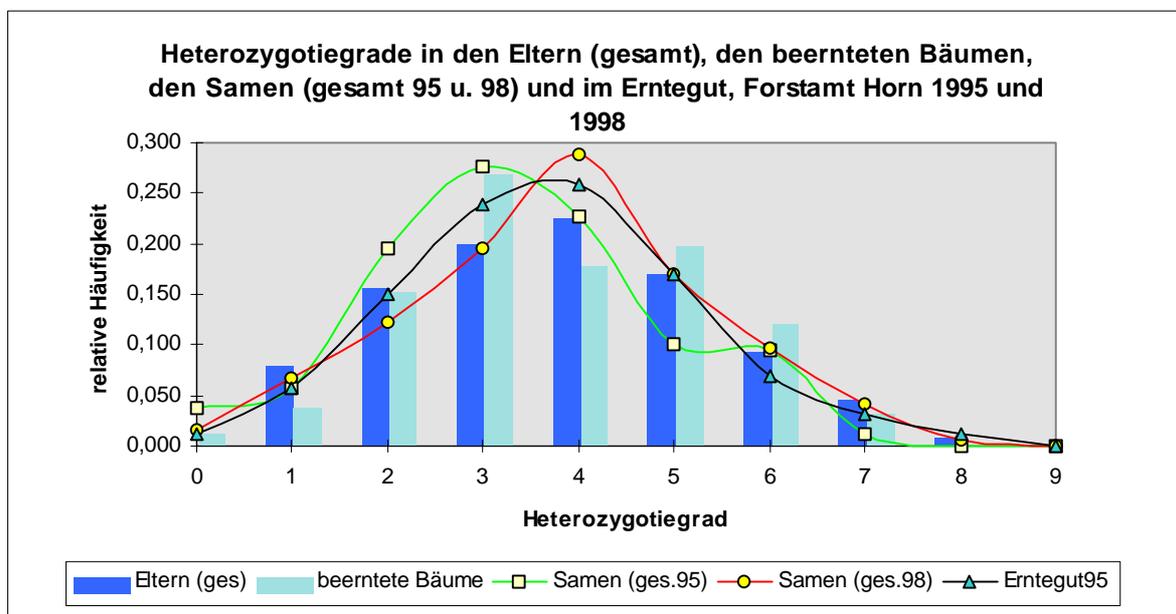
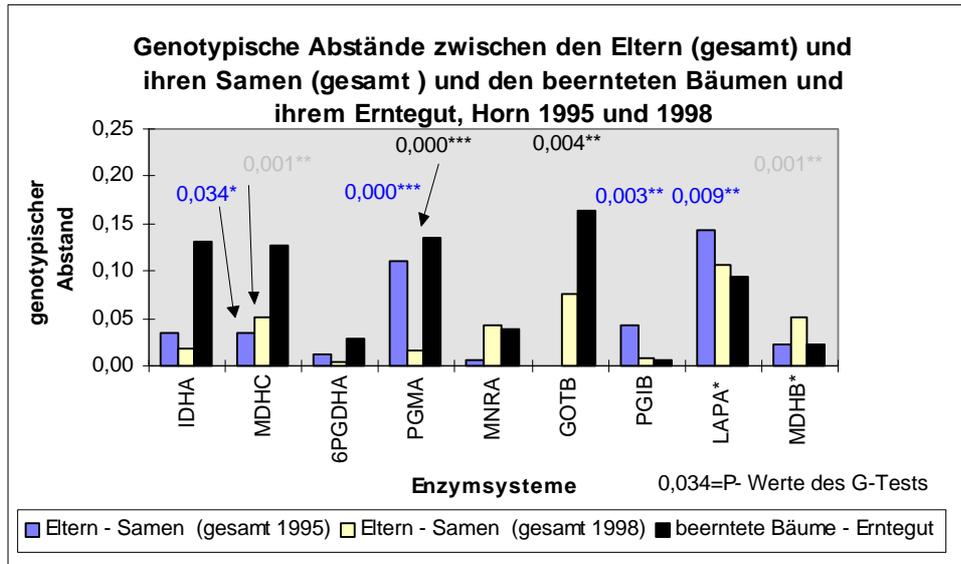


Abbildung 6-15 Die Heterozygotiegrade in den Eltern (gesamt), den beernteten Bäumen, den Samen (gesamt 95 u. 98) und im Erntegut, Horn 1995 und 1998.

#### 6.2.4 Die Charakterisierung der Veränderung der genetischen Struktur an den einzelnen Genorten

Zur Charakterisierung der genetischen Unterschiede an den einzelnen Genorten zwischen den Eltern und ihren Samen werden im folgenden die genotypische Struktur der Elternpopulation der gesamten Untersuchungsfläche mit der ihrer Samenpopulation 1995 und 1998 im Forstamt Horn verglichen. Anschließend wird die genetische Struktur der beernteten Bäume der des Erntegutes gegenübergestellt und verglichen. Die beernteten Bäume stellen dabei eine Teilpopulation der gesamten Elternpopulation dar. Die für jedes Verteilungspaar berechneten p-Werte des G-Tests sind für die untersuchten Stichproben jeweils der dazugehörenden Säule farblich angepaßt, um eine leichtere Zuordnung zu gewährleisten.



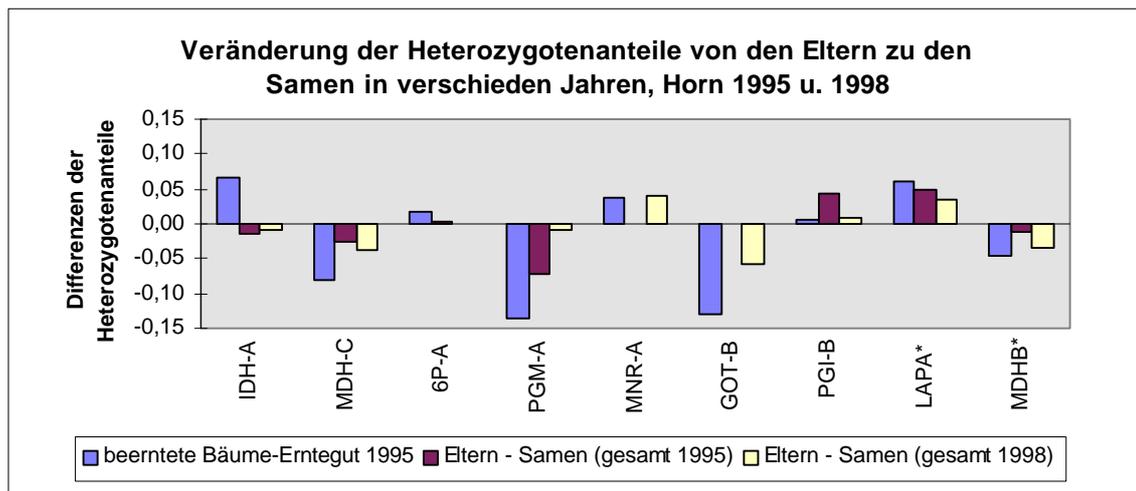
**Abbildung 6-16 Genotypische Abstände zwischen der Eltern und ihren Nachkommen, Horn 1995 und 1998.**

Aus dem Vergleich der gesamten Elternpopulation der Untersuchungsfläche Horn für die Jahre 1995 und 1998 wird deutlich, daß die Unterschiede in den genotypischen Strukturen deutlichen Schwankungen unterliegen können (hellgraue und schwarze Säulen). Dabei fallen die Genorte MDH-C, PGM-A, PGI-B und LAP-A\* durch signifikante Abweichungen der genotypischen Struktur zwischen der Elternpopulation und ihren Samen auf. Sichtbar wird auch, daß an den Genorten IDH-A, MDH-B\*, PGM-A und GOT-B die genotypischen Abstände zwischen den beernteten Elternbäumen und dem gewonnenen Erntegut deutlich größer sind, als dies für die gesamte Elternpopulation der Untersuchungsfläche der Fall ist.

### 6.2.5 Die Veränderung der Heterozygotenanteile zwischen Altbäumen und ihren Nachkommen

In welchem Ausmaß die Auswahl der beernteten Bäume einen Einfluß auf die genetische Struktur in den Samen hat, läßt sich auf der Untersuchungsfläche Horn überprüfen und soll an der Veränderung des Heterozygotenanteils dargestellt werden.

Abbildung 6-17 zeigt die Veränderung des Heterozygotenanteils auf der Untersuchungsfläche Horn zwischen den beernteten Bäumen und dem Erntegut sowie zwischen der gesamten Elternpopulation und ihren Samen 1995 und 1998.



**Abbildung 6-17 Die Veränderung der Heterozygotenanteile von den Eltern zu den Samen in verschiedenen Jahren, Horn 1995 und 1998**

Überraschend ist, daß die Veränderungen der Heterozygotenanteile von den Altbäumen zu den Nachkommen keineswegs immer zu einer Zunahme der heterozygoten Individuen führen. Interessant ist auch, daß in zwei verschiedenen Jahren an fast allen Genorten mit Ausnahme von IDH-A gleichgerichtete Entwicklungen stattfinden. So zeigen LAPA\* und PGI-B in beiden Jahren eine Zunahme des Heterozygotenanteils, während GOT-B, MDH-B\* und MDH-C in beiden Jahren eine Abnahme heterozygoter Nachkommen aufweisen.

Neben der zeitlichen Veränderung des Heterozygotenanteils zwischen zwei Jahren ist an der Differenz zwischen den grauen und schwarzen Balken zu erkennen, in welchem Maße die Veränderung der Heterozygotenanteile durch die Auswahl der beernteten Bäume verstärkt oder abgeschwächt wurde. So war der Anteil heterozygoter Individuen im Erntegut besonders an den Genorten MDH-C, PGM-A und GOT-B schwächer ausgeprägt, als in den Samen der gesamten Elternpopulation. IDH-A verzeichnet im Verhältnis zu den Samen der gesamten Elternpopulation sogar eine Zunahme der Heterozygotenanteile im Erntegut, während es in der genetischen Struktur der Samen aller Elternbäume auf der Untersuchungsfläche kaum eine Veränderung zur Elternpopulation gibt. Dies deutet daraufhin, daß durch die Auswahl der beernteten Bäume bevorzugt heterozygote Individuen am Genort IDH-A für die Beerntung verwendet worden sind.

Bei der an mehreren Genorten wiederholten Abnahme der Heterozygotenanteile im Erntegut drängt sich der Verdacht der Inzucht auf, der auch durch den Fixierungsindex von 0,29 am Genort PGM-A im Erntegut unterstützt wird. Dieser Vermutung steht jedoch die Erwartung entgegen, daß der relativ hohe Anteil an Randbäumen unter den beernteten Bäumen durchaus mit einer genetisch variablen Pollenwolke in Kontakt getreten sein sollte. Auch die an den Randbäumen eventuell aufgetretene, zeitlich isolierte Blüte kann für eine Veränderung der Heterozygotenanteile sprechen.

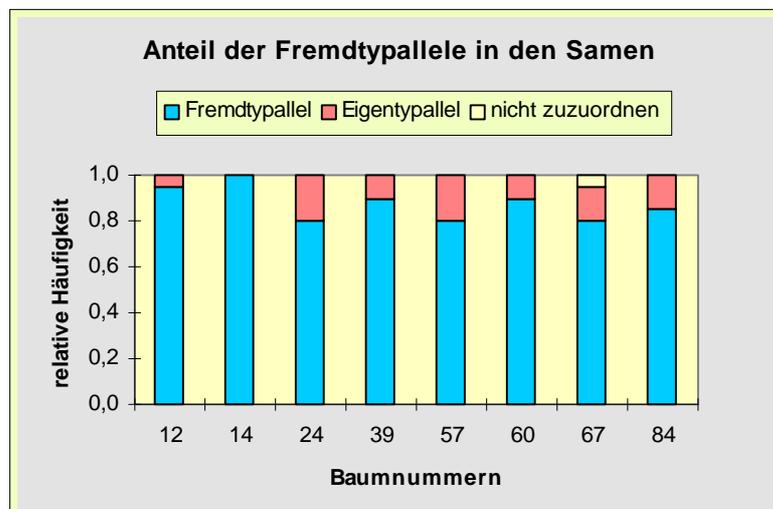
#### 6.2.6 Die Schätzung der Selbstungsraten aus den Samen bekannter Samenen Eltern der Untersuchungsfläche Hofgeismar

Mit Hilfe der Samen bekannter Samenen Eltern kann auch die Schätzung der Selbstungsrate vorgenommen werden. Dabei wird für jeden Multilocus-Genotyp geprüft, ob sich in dem untersuchten Samen ein Allel befindet, welches nicht von dem Samenen Elter stammen kann. Diese

als Ausschlußverfahren bekannte Methode erlaubt die exakte Schätzung der Selbstbefruchtung nur dann, wenn unter den Pollenbeiträgen die Allele des Samenelters nicht auftreten. In der Mehrzahl der Fälle wird diese Situation bei Isoenzymgenmarkern nicht erreicht, so daß dieses Verfahren eine obere Grenze der Selbstbefruchtung schätzt. In dieser Schätzung sind damit auch alle fremd befruchteten Samen enthalten, die von Fremdpollen befruchtet wurden, der die Allele des Samenelters trug.

Aus den 20 von jedem Baum untersuchten Samen ist nach dem Ausschlußverfahren geprüft worden, welche Samen aus Selbstbefruchtung stammen könnten. Die Abbildung 6-18 zeigt dazu die Anteile potentiell aus Selbstung hervorgegangener Samen. Bei Baum Nr. 67 konnte ein Genotyp nicht bestimmt werden, so daß dieser Samen als nicht von dem Samenelter abstammend berücksichtigt wurde.

Abbildung 6-18 Die Schätzung des Selbstungsrate aus den Samen



#### Zusammenfassung :

- Die Samenpopulationen der Untersuchungsbestände reihen sich, wie die beernteten Bäume der Untersuchungsflächen, in die Samenpopulationen aus Nordrhein-Westfalen ein, die eine starke Differenzierung zeigen.
- Aus dem Vergleich der genetischen Strukturen zwischen den Eltern und ihren Samen wird deutlich, daß die Heterozygotenanteile in zwei verschiedenen Untersuchungs Jahren gleichgerichtet verändert wurden. Die Heterozygotiegrade im Erntegut verhalten sich konform zu den Heterozygotiegraden in den beernteten Bäumen.
- Durch die Auswahl der beernteten Bäume tritt an fast allen Genorten eine stärkere Veränderung der Heterozygotenanteile zwischen den beernteten Bäumen und ihrem Erntegut ein, als dies zwischen der gesamten Elternpopulation und ihren Samen der Fall ist. Die Auswahl von Bäumen zur Beerntung kann daher vorhandene Unterschiede in der genetischen Struktur zwischen Eltern und ihren Samen verstärken.
- Das Reproduktionssystem hat bei den untersuchten Bäumen zu einer maximalen Selbstungsrate von ca. 15% geführt, was durchaus den für die Buche bekannten Schätzungen der Selbstungsrate ZIEHE (1999) entspricht.

Im vorausgegangenen Abschnitt wurden die Beerntungsbestände und ihr Erntegut genetisch charakterisiert, um die genetische Information zu beschreiben, die im Zuge der Beerntung gewonnen und während der Produktion des Vermehrungsgutes weiter bearbeitet wurde. Der nun folgende Abschnitt beschäftigt sich nun mit der Veränderung der genetischen Strukturen bei der Produktion von Vermehrungsgut.

### ***6.3 Die Veränderung genetischer Strukturen bei der Produktion von Vermehrungsgut***

Die genetischen Strukturen des Ernte-, Saat- und Pflanzgutes können bei der Produktion von Vermehrungsgut durch die Beerntung, die Behandlung des Saatgutes und die Anzucht der Pflanzen in der Baumschule beeinflusst werden. Da diese drei Phasen von verschiedenen Betrieben durchgeführt werden und jeder Betrieb für seinen Anteil an der Veränderung der genetischen Strukturen verantwortlich ist, sollen diese drei wesentlichen Produktionsphasen getrennt untersucht und dargestellt werden. Aus diesem Grunde gliedert sich dieser Abschnitt in die Phasen der Beerntung, der Saatgutbehandlung und der Anzucht von Vermehrungsgut in der Baumschule.

#### *6.3.1 Die Veränderung genetischer Strukturen bei der Beerntung*

Die Bewertung der Repräsentativität der Beerntung ist auf die Bestimmbarkeit der genetischen Struktur im Erntegut und auf eine Referenz angewiesen, an der die genetische Struktur des Erntegutes bewertet werden soll. Dabei stellt sich besonders die Bestimmung der genetischen Struktur des Erntegutes als ein Problem heraus, welches durch die Beerntungsmethode bestimmt wird.

Durch den Beerntungsfortschritt werden bei der einzelbaumweisen Beerntung die Samen jedes Baumes getrennt erfaßt. Da sich die Samenpopulation eines jeden Baumes in ihrer genetischen Zusammensetzung deutlich von anderen unterscheiden kann und die Transportbehälter für die Samen nur eine begrenzte Samenmenge fassen, ist die genetische Information der gesamten Population nicht homogen in den Transportbehältern (Jutesäcke) verteilt. Die Durchmischung des Erntegutes erfolgt erst im Samenbetrieb bei der Reinigung, bei der Trocknung und bei der Vorbereitung der Samen zur Einlagerung. Eine Beurteilung der genetischen Struktur des Erntegutes ist daher nicht unmittelbar bei der Ernte möglich. Aus dem Vergleich von Saatgutstichproben aus verschiedenen Phasen der Behandlung kann jedoch auf die Saatgutstichprobe zurück geschlossen werden, welche die geringste Veränderung infolge der Saatgutbehandlung erfahren hat.

Es sind daher zunächst zwei Fragen zu klären:

- 1) Welche der genetischen Strukturen aus verschiedenen Behandlungsphasen des Saatgutes beschreibt die genetische Struktur der Erntegutes am besten ?
- 2) An welcher genetischen Referenzstruktur soll die genetische Struktur des Erntegutes bewertet werden ?

### 6.3.1.1 Die genetische Struktur des Erntegutes

zu 1.) Die Beurteilung der vorliegenden Stichproben hinsichtlich ihrer Eignung zur Beschreibung der genetischen Struktur im Saatgut

Zu den oben dargestellten Phasen der Behandlung des Saatgutes (Beerntung, Reinigung und Lagerung) sind jeweils verschiedene Stichproben aus dem Saatgut<sup>1</sup> entnommen worden. Die erste Stichprobe über die genetische Struktur des Erntegutes wurde aus den für jeden Baum getrennt gelagerten Samen (EG-EB) erstellt. Eine zweite Stichprobe wurde aus der Menge der gereinigten Samen (SG-R) entnommen und letztendlich eine dritte Stichprobe aus den bereits getrockneten, zur Einlagerung vorbereiteten Samen (SG-L) zusammengestellt (vgl. dazu Kapitel 5.7.4).

Alle drei Stichproben zur Bestimmung der genetischen Struktur des Erntegutes können sich infolge ihrer Durchmischung unterscheiden. Es ist daher zu prüfen, welche dieser Stichproben die geringste Veränderung infolge der Saatgutbehandlung erfahren hat. Dies wird in der Regel die Samenstichprobe (EG-EB = aus den für jeden Baum getrennt gelagerten Samen) sein, wenn keine verfahrensbedingten Einflüsse bei der Erstellung der Samenstichprobe entstehen. Die genetische Struktur der Samenstichprobe mit der geringsten Beeinflussung wird anschließend für die Abschätzung der Repräsentativität verwendet.

Für die Untersuchungsfläche Horn sind nach dem in Kapitel 5.7.4 beschriebenen Verfahren die beschriebenen Samenstichproben (EG-EB(= Erntegut aus den für jeden einzelnen Baum getrennt gelagerten Samen), SG-R(= Saatgut nach Reinigung), SG-L (= Saatgut nach Vorbereitung zur Lagerung) anhand eines Homogenitätstests auf Unterschiede in ihrer genotypischen Struktur untersucht worden.

**Tabelle 6-4 Homogenitätstest zwischen genotypischen Strukturen im Saatgut in verschiedenen Phasen der Behandlung im Saatgutbetrieb, Horn 1996**

Homogenitätstest zwischen genotypischen Strukturen im Saatgut in verschiedenen Phasen der Behandlung im Saatgutbetrieb, Horn 1996 (p-Werte des Likelihood-ratio-Tests (G-Test))									
Vergleiche	IDH-A	MDH-B*	MDH-C	PGD-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	LAP-A*	PGI-B
EG-EB : EG-R	0,481	0,311	0,261	0,440	<b>0,000</b>	0,385	<b>0,002</b>	0,512	<b>0,009</b>
EG-R : EG-L	0,094	0,147	0,302	0,380	<b>0,000</b>	0,184	0,074	0,596	0,985
EG-EB : EG-L	<b>0,024</b>	<b>0,040</b>	0,109	0,671	0,199	0,493	0,503	0,914	<b>0,010</b>
Beurteilung	n.Stpr.	n.Stpr.	ok.	ok.	DM R.	ok.	n.Stpr.	ok.	EG-EB ?

#### Untersuchungsfläche Horn

Tabelle 6-4 zeigt die Ergebnisse des Homogenitätstests für den Vergleich der Saatgutstichproben EG-EB, SG-R und SG-L. Am Genort IDH-A und MDH-B\* treten Unterschiede zwischen den genotypischen Strukturen auf, die zu einem logischen Widerspruch (EG-EB = SG-R; SG-R = SG-L; EG-EB ≠ SG-L) führen und daher eine neue Stichprobenentnahme erforderlich machen (vgl. dazu Kapitel 5.7.4).

<sup>1</sup> Als Erntegut wird die geerntete, unbehandelte Menge der Samen bezeichnet, während mit der Behandlung das Erntegut zum Saatgut wird.

Bei einer Gleichheit zwischen EG-EB und SG-R sowie zwischen SG-R und SG-L würde man bei der Herkunft aus der gleichen Samenpopulation erwarten, daß auch EG-EB mit SG-L keine signifikanten Abweichungen aufweist. Es soll jedoch auch darauf hingewiesen werden, daß die p-Werte für SG-R : SG-L insbesondere für den Genort IDH-A relativ nahe der Signifikanzgrenze von 0,05 liegen.

Die Ablehnung der Hypothese von der Homogenität der untersuchten Samenstichproben kann am Genort PGM-A durch eine nicht ausreichende Durchmischung des Saatgutes bei der Reinigung (DM R.) erklärt werden. Wie bereits in der Beschreibung der Stichprobe (EG-EB = aus den für jeden einzelnen Baum getrennt gelagerten Samen ) angedeutet, ist der Unterschied der genotypischen Strukturen am Genort PGI-B durch eine Diskriminierung der seltenen Genotypen in der Stichprobe (EG-EB) verursacht und ist daher nicht der Behandlung des Saatgutes anzulasten.

Die Unterschiede in der genotypischen Struktur an den Genorten IDH-A und MDH-B\* in den Vergleichen SG-R : SG-L und EG-EB und SG-L weisen darauf hin, daß mit dem Saatgut nach der Reinigung eine weitere Veränderung stattgefunden haben muß. Eine solche Veränderung läßt sich aus den Daten über den Handel mit dem geernteten Saatgut ableiten.

**Tabelle 6-5 Ernte-, Aussaat- und Handelsmenge des Saatgutes von 1995**

Ernte-, Aussaat- und Handelsmenge des Saatgutes aus 1995				
Jahr	Hofgeismar		Horn	
Ernte 1995	976 kg		1013 kg	
	Baumschule	Handel	Baumschule	Handel
1996	3 kg		3 kg	459 kg
1997	50 kg	923 kg	2 kg	
1998			33 kg	516 kg

In der Tabelle 6-5 ist die Menge des geernteten, ausgesäten und gehandelten Saatgutes dargestellt. Die 1995 geernteten 976 kg Saatgut auf der Untersuchungsfläche Hofgeismar, sind eingelagert worden. Von dieser Menge sind 1996 3 kg und 1997 50 kg ausgesät und der Rest des Saatgutes in den Handel gebracht worden. Von den 1013 kg Saatgut der Untersuchungsfläche Horn sind unmittelbar nach der Reinigung 459 kg verkauft und der verbliebene Rest eingelagert worden. Davon wurden 1996 3 kg , 1997 2 kg und 1998 33 kg in der Baumschule ausgesät. Die restlichen 516 kg wurden 1998 in den Handel gebracht.

Da die genotypische Struktur des Saatgutes nach der Reinigung (SG-R) am Genort PGM-A bereits auf eine nicht ausreichende Durchmischung des Saatgutes hinweist, (Genotyp „22“ ist im gereinigten Saatgut an Stelle von ca. 20 % mit über 50% vertreten) und nach der Reinigung etwa die Hälfte des Saatgutes in den Handel gebracht wurde (vgl. IDH-A im Vergleich EG-EB : SG-L), ist es erklärbar, daß sich die genotypischen Strukturen im Saatgut nach der Reinigung und auch nach der Vorbereitung zur Einlagerung deutlich unterscheiden. Anhand dieser Daten wird eindrücklich belegt, daß durch das In-den-Handel-bringen von Saatgut vor einer ausreichenden Durchmischung Teilkollektive entstehen können, die nicht mehr der genetischen Struktur in den Samen des gesamten Beerntungsbestandes vergleichbar sind.

Aus diesen Gründen kann nur die genotypische Struktur des Erntegutes (EG-EB= aus den für jeden einzelnen Baum getrennt gelagerten Samen) zur Beschreibung der genotypischen Struktur des Erntegutes herangezogen werden. Die Stichproben (SG-R) und (SG-L) sind bezüglich der genetischen Struktur des Erntegutes nicht repräsentativ. Da die genotypische Struktur der Samenstichprobe (EG-EB) aus den für jeden Baum getrennt gelagerten Samen rekonstruiert wurde und eine Diskriminierung seltener Genotypen aufweisen kann, muß die Veränderung am Genort PGI-B (Minorpolymorphismus) relativiert werden. Die an diesem Genort entstehenden Abweichungen zwischen den Stichproben (EG-EB) und (SG-R) und den Stichproben (EG-EB) und (SG-L) beruhen auf der Unterschätzung des Genotyps „23“ in der Stichprobe (EG-EB).

#### *Die Untersuchungsfläche Hofgeismar*

Für die Schätzung der genetischen Struktur im Erntegut der Untersuchungsfläche Hofgeismar liegen zwei Stichproben vor. Einerseits die aus den für jeden einzelnen Baum getrennt gelagerten Samen rekonstruierte Samenstichprobe (EG-EB) und eine weitere aus dem zur Einlagerung vorbereiteten Saatgut (SG-L). Da die dritte Samenstichprobe aus dem Saatgut unmittelbar nach der Reinigung nicht hergestellt wurde, ist die Abschätzung der Eignung der Stichproben für die Schätzung der genotypischen Struktur im Erntegut nicht direkt möglich. Um aber dennoch auf der Basis der verfügbaren Daten eine Entscheidung treffen zu können, werden beide vorliegenden Samenstichproben zur Beurteilung der repräsentativen Beerntung der genotypischen Struktur herangezogen.

Zusammenfassend läßt sich damit festhalten, daß über alle betrachteten Genorte hinweg die genotypische Struktur des Erntegutes aus den für jeden Baum getrennt gelagerten Samen (EG-EB) am besten geschätzt werden kann. Sie stellen damit die beste Referenz für die Beurteilung der Repräsentativität der Beerntung auf der Untersuchungsfläche Horn da. Für die Untersuchungsfläche Hofgeismar werden beide verfügbaren Stichproben (EG-EB, SG-L) zur Schätzung der genotypischen Struktur des Erntegutes verwendet.

#### *6.3.1.2 Die Referenz zur Bewertung der repräsentativen Beerntung - die genetische Struktur der Samen der gesamten Elternpopulation des Beerntungsbestandes*

Um die repräsentative Erfassung der genetischen Struktur der Samen der gesamten Elternpopulation im Erntegut (im folgenden kurz „Repräsentativität der Beerntung“ genannt) zu bewerten, ist es notwendig, eine Referenz zu haben. An dieser wird beurteilt, in welchem Umfang die genetische Information der Samen der gesamten Elternpopulation in den Samen der beernteten Bäume (Erntegut) vertreten ist. Diese Referenz ist die Basis für die Bewertung der Repräsentativität der Beerntung.

In der vorausgegangenen Untersuchung wurden die genetischen Strukturen der beernteten Bäume und ihrer Samen charakterisiert. Dabei wurde deutlich, daß sich sowohl die Elternpopulationen als auch ihre Samen auf den Untersuchungsflächen unterscheiden. Auch untereinander weisen die Elternpopulation und ihre Samen z. T. deutliche genetische Unterschiede auf, die sich auch von einem zum nächsten Reproduktionsjahr unterscheiden können. Auf die möglichen verursachenden Faktoren, wie die Blühintensität, die Überlappung der Blütezeiten,

die Verfügbarkeit von Pollenvektoren und rezeptiven Eizellen und die Intensität und Form der Selektion wurde bereits in den methodischen Erläuterungen hingewiesen.

Jede Samenpopulation besitzt daher einen mehr oder minder großen Anteil an Erbinformationen der Elternpopulation, der über das Reproduktionssystem im Jahr der Beerntung an sie weitergegeben wurde. Werden von diesen Samen Anteile geerntet, um sie in einer Baumschule anzuziehen, dann definiert zwangsläufig nicht die genetische Information der Eltern, sondern nur die ihrer Samen auf der Beerntungsfläche den Umfang genetischer Informationen, der maximal zur Beerntung zur Verfügung gestanden hat. Da, wie bereits erwähnt, über die Anzahl der Informationen (z. B. Allele) hinaus Assoziationen der Gene zueinander (z. B. heterozygote und homozygote Individuen) genetische Eigenschaften einer Population darstellen können, ist die genotypische Struktur der Samen der gesamten Untersuchungspopulation die Referenz für die Bewertung der genetischen Struktur des Erntegutes. In dieser Referenz sollten sich daher alle vom Reproduktionssystem erhaltenen und rekombinierten Anteile der Erbinformation aus der beernteten Baumpopulation wiederfinden. Am Beispiel der 1995 beernteten Bestände soll nun die Repräsentativität der Beerntung untersucht werden.

Zur Beurteilung der Repräsentativität der Beerntung wird die genetische Struktur der Samen der gesamten Elternpopulation auf der Untersuchungsfläche der des Erntegutes gegenübergestellt und anhand des Homogenitätstests (G-Test) auf signifikante Abweichungen überprüft.

Die Tabelle 6-6 zeigt die Ergebnisse des Homogenitätstests sowohl für die allelischen als auch für die genotypischen Strukturen. In jedem dafür vorgesehenen Block sind in der oberen Zeile die p-Werte des Chi<sup>2</sup>-Tests und darunter die des G-Tests angeführt. Unter jedem Block der p-Werte erscheinen „!!!“, wenn 20% der Erwartungswerte kleiner als 5 oder ein Erwartungswert kleiner als 1 ist (vgl. Kapitel 5.3.1).

**Tabelle 6-6 Homogenitätstest zur Repräsentativität der Beerntung, Hofgeismar und Horn 1995**

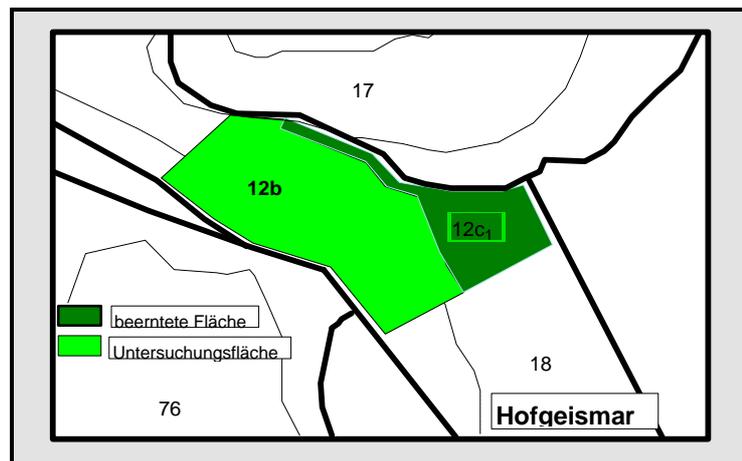
Test auf Homogenität zwischen der genetischen Struktur der Samen der gesamten Elternpopulation und der des Erntegutes, Hofgeismar 1995										
	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*	
Allele	0,605	0,785	0,020	0,001	0,687	1,000	0,165	0,010	0,958	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,605	0,785	0,017	0,001	0,325	1,000	0,171	0,010	0,958	G-Test
	!!!									
Genotypen	0,869	0,955	0,082	0,002	0,565	1,000	0,161	0,096	0,966	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,869	0,955	0,068	0,002	0,377	1,000	0,167	0,093	0,966	G-Test
	!!!									
Test auf Homogenität zwischen der genetischen Struktur der Samen der gesamten Elternpopulation und der des Erntegutes, Horn 1995										
	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*	
Allele	0,111	0,328	0,481	0,697	0,684	1,000	0,019	0,411	0,089	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,111	0,328	0,480	0,697	0,440	1,000	0,012	0,411	0,036	G-Test
				!!!			!!!		!!!	
Genotypen	0,318	0,634	0,459	0,924	0,564	1,000	0,018	0,513	0,102	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,317	0,634	0,459	0,924	0,421	1,000	0,012	0,510	0,051	G-Test
				!!!			!!!		!!!	

Auf der Untersuchungsfläche Hofgeismar ist sowohl die Abweichung der genotypischen als auch der allelischen Struktur der Samen der gesamten Elternpopulation vom Erntegut größer,

als auf der Untersuchungsfläche Horn. Während in Horn nur am Genort PGI-B eine signifikante Abweichung der genetischen Struktur des Erntegutes von der genetischen Struktur der Samen der gesamten Elternpopulation auftritt, findet sich in Hofgeismar an den Genorten PGM-A, 6PGDH-A und LAP-A\* eine deutliche Verschiebung der genetischen Strukturen.

Anhand der genetischen Strukturen im Erntegut und in den Samen der gesamten Elternpopulation läßt sich für Hofgeismar festhalten, daß besonders dort die Beerntung nicht die genetische Struktur der Samen der gesamten Elternpopulation des Beerntungsbestandes erfaßt hat. Dies ist unter Berücksichtigung der Verteilung der Beerntungsfläche im Verhältnis zum gesamten Untersuchungsbestand (vgl. Abbildung 6-19) und der Geschichte des Bestandes, der aus Naturverjüngung entstand, durchaus plausibel und untermauert einmal mehr den Hinweis auf die räumlich differenzierte Verteilung genetischer Strukturen in natürlich verjüngten Populationen (vgl. BEHM & KONNERT, 1997).

Abbildung 6-19 Die Untersuchungsfläche Hofgeismar



Die Tabelle 6-7 zeigt die Maße der genetischen Variation der Samen der Untersuchungsfläche Hofgeismar und die Veränderung zum Erntegut derselben Untersuchungsfläche.

Tabelle 6-7 Maße der genetischen Variation der Samen der gesamten Elternpopulation und die Differenz zum Erntegut, Hofgeismar 1995

Forstamt	Hofg				Population				NK des ges. Bestandes (Erntegut)									
	IDHA	Diff.	MDHB*	Diff.	MDHC	Diff.	6PA	Diff.	PGMA	Diff.	MNRA	Diff.	GOTB	Diff.	LAPA*	Diff.	PGIB	Diff.
N	230	-80	230	-80	220	-70	229	-79	193	-43	230	-80			140	10	230	-80
allelische Vielfalt	2	0	2	0	2	0	2	0	2	0	3	-1			3	0	2	0
genotyp.Vielfalt	3	0	3	0	3	0	3	0	3	0	4	-2			6	0	2	0
genotyp. Diversität	2,30	0,05	1,43	-0,01	2,32	0,03	1,54	-0,24	2,99	-0,36	1,26	-0,05			5,38	-0,99	1,06	0,06
Heterozygotenanteil	0,42	0,02	0,16	-0,01	0,39	0,01	0,19	-0,07	0,32	0,07	0,11	-0,02			0,61	-0,01	0,03	0,03
Evenness d. Genotypen	0,92	-0,01	0,82	0,00	0,89	0,01	0,78	0,09	0,97	-0,13	0,89	0,02			0,86	-0,05	0,97	-0,03
relative Trennung	0,53	0,10	0,67	0,02	0,33	0,08	0,57	0,19	0,96	-0,67	0,82	0,02			0,60	-0,24	0,95	-0,05
latentes Potential	0,30	-0,04	0,79	0,00	0,31	-0,02	0,73	0,12	0,00	0,16	1,88	-0,97			0,11	0,38	0,97	-0,03
$V_{gam}$		252	99	genetische Diversität				1,612	-0,02	Heterozygotiegrad				0,312	0,05			

Am Genort MNR-A tritt im Erntegut ein Verlust zweier Genotypen und eines Allels auf, was sogleich mit einer deutlichen Abnahme des latenten Potentials einher geht. Bei der Beurteilung des Verlustes seltener Allele ist zu berücksichtigen, daß sowohl die Stichprobengröße als auch das Verfahren zu Herstellung derselben zu einem Nichterfassen von Allelen (Verlustwahrscheinlichkeit) führen kann (GREGORIUS, 1980). Deutliche Veränderungen der Varia-

tionsparameter finden sich am Genort PGM-A, wie bereits auch aus dem Homogenitätstest zu erwarten war.

**Tabelle 6-8 Maße der genetischen Variation zwischen den Samen der gesamten Elternpopulation und dem Erntegut, Horn 1995**

Forstamt	Horn						Population				NK des ges. Bestandes (Erntegut)										
	IDHA		Diff. MDHB*		Diff. MDHC		6PA		Diff. PGMA		MNRA		Diff. GOTB		Diff. LAPA*		Diff. PGIB				
N	160	0	160	-1	160	-3	160	0	160	-1	159	1			157	3	160	0			
allelische Vielfalt	2	0	3	-1	2	0	2	0	2	0	2	1			3	0	2	0			
genotyp. Vielfalt	3	0	4	-2	3	0	2	0	3	0	2	2			6	0	2	0			
genotyp. Diversität	2,17	0,26	1,39	-0,20	2,02	0,15	1,44	-0,08	2,68	0,06	1,22	0,05			5,00	0,07	1,10	-0,09			
Heterozygotenanteil	0,32	0,05	0,15	-0,06	0,32	0,03	0,19	-0,03	0,32	0,01	0,10	0,01			0,67	0,02	0,05	-0,04			
Eveness d. Genotypen	0,82	0,05	0,84	0,07	0,82	0,03	0,81	0,03	0,86	0,02	0,90	-0,02			0,82	-0,00	0,95	0,04			
relative Trennung	0,07	0,15	0,73	0,12	0,07	0,03	0,61	0,09	0,14	2,23	0,81	-0,01			0,10	0,17	0,92	0,07			
latentes Potential	0,41	-0,14	1,81	-0,90	0,49	-0,08	0,80	0,04	0,15	-0,03	0,89	0,97			0,09	-0,07	0,95	0,04			
$V_{gam}$		183,6		108		genische Diversität				1,559		-0,01		Heterozygotiegrad				0,336		0,00	

Auch im Erntegut der Untersuchungsfläche Horn (Tabelle 6-8) ist der Verlust eines Allels am Genort MNR-A zu verzeichnen, während am Genort MDH-B\* im Erntegut ein weiteres Allel auftritt. Die Zunahme der allelischen Vielfalt kann auf der Untersuchungsfläche Horn auf die hohe Anzahl der Randbäume zurückgeführt werden, die eher vom Genfluß betroffen werden, als dies für Bäume im Bestandesinneren zu erwarten wäre. Durch den Allelverlust am Genort MDH-B\* reduziert sich die hypothetisch gametische Multilocus-Diversität  $v_{gam}$ . Die im Homogenitätstest ausgewiesene signifikante Veränderung der genotypischen Struktur am Genort PGI-B macht sich in den betrachteten Variationsparametern kaum bemerkbar.

Zusammenfassend läßt sich für die beiden Untersuchungsflächen festhalten :

- Dem Homogenitätstest entsprechend ist die Repräsentativität der Beerntung in Hofgeismar am geringsten. Verursacht durch die räumlich konzentrierte Beerntung infolge mangelnder Befahrbarkeit und durch die vermutlich stärkere genetische Differenzierung in der Population wird die genetische Struktur der Samen der gesamten Elternpopulation nicht vollständig im Erntegut repräsentiert.
- Durch die Beerntung der Randbäume auf der Untersuchungsfläche Horn findet sich im Erntegut ein zusätzliches Allel am Genort MDH-B\*, während gleichzeitig ein Allel am Genort MNR-A verloren geht. Die signifikante Veränderung der genotypischen Struktur am Genort PGI-B muß aufgrund des Verfahrens bei der Herstellung der Samenstichprobe für das Erntegut relativiert werden.

### 6.3.2 Die Behandlung des Erntegutes im Saatgutbetrieb

Mit der Ernte beginnt eine Behandlung des Erntegutes, welche, wie bereits oben beschrieben, die genetische Struktur des Erntegutes im Verhältnis zur verfügbaren genetischen Information

in den Samen der gesamten Elternpopulation beeinflussen kann. In besonderem Maße gilt dies für alle der Ernte folgenden Schritte bei der Produktion von Vermehrungsgut aus Samen. Die im folgenden beschriebenen Produktionsschritte werden aufgrund ihres organisatorischen Ablaufes in den Bereich der Saatgutbehandlung im Samenbetrieb und in den Bereich der Anzucht von Vermehrungsgut in der Baumschule unterteilt. Diese Unterteilung ist insofern notwendig, als der Baumschulbetrieb keinen Einfluß auf die Reinigung, Durchmischung, Trocknung und den Verkauf von Saatgutpartien hat. Jeder Produktionsabschnitt muß daher entsprechend den Verantwortungsbereichen für die genetische Information im Vermehrungsgut getrennt bewertet werden.

Im Saatgutbetrieb werden folgende Effekte untersucht:

- Die Reinigung des Saatgutes
- Die Durchmischung des Saatgutes
- Die Stratifizierung des Saatgutes

Auf die signifikanten Abweichungen der genetischen Strukturen in den Samenstichproben der untersuchten Behandlungsphasen ist bereits bei der Schätzung der genetischen Struktur im Erntegut eingegangen worden. Dabei stellte sich besonders die Durchmischung als wesentlicher Faktor der Beeinflussung genetischer Strukturen heraus. Es soll daher an dieser Stelle exemplarisch die Veränderung der genetischen Variationsparameter dargestellt werden, die dann eintritt, wenn Saatgut nicht ausreichend durchmischt wurde und dann in den Handel gebracht wird. Die Tabelle 6-9 stellt die Veränderung der genetischen Variationsparameter vom Beginn der Behandlung des Saatgutes (EG-EB) bis zum Ende der Behandlung (SG-L) dar.

**Tabelle 6-9 Die genetischen Variation im Saatgut zu Beginn und zum Ende der Behandlung, Horn 1995**

Forstamt	Horn						Population						EG-EB (EG-L)								
	IDHA	Diff.	MDHB*	Diff.	MDHC	Diff.	6PA	Diff.	PGMA	Diff.	MNRA	Diff.	GOTB	Diff.	LAPA*	Diff.	PGIB	Diff.			
N	160	-30	159	-29	157	-27	160	-30	159	-29	160	-30			160	-41	160	-30			
allelische Vielfalt	2	1	2	1	2	0	2	0	2	0	3	1			3	0	2	0			
genotyp. Vielfalt	3	2	2	2	3	0	2	0	3	0	4	0			6	0	2	0			
genotyp. Diversität	2,42	-0,40	1,19	0,14	2,17	0,32	1,36	-0,04	2,74	-0,23	1,27	0,01			5,07	0,28	1,01	0,10			
Heterozygotenanteil	0,37	-0,03	0,09	0,04	0,34	0,07	0,16	-0,02	0,33	0,06	0,11	0,01			0,69	-0,03	0,01	0,05			
Eveness d. Genotypen	0,87	-0,05	0,91	-0,05	0,85	0,03	0,84	0,02	0,87	-0,00	0,88	-0,00			0,81	0,04	0,99	-0,05			
relative Trennung	0,22	-0,17	0,85	-0,04	0,09	0,39	0,69	0,04	2,37	-2,03	0,81	0,01			0,27	-0,01	0,99	-0,08			
latentes Potential	0,27	1,22	0,91	0,92	0,40	-0,20	0,83	0,02	0,12	0,09	1,87	1,00			0,01	0,01	0,99	-0,05			
$V_{gam}$		291,6		4		genetische Diversität				1,553		0,01		Heterozygotiegrad				0,337		0,00	

Aus der Tabelle 6-9 wird deutlich, daß die Veränderung der genetischen Struktur durch nicht homogen verteilte genetische Informationen im Saatgut und durch das In-den-Verkehrbringen desselben so groß sein können, daß die genetischen Strukturen in den entstehenden Subpopulationen nicht mehr mit dem Ausgangsmaterial identisch sind. Es können auch zusätzliche Allele (vgl. Genorte IDH-A, MDH-B\* und MNR-A) auftreten, die zu einer deutlichen Zunahme des latenten Potentials beitragen. Der Veränderung von genetischen Strukturen im Saatgutbetrieb muß daher hohe Bedeutung zugemessen werden.

## Schlußfolgerungen

- Sowohl der statistische Test als auch der Vergleich der Variationsparameter weisen darauf hin, daß mit der Behandlung des Saatgutes im Saatgutbetrieb Veränderungen der genetischen Struktur einhergehen, welche zu einer deutlichen Abweichung der genetischen Struktur des Saatgutes im Verhältnis zu den Samen des gesamten Beerntungsbestandes führen können.

### 6.3.3 Die Veränderung der genetischen Strukturen des Vermehrungsgutes in der Baumschule

Nach der Einlagerung des Saatgutes ist dieses in der Regel für mehrere Jahre lagerfähig. Je nach Bedarf werden aus dem Lager Teilmengen des Saatgutes entnommen, um sie in der Baumschule auszusäen und daraus Pflanzgut zu erziehen. Während dieses Anzuchtprozesses wird das Vermehrungsgut verschiedenen Behandlungen unterzogen, so daß in jeder Behandlungsphase Einflüsse auf die genetische Struktur des Vermehrungsgutes auftreten können. Aus diesem Grund wird die Produktion von Vermehrungsgut in der Baumschule in einzelne Phasen zerlegt und in jeder dieser Produktionsphasen eine Analyse der genetischen Struktur vorgenommen.

Der Produktionsprozeß des Vermehrungsgutes in der Baumschule besteht aus folgenden Phasen:

- Der Vorbereitung des Saatgutes zur Aussaat
- Der Entwicklung von der Aussaat bis zum 6 Wochen alten Keimling
- Der Entwicklung vom Keimling bis zur 2jährigen Pflanze
  1. Die Verteilung der Genotypen in den Saatbeetreiben
  2. Der Einfluß der Verschulung der Pflanzen
- Der Entwicklung der verschulten Pflanzen bis zum Alter von 3 Jahren
- Der Größensortierung der Pflanzen

Bereits aus den Ergebnissen des vorausgegangenen Abschnittes wurde deutlich, daß das eingelagerte Saatgut genetisch so verändert sein kann, daß es nicht mehr der genetischen Struktur des Ausgangsbestandes entspricht. Ein Vergleich der genetischen Struktur des Vermehrungsgutes mit der genetischen Struktur der Samen aus der gesamten Elternpopulation würde daher stets zu Abweichungen führen. Diese würden sowohl die Folgen der Beerntung, der Behandlungen des Saatgutes und der Effekte aus der Baumschule zusammenfassen. Um jedoch eine Analyse der Einflüsse der Baumschulbehandlung vornehmen zu können, ist es notwendig, die genetische Struktur des Vermehrungsgutes zu Beginn und zum Ende jeder Produktionsphase einander gegenüberzustellen.

### 6.3.3.1 Die Beeinflussung der genetischen Struktur des Saatgutes durch die Vorbereitung zur Aussaat

Eine Phase der Beeinflussung des Saatgutes liegt in der Veränderung der genetischen Strukturen durch den Lagerungsprozeß und in der Vorbereitung des Saatgutes zur Aussaat. Zur Einlagerung des Saatgutes werden die Samen in einen physiologischen Ruhezustand versetzt. Wenn die Samen in Abhängigkeit ihres physiologischen Zustandes ihre Stoffwechselprozesse von der Lagerungsphase zur Keimung nicht mehr aktivieren können, dann fallen sie bereits bei der Vorbereitung des Saatgutes (Ankeimung) aus. Sind diese physiologischen Unterschiede im Saatgut mit bestimmten Genotypen assoziiert, so sollten Veränderungen der genotypischen Struktur in dem zur Aussaat vorbereiteten Saatgut sichtbar werden.

Neben den physiologischen Ursachen kann auch eine kleine Aussaatmenge aus einer nicht ausreichende durchmischten, eingelagerten Saatgutcharge zu Unterschieden in der genetischen Struktur der zu vergleichenden Vermehrungspartien führen.

Die genotypische Struktur des eingelagerten Saatgutes wurde, wie bereits oben beschrieben, durch die Saatgutstichproben (SG-L) repräsentiert. Dieses Saatgut wurde gereinigt, nachgereift und eingelagert. Im Frühjahr 1996 wurden für die Untersuchungsfläche Hofgeismar und Horn jeweils 3 kg Samen aus der Menge der eingelagerten Samen entnommen und zur Aussaat vorbereitet. Unter Erhöhung des Wassergehaltes der Samen wird die Keimtätigkeit der Samen aktiviert. Von diesen so vorbereiteten Samen wurde unmittelbar vor der Aussaat eine Samenstichprobe gezogen und als „vor der Aussaat 1996“ (vA96) bezeichnet. 1997 wurden von dem Untersuchungsmaterial aus Hofgeismar 50 kg ausgesät und davon ebenfalls eine Samenstichprobe vor der Aussaat gezogen. Diese Stichprobe wird als „vor der Aussaat 1997“ (vA97) bezeichnet.

Da das Ausmaß der Verschiedenartigkeit der genotypischen Strukturen mangels definierter Abweichungsgrenzen nicht getestet werden kann, wird die Alternativhypothese formuliert und geprüft, ob sich die genetischen Strukturen vor und nach der Behandlung signifikant unterscheiden. Zu diesem Zweck werden im folgenden Abschnitt die genetischen Strukturen zwischen dem eingelagerten und dem 1996 und 1997 zur Aussaat vorbereiteten Saatgut auf Homogenität getestet.

Die Tabelle 6-10, Tabelle 6-11, Tabelle 6-12 stellen die Ergebnisse des Homogenitätstests für die Saatgutpartien aus Horn und Hofgeismar dar, wobei für Hofgeismar eine Wiederholung der Aussaat von 1997 vorgenommen werden konnte.

**Tabelle 6-10 Homogenitätstest zwischen dem eingelagerten Saatgut und dem zur Aussaat vorbereiteten Saatgut, Hofgeismar 1996**

Test auf Homogenität zwischen der genetischen Struktur des eingelagerten Saatgutes (EG-L) und der genetischen Struktur des zur Aussaat vorbereiteten Saatgutes, Hofgeismar 1996										
	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*	
Allele	0,756	0,053	0,741	0,048	0,721	0,496	0,093	0,745	0,297	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,485	0,053	0,476	0,048	0,720	0,496	0,084	0,745	0,295	G-Test
	!!!		!!!		!!!		!!!		!!!	
Genotypen	0,097	0,189	0,620	0,003	0,494	0,633	0,310	0,923	0,334	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,079	0,187	0,538	0,003	0,425	0,633	0,250	0,922	0,252	G-Test
	!!!		!!!		!!!		!!!		!!!	

**Tabelle 6-11 Homogenitätstest zwischen dem eingelagerten Saatgut und dem zur Aussaat vorbereiteten Saatgut, Hofgeismar 1997**

Test auf Homogenität zwischen der genetischen Struktur des eingelagerten Saatgutes (EG-L) und der genetischen Struktur des zur Aussaat vorbereiteten Saatgutes, Hofgeismar 1997										
	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*	
Allele	0,685	0,277	0,771	0,163	0,475	0,136	1,000	0,699	0,297	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,440	0,277	0,495	0,162	0,305	0,136	1,000	0,698	0,295	G-Test
	!!!		!!!		!!!				!!!	
Genotypen	0,407	0,283	0,715	0,208	0,107	0,170	0,513	0,749	0,206	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,346	0,278	0,625	0,207	0,063	0,166	0,422	0,748	0,151	G-Test
	!!!		!!!		!!!		!!!		!!!	

**Tabelle 6-12 Homogenitätstest zwischen dem eingelagerten Saatgut und dem zur Aussaat vorbereiteten Saatgut, Horn 1996**

Test auf Homogenität zwischen der genetischen Struktur des eingelagerten Saatgutes (EG-L) und der genetischen Struktur des zur Aussaat vorbereiteten Saatgutes, Horn 1996										
	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*	
Allele	0,093	0,028	0,444	0,481	0,682	0,715	0,827	0,418	0,340	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,091	0,028	0,443	0,481	0,488	0,715	0,827	0,417	0,331	G-Test
	!!!				!!!				!!!	
Genotypen	0,209	0,100	0,086	0,451	0,505	0,138	0,625	0,714	0,554	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,167	0,099	0,033	0,449	0,345	0,126	0,517	0,706	0,544	G-Test
	!!!				!!!		!!!			

Die Ergebnisse des Homogenitätstests zeigen, daß für das Saatgut der Samenpartie Hofgeismar 1996 signifikante Unterschiede zwischen dem eingelagerten und dem zur Aussaat vorbereiteten Saatgut am Genort PGM-A auftreten. Am Genort MDH-C weisen sowohl die Samen aus Hofgeismar als auch die Samen aus Horn einen deutlichen Unterschied in der genetischen Struktur auf, der jedoch in den Samen zur Aussaat 1997 aus Hofgeismar nicht wiederholt wird.

Die Veränderungen der genetischen Struktur sind damit abhängig vom Aussaatjahr und können durch die Aussaatmenge und das Verfahren der Vorbereitung zur Aussaat modifiziert worden sein. 1996 sind von den Samenpartien Hofgeismar und Horn nur 3 kg Saatgut ausgebracht worden, so daß unter Berücksichtigung der in den Samen aus Horn nachgewiesenen mangelnden Durchmischung bei einer so geringen Aussaatmenge auch hier signifikant abweichende genetische Strukturen entstehen können. Diese Vermutung läßt sich auch anhand der Ergebnisse aus 1997 untermauern, zumal in dem Jahr etwa 50 kg Saatgut ausgesät worden sind und die genannten Veränderungen in der genetischen Struktur nicht aufgetreten sind.

Zusammenfassung :

- Aus den Ergebnissen dieses Untersuchungsabschnittes ist erkennbar, daß vermutlich die Lagerung und die Vorbereitung des Saatgutes zur Aussaat unter den gegebenen Bedingungen keinen Einfluß auf die genetische Struktur des Saatgutes genommen haben.
- Es bestätigen sich auch hier eher die Effekte, welche bei einer nicht ausreichenden Durchmischung des Saatgutes bei der Bildung von kleinen Teilmengen bzw. Subpopulationen entstehen.
- Die Aussaat von kleinen Populationsteilen ist daher nur dann unter genetischen Aspekten zu empfehlen, wenn die homogene Verteilung der genetischen Informationen in der Samenpopulation gewährleistet ist.

*6.3.3.2 Die Veränderung der genetischen Struktur des Vermehrungsgutes von der Aussaat bis zum 6 Wochen alten Keimling*

Mit der Aussaat des vorbereiteten Saatgutes wird der mit der Aktivierung des Stoffwechsels eingesetzte Keimungsprozeß fortgesetzt. Aus dem Samen wächst die Radicula heraus und bildet im Boden die Keimlingswurzel, über die sich der Keimling mit Nährstoffen und Wasser versorgt. Die Keimungsphase ist in der Anzucht der Pflanzen die sensibelste Phase, in welcher der Keimling seine physiologische Aktivität intensiviert. In Abhängigkeit von den Umweltbedingungen und der Stratifizierung der Samen können z. B. bei zu starker Erwärmung des Bodens die Samen in eine sekundäre Keimruhe verfallen. Hingegen treten bei einer frühzeitigen Aussaat im April auch ohne Stratifizierung recht hohe Auflaufprozent auf (ANTONI persönliche Mitteilung). Vergleichbare Erfahrungen wurden auch bei den 1996 ausgesäten Samen aus der Saatgutpartie Horn gefunden werden, welche aufgrund begrenzter Kapazitäten bei der Stratifizierung erst wenige Wochen vor der Aussaat stratifiziert werden konnten. Die Aussaat erfolgte in einer relative warmen Phase im Mai, so daß die Auflaufprozente bei den Keimlingen in Abhängigkeit von der Stratifizierung bei den Samen aus Horn gering und bei den Samen aus Hofgeismar durchschnittlich ausfielen. Von durchschnittlich 10000 Samen waren zum Ende der Vegetationsperiode aus dem Bestand in Horn noch ca. 1500 Pflanzen vorhanden, während aus dem Bestand Hofgeismar ca. 4000 Pflanzen aufgewachsen waren. Diese Reduktion der Individuenzahlen deckt sich annähernd mit den von KRÜSSMANN (1978) genannten Zahlen, der von einem kg Saatgut (= 3500 Samen) eine Ausbeute von 1500 Pflanzen erwartet. Fallen in dieser Entwicklungsphase bestimmte Genotypen bevorzugt aus, so sollte in der Population der Keimlinge eine Veränderung der genotypischen Struktur im Verhältnis zu dem ausgesäten Saatgut nachweisbar sein. Das Untersuchungsmaterial der Keimlinge für diese Fragestellung wurde aus den Blättern der Keimlinge gewonnen, welche vier bis sechs Wochen nach dem erfolgreichen Auflaufen die ersten Triebe ausbilden.

Der Vergleich der genetischen Strukturen wird zwischen den Samen, welche zur Aussaat vorbereitet wurden, und den 6 Wochen alten Keimlingen vorgenommen. Als Probenmaterial standen Keimlinge und vorbereitete Samen aus den Jahren 1996 und 1997 zur Verfügung. Da die Verteilung der genetischen Information mit der Aussaat in einen räumlich linearen Bezug (Saatbeet) gebracht wird, mußte für die Keimlinge ein Beprobungsverfahren verwendet werden, welches das Ziehen einer Zufallsstichprobe aus einer Pflanzenreihe gewährleistet. Da die Verteilung der Genotypen und Umwelten in den Saatbeetreihen unbekannt ist, mußte bei der Beprobung der Keimlingspopulation eine zufällige Auswahl aus den Genotypen und den

Umwelten sichergestellt sein. Um dies zu erreichen, wurden 150 Zufallszahlen gezogen, deren Wertebereich durch die Länge der Saatbeetreihe in cm begrenzt war. (vgl. Kapitel 5.7.2). Auf diese Weise entstand eine Zufallsstichprobe aus der Menge der Genotyp-Umwelt-Kombinationen im Saatbeet.

Als Nullhypothese wird die Erhaltung der genetischen Struktur der Samen in den Keimlingen formuliert. Eine selektive, auf bestimmte Genotypen gerichtete Veränderung der Keimlingspopulation wird nicht erwartet. Auf dieser Basis kann ein Homogenitätstest durchgeführt werden.

Die Ergebnisse des Homogenitätstests stellt die Tabelle 6-13 dar. Sie zeigt, daß die Reaktion der Samenpopulation auf die neue Umweltbedingung recht unterschiedlich ausfällt. So finden sich

**Tabelle 6-13 Homogenitätstest zwischen den zur Aussaat vorbereiteten Samen und den daraus entstandenen Keimlingen, Hofgeismar 1996**

Test auf Homogenität zwischen der genetischen Struktur der Keimlinge (Keiml96) und den zur Aussaat vorbereiteten Samen (vA96), Hofgeismar 1996										
	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*	
Allele	0,085	0,223	0,419	0,325	0,196	1,000	0,020	0,101	0,405	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,054	0,223	0,418	0,325	0,125	1,000	0,015	0,102	0,395	G-Test
	!!!				!!!				!!!	
Genotypen	0,139	0,439	0,653	0,667	0,320	1,000	0,092	0,024	0,557	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,114	0,439	0,652	0,667	0,267	1,000	0,067	0,023	0,547	G-Test
	!!!				!!!		!!!			

1996 unter den Keimlingen aus Hofgeismar signifikante Veränderungen am Genort LAP-A\*, während in der Keimlingspopulation aus Horn (Tabelle 6-15) und der des Jahres 1997 (Tabelle 6-14) aus Hofgeismar diese Veränderung nicht auftritt. An den Genorten IDH-A und PGI-B finden sich in der allelischen Struktur ebenfalls signifikante Veränderungen, deren Wiederholung 1997 jedoch auch ausbleibt.

**Tabelle 6-14 Homogenitätstest zwischen den zur Aussaat vorbereiteten Samen und den daraus entstandenen Keimlingen, Hofgeismar 1997**

Test auf Homogenität zwischen der genetischen Struktur der Keimlinge (Keiml97) und den zur Aussaat vorbereiteten Samen (vA97), Hofgeismar 1997										
	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*	
Allele	0,431	0,155	0,068	0,536	0,270	0,973	0,560	0,266	0,782	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,431	0,154	0,067	0,536	0,018	0,973	0,559	0,266	0,503	G-Test
					!!!				!!!	
Genotypen	0,538	0,295	0,065	0,828	0,480	0,202	0,556	0,607	0,176	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,538	0,292	0,063	0,828	0,302	0,176	0,555	0,606	0,090	G-Test
					!!!				!!!	

Die Veränderung der genetischen Struktur in der Keimlingspopulation Horn ist durch die signifikante Veränderung des Genortes 6PGDH-A und PGM-A gekennzeichnet, die zwar auch in den Keimlingen aus Hofgeismar 1997 vorhanden ist, dort jedoch nicht das Signifikanzniveau erreicht.

**Tabelle 6-15 Homogenitätstest zwischen den zur Aussaat vorbereiteten Samen und den daraus entstandenen Keimlingen, Horn 1996**

Test auf Homogenität zwischen der genetischen Struktur der Keimlinge (Keiml96) und den zur Aussaat vorbereiteten Samen (vA96), Horn 1996										
	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*	
Allele	0,638	0,136	0,016	0,030	0,335	1,000	0,273	0,551	0,968	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,400	0,135	0,017	0,030	0,234	1,000	0,277	0,553	0,969	G-Test
	!!!				!!!				!!!	
Genotypen	0,668	0,195	0,025	0,074	0,173	1,000	0,437	0,751	0,472	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,588	0,183	0,010	0,073	0,085	1,000	0,365	0,728	0,467	G-Test
	!!!				!!!		!!!		!!!	

### 6.3.3.3 Die Viabilität in der Keimlingsphase

Zur Darstellung der Veränderungen der genotypischen Struktur sind die folgenden drei Tabellen (Tabelle 6-16, Tabelle 6-17, Tabelle 6-18) dargestellt, welche die Differenzen der relativen Häufigkeiten von der Phase der zur Aussaat vorbereiteten Samen bis zu den 6wöchigen Keimlingen darstellen. In jeder Spalte ist die Differenz zwischen den untersuchten Stichproben für jeweils einen Genort dargestellt. In der Vertikalen finden sich alle Genotypen, welche unter den 9 Genorten aufgetreten sind.

**Tabelle 6-16 Die Viabilität in der Keimungsphase, Hofgeismar 1996**

Die Veränderung der genotypischen Strukturen von der Aussaat bis zu den Keimlingen										
Keiml96-vA96      Hofgeismar 1996										
Genorte	IDHA	MDHB	MDHC	6PA	PGMA	MNRA	GOTB	LAPA*	PGIB	
11			0,01							
12			0,06							
13		0,04								
14										
15										
22	-0,06		-0,07	0,03	-0,02	-0,05		0,11	-0,05	
23	-0,03	0,01		-0,03	-0,03	-0,01		0,01	0,04	
24						0,05		-0,07		
25										
33	0,09	-0,05			0,05			0,04	0,01	
34	0,01							-0,10		
35										
44						0,01		0,01		
45										
55										

Dunkelgrau unterlegte Felder stellen Veränderungen dar, welche in allen untersuchten Vergleichen (Hofg - vA96 : Keiml96, Hofg vA97: Keiml97, Horn vA96 : Keiml96) als positive Veränderungen der relativen Häufigkeiten aufgetreten sind. In hellgrauer Farbe sind die negativen Veränderungen der relativen Häufigkeiten hervorgehoben, die in allen untersuchten Vergleichen zwischen Keimlingen und ihrem zur Aussaat vorbereiteten Saatgut aufgetreten sind.

**Tabelle 6-17 Die Viabilität in der Keimungsphase, Hofgeismar 1997**

Die Veränderung der genotypischen Strukturen von der Aussaat bis zu den Keimlingen									
Keiml97-vA97 Hofgeismar 1997									
Genorte	IDHA	MDHB	MDHC	6PA	PGMA	MNRA	GOTB	LAPA*	PGIB
11		-0,02	0,05				0,01		
12			0,01				0,01		
13		0,04					0,01		
14									
15									
22	0,00		-0,06	-0,10	0,01	-0,05	-0,05	0,01	0,01
23	-0,06	-0,01		0,11	0,02		0,09	0,05	-0,01
24						0,02		0,01	
25									
33	0,06	-0,02		-0,01	-0,03		-0,04	0,03	
34								-0,07	
35									
44								-0,04	
45									
55									

Bei diesen Vergleichen fällt auf, daß die Genorte MDH-B\*, MDH-C und LAP-A\* in allen Vergleichen gleichgerichtete Veränderungen der Genotyphäufigkeiten aufweisen. Dabei zeichnen sich die Genotypen MDH-B1B3 und MDH-C1C1 sowie die Genotypen LAP-A2A2, A2A3 und A3A3 durch eine Zunahme aus, während die Genotypen MDH-B3B3 und MDH-C2C2 durch Abnahmen gekennzeichnet sind.

**Tabelle 6-18 Die Viabilität in der Keimungsphase, Horn 1996**

Die Veränderung der genotypischen Strukturen von der Aussaat bis zu den Keimlingen									
Keiml96-vA96 Horn 1996									
Genorte	IDHA	MDHB	MDHC	6PA	PGMA	MNRA	GOTB	LAPA*	PGIB
11		-0,02	0,06						
12			-0,02						
13		0,04					0,01		
14									
15									
22	0,01		-0,04	0,06	-0,09	0,04		0,00	0,02
23	0,02	-0,00		-0,02	0,01	-0,03		0,02	-0,01
24	-0,01					-0,01		-0,09	
25									
33	-0,02	-0,02		-0,03	0,08			0,02	-0,01
34								0,05	
35									
44						-0,00		0,00	
45									
55									

Während des Aussaatjahres 1996 traten am Genort 6PGDH-A gerichtete Veränderungen der relativen Häufigkeiten für die Genotypen A2A2 und A2A3 auf. Diese dargestellten Verände-

rungen der genotypischen Häufigkeiten sind Hinweise auf unterschiedliche Viabilitäten der vorkommenden Genotypen, zumal ihr Auftreten in allen drei Vergleichen gleichgerichtet ist. Dennoch darf nicht übersehen werden, daß diese Häufigkeiten aus Stichproben ermittelt sind, die allein aufgrund des Stichprobenverfahrens zu einer gewissen Variation der Häufigkeiten führen und erst über den oben angeführten statistischen Test abgesichert werden können.

#### *Schlußfolgerungen*

- Der Nachweis über die Veränderung der genotypischen Struktur von dem zur Aussaat vorbereiteten Saatgut (vA96) und (vA97) zu den daraus entstandenen Keimlingen (Keiml96) und (Keiml97) läßt sich nicht in allen untersuchten Populationen statistisch signifikant führen.
- Dennoch treten die Enzymgenorte MDH-B\*, MDH-C und LAP-A\* durch eine gleichgerichtete Entwicklung ihrer relativen Häufigkeiten hervor.
- Die gleichgerichtete Entwicklung der relativen Häufigkeiten an den entsprechenden Enzymgenorten ist ein Hinweis auf mögliche Viabilitätsvorteile. Ihre Interpretation wird jedoch durch die Ergebnisse des statistischen Tests und die Bestimmung der relativen Häufigkeiten aus Stichproben eingeschränkt.

#### *6.3.3.4 Die Veränderung der genotypischen Struktur der Pflanzen von der Keimlingsphase bis zur 2jährigen Pflanze*

Die Untersuchung der Veränderung der genotypischen Struktur der Pflanzen vom 6 Wochen alten Keimling bis zur zweijährigen Pflanze ist durch einen direkten Vergleich der genetischen Strukturen nicht möglich, weil zum Ende der ersten Vegetationsperiode die Pflanzen der Reihen 2 und 4 aus dem fünfzeihigen Saatbeet entnommen wurden. Diese als Verschulung bezeichnete Erweiterung des Standraums für die verbleibenden Pflanzen erfolgt durch das Ausheben der zu verschulenden Pflanzen im Herbst. Diese ausgehobenen Pflanzen verbleiben bis zum Frühjahr im Kühlhaus und werden im Mai in einem anderen Pflanzbeet ausgepflanzt. Die Population der zweijährigen Pflanzen ist damit in zwei Teilpopulationen getrennt worden, die zum Zeitpunkt der Untersuchung der genetischen Unterschiede zwischen den Keimlingen und den daraus erwachsenen 2jährigen Pflanzen bereits unterschiedliche Entwicklungen durchlaufen haben.

Um sie dennoch zu einer Population zusammenfassen zu können, ist zu prüfen, inwieweit sich die Teilpopulationen der im Saatbeet verbliebenen Pflanzen (= Reihen 1, 3, 5) von denen der verschulenden Pflanzen unterscheiden. Sollten sie sich unterscheiden, so kann die Ursache in der nicht zufälligen Verteilung der Genotypen in den Reihen des Saatbeetes (2, 4  $\neq$  1, 3, 5) liegen oder in der Verschulung selbst begründet sein. Im folgenden wird daher zunächst die Verteilung der Genotypen in den Reihen 2, 4 und 1, 3, 5 des Saatbeetes geprüft. Anschließend werden die genotypischen Strukturen der verschulenden und nicht verschulenden Pflanzen auf Unterschiede untersucht, bevor abschließend die Entwicklung der Pflanzen bis zum Alter von 2 Jahren zusammenfassend dargestellt werden kann.

### Die Verteilung der Genotypen im fünfreihigen Saatbeet

Aus den 1998 aufgelaufenen Keimlingen der Untersuchungsfläche Horn wurden die Keimlinge der ersten, dritten und fünften Reihe getrennt von der in der zweiten und vierten Reihe des Saatbeetes erfaßt. Sind die Genotypen auf die Saatbeetreihen 1, 3 und 5 und die Reihen 2 und 4 nicht homogen verteilt, so müssen sich Unterschiede in der genotypischen Struktur dieser Teilkollektive der Keimlinge zeigen. Diese Untersuchung gilt jedoch nur für die zusammengefaßten Saatbeetreihen 2, 4 und 1, 3, 5. Da bekannt ist, daß die Samen bei der Vorbereitung zur Aussaat und in der Sämaschine selbst mehrfach durchmischt werden, wird erwartet, daß die Genotypen zufällig auf diese beiden Teilkollektive der Keimlingspopulation verteilt sind.

Tabelle 6-19 zeigt die Ergebnisse des Homogenitätstests der beiden verglichenen Keimlingsteilpopulationen. Mit Ausnahme von PGI-B treten an den untersuchten Genorten keine signifikanten Veränderungen der genotypischen und der allelischen Strukturen auf. Die Ursache dafür ist das Auftreten von vier Genotypen PGI-B2B3 in den Reihen 2 und 4, während in den Reihen 1, 3, 5 des Saatbeetes dieser Genotyp fehlt. Durch die geringe Anzahl der heterozygoten Pflanzen am Genort PGI-B sind mehr als 20% der Erwartungswerte  $< 5$ , so daß die Bedingungen für die Anwendbarkeit des  $\chi^2$ -Tests nicht mehr gewährleistet sind.

Auf der Basis der hier gegebenen Verteilung der Genotypen in einer Keimlingsstichprobe vom Umfang 200, mit je 91 Pflanzen in den Reihen 1, 3, 5 und 109 Pflanzen in den Reihen 2 und 4 des Saatbeetes kann daher für die nicht signifikanten Genorte eine zufällige Verteilung über die Saatbeetreihen angenommen werden. Für den signifikanten Genort ist vermutlich auch mit einer Erhöhung der Stichprobenumfänge eine entsprechende Aussage verbunden.

**Tabelle 6-19 Homogenitätstest zwischen den genetischen Strukturen in den Saatbeetreihen 1, 3, 5 und 2, 4, Horn 1998**

Test auf Homogenität zwischen den genetischen Strukturen der Keimlinge aus den Reihen 1, 3, 5 und den Reihen 2, 4 in der Keimlingspopulation Horn, 1998										
	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*	
Allele	0,300	0,927	0,308	0,767	0,578		0,213	0,345	0,301	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,299	0,927	0,306	0,767	0,365		0,027	0,345	0,131	G-Test
					!!!!		!!!!		!!!!	
Genotypen	0,561	0,938	0,191	0,679	0,430		0,065	0,788	0,235	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,560	0,938	0,155	0,677	0,356		0,026	0,786	0,124	G-Test
					!!!!		!!!!		!!!!	

#### Schlußfolgerungen

→ Durch die mehrfache Durchmischung des Saatgutes bis zur Aussaat sind die Genotypen in den Reihen 2,4 und 1,3,5 zufällig verteilt. Für den Genort PGI-B ist auf der Grundlage dieser Daten keine Entscheidungen möglich.

### 6.3.3.5 Der Einfluß der Verschulung auf die genetische Struktur im Vermehrungsgut

Nach der Bestätigung der zufälligen Verteilung der Genotypen in den Saatbeetreihen 1, 3, 5 und 2, 4 für die untersuchten Genorte mit Ausnahme von PGI-B, kann nun die Hypothese geprüft werden, ob der Einfluß der Verschulung der Pflanzen auf die genetische Struktur des Vermehrungsgutes zufällig ist oder eine gerichtete Veränderung darstellt. Da die Verschulung für die Pflanzen eine zusätzliche Veränderung der Umwelt und eine Belastung der Physiologie darstellt, ist zu erwarten, daß physiologisch schwächere Pflanzen durch diese Behandlung in Umweltbedingungen geraten, die sie nicht überleben. Eine Veränderung der genotypischen Struktur der verschulerten Pflanzen im Verhältnis zu den nicht verschulerten Pflanzen kann daher erwartet werden. Da eine Referenz für die Unterschiedlichkeit von genotypischen Verteilungen nicht existiert, wird auf die Alternativhypothese getestet: Die Stichproben entstammen einer Grundgesamtheit, die genotypischen Verteilungen der Teilpopulationen sind nicht signifikant voneinander verschieden.

Ähnlich den vorausgegangenen Stichprobenerhebungen werden auch hier die Pflanzen über Zufallszahlen, die Positionen im Saat- und Pflanzbeet repräsentieren, ausgewählt. In jeder Teilpopulation werden 150 Pflanzen bestimmt und von ihnen ein Zweig mit Knospen als Probenmaterial untersucht. Bei der Teilpopulation der verschulerten Pflanzen der Untersuchungsfläche Hofgeismar sind die Pflanzen vor dem Auspflanzen der Größe nach sortiert worden. Die Teilpopulation der 2jährigen, nicht verschulerten Pflanzen wird als „2+0jährige Pflanzen zum Ende der Vegetationsperiode 1997“ (2+0j-97) und die der verschulerten Pflanzen als „Verschulung 1996“ (VS96) bezeichnet. Als statistisches Testverfahren wird der Homogenitätstest als Likelihood-ratio-Test angewendet.

Die Tabelle 6-20 (Hofgeismar) und die Tabelle 6-21 (Horn) zeigen die Ergebnisse des Homogenitätstests zwischen den verschulerten Pflanzen (VS96) und den nicht verschulerten Pflanzen (2+0j-97), die im Saatbeet in den Reihen 1, 3, 5 verblieben sind. Für den Genort GOT-B liegen bei den verschulerten Pflanzen keine Daten vor.

**Tabelle 6-20 Homogenitätstest zwischen den verschulerten und nicht verschulerten Pflanzen, Hofgeismar 1997**

Test auf Homogenität zwischen den genetischen Strukturen der verschulerten Pflanzen (VS96) und den 2jährigen Pflanzen im Saatbeet (2+0j-97), Hofgeismar 1997										
	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*	
Allele	0,778	0,627	0,579	0,168	0,851	1,000	0,319	0,860	0,394	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,499	0,627	0,579	0,029	0,851	1,000	0,308	0,860	0,252	G-Test
	!!!!						!!!!		!!!!	
Genotypen	0,608	0,204	0,579	0,121	0,848	1,000	0,317	0,757	0,400	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,528	0,201	0,477	0,061	0,848	1,000	0,306	0,756	0,294	G-Test
	!!!!		!!!!	!!!!			!!!!		!!!!	

**Tabelle 6-21 Homogenitätstest zwischen den verschulten und nicht verschulten Pflanzen, Horn 1997**

Test auf Homogenität zwischen den genetischen Strukturen der verschulten Pflanzen (VS96) und den 2jährigen Pflanzen im Saatbeet (2+0j-97), Horn 1997										
	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*	
Allele	0,604	0,722	0,384	0,600	0,526	1,000	0,524	0,124	0,117	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,249	0,722	0,383	0,248	0,337	1,000	0,522	0,123	0,114	G-Test
	!!!!			!!!!						
Genotypen	0,555	0,940	0,492	0,338	0,299	1,000	0,520	0,379	0,165	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,415	0,940	0,405	0,246	0,216	1,000	0,519	0,374	0,099	G-Test
	!!!!		!!!!	!!!!	!!!!				!!!!	

Für alle weiteren untersuchten Genorte im Untersuchungsmaterial aus Hofgeismar und Horn läßt sich auf der Basis der genotypischen Struktur die Hypothese von dem gemeinsamen Ursprung der Stichproben aus einer Grundgesamtheit nicht falsifizieren. Ein die genetische Struktur des Vermehrungsgutes verändernder Einfluß der Verschulung kann daher ausgeschlossen werden.

*Schlußfolgerung*

- Die Hypothese des gemeinsamen Ursprungs der Stichproben (2+0j-97) und (VS96) wird durch den Homogenitätstest nicht falsifiziert. Beide Stichproben dürfen zur Beurteilung der Entwicklung der genotypischen Verteilung der Pflanzen vom Keimling bis zum Alter von 2 Jahren (=Vegetationsperioden) zusammengefaßt werden.
- Auf der Basis des Homogenitätstests ist der Einfluß der Verschulung der Pflanzen auf die genetische Struktur der Pflanzenpopulationen nicht nachweisbar.

*6.3.3.6 Die Veränderung der genotypischen Struktur vom Keimling bis zur 2jährigen Pflanze*

Durch die Zerlegung der Sämlingspopulation in eine Subpopulation, die im Saatbeet verbleibt, und eine, die in ein anderes Pflanzbeet verschult wurde, war es notwendig zunächst zu prüfen, inwieweit die Verschulung zu einer Abweichung der genetischen Strukturen in den Teilpopulationen führt. Da die Hypothese vom gemeinsamen Ursprung der untersuchten Teilpopulationen nicht falsifiziert werden konnte, die Teilpopulation der zu vergleichenden 2jährigen Pflanzenpopulationen also genetisch gleich sind, können diese Teilpopulationen zu einer Population der 2jährigen Pflanzen zusammengeschlossen werden. Dies ist insofern notwendig, als die genetische Struktur der Keimlinge in allen fünf Saatbeetreihen bestimmt worden ist und daher auch mit den aus diesen Reihen stammenden Pflanzen verglichen werden muß. Da während der ersten zwei Jahre der Wuchsraum in den Saatbeetreihen noch relativ groß ist, soll die Erwartung der unveränderten genetischen Struktur in den 2jährigen Pflanzen im Verhältnis zu den Keimlingen getestet werden.

Die Aufnahme der 2jährigen Pflanzen erfolgte am Ende der Vegetationszeit 1997. Da die Pflanzen der Aussaat 1996 teilweise verschult wurden, besteht die Population der daraus entstandenen 2jährigen Pflanzen aus den nicht verschulten (2+0j-97) und den verschulten Pflanzen (VS96). Die Untersuchung wurde sowohl für die Pflanzen der Untersuchungsfläche Hof-

geismar als auch für die der Untersuchungsfläche Horn durchgeführt. Die 1997 ausgesäten Samen aus dem Beerntungsbestand Hofgeismar sind aufgrund des schwachen Wachstums nicht verschult worden, so daß die Population der 2+0jährigen Pflanzen in allen fünf Saatbeet-  
reihen beprobt werden konnte. Durch die geringe Zahl der Keimlinge 1997 aus der Herkunft Horn stehen 1998 keine Vergleichsdaten von 2jährigen Pflanzen zur Verfügung. Bei den Keimlingen sind als Untersuchungsmaterial die Blätter und bei den 2jährigen Pflanzen die bereits angelegten Knospen verwendet worden. Als Testverfahren wurde der Homogenitätstest eingesetzt.

**Tabelle 6-22 Homogenitätstest zwischen den Keimlingen und den 2jährigen Pflanzen, Hofgeismar 1997**

Test auf Homogenität zwischen der genetischen Struktur der Keimlinge (Keiml96) und den 2jährigen Pflanzen (2j-97), Hofgeismar 1997										
	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*	
Allele	0,742	0,582	0,155	0,432	0,001	1,000	0,002	0,008	0,165	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,746	0,581	0,147	0,118	0,002	1,000	0,003	0,008	0,185	G-Test
	!!!!			!!!!					!!!!	
Genotypen	0,900	0,850	0,055	0,267	0,003	1,000	0,017	0,116	0,191	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,902	0,850	0,051	0,157	0,003	1,000	0,019	0,117	0,219	G-Test
	!!!!		!!!!	!!!!	!!!!		!!!!		!!!!	

Zwischen den Keimlingen der Herkunft Hofgeismar und den daraus entstandenen 2jährigen Pflanzen finden sich signifikante Abweichungen der genotypischen Strukturen an den Genorten MNR-A und PGI-B (Tabelle 6-22).

**Tabelle 6-23 Homogenitätstest zwischen den Keimlingen und den 2jährigen Pflanzen, Horn 1997**

Test auf Homogenität zwischen der genetischen Struktur der Keimlinge (Keiml96) und den 2jährigen Pflanzen (2j-97), Horn 1997										
	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*	
Allele	0,012	0,933	0,007	0,139	0,805	1,000	0,920	0,077	0,249	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,006	0,933	0,005	0,070	0,590	1,000	0,921	0,071	0,216	G-Test
	!!!!			!!!!	!!!!				!!!!	
Genotypen	0,013	0,875	0,022	0,183	0,513	1,000	0,920	0,355	0,267	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,010	0,875	0,015	0,139	0,413	1,000	0,920	0,357	0,237	G-Test
	!!!!		!!!!	!!!!	!!!!				!!!!	

Der Likelihood-ratio-Test (Homogenitätstest) zeigt an den Genorten IDH-A und 6PGDH-A signifikante Abweichungen zwischen der genotypischen Struktur der Keimlinge des Jahres 1996 (Keiml96) und den daraus entstandenen 2jährigen Pflanzen (2j-97) aus der Herkunft Horn (Tabelle 6-23).

**Tabelle 6-24 Homogenitätstest zwischen den Keimlingen und den 2jährigen Pflanzen, Hofgeismar 1998**

Test auf Homogenität zwischen der genetischen Struktur der Keimlinge (Keiml97) und den 2jährigen Pflanzen (2+0j-98), Hofgeismar 1998										
	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*	
Allele	0,774	0,070	0,087	0,302	0,332	0,978	0,489	0,432	0,496	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,774	0,069	0,086	0,192	0,145	0,978	0,488	0,431	0,317	G-Test
				!!!	!!!				!!!	
Genotypen	0,559	0,191	0,172	0,374	0,366	0,218	0,484	0,675	0,234	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,557	0,187	0,141	0,320	0,195	0,194	0,484	0,673	0,121	G-Test
				!!!	!!!	!!!	!!!		!!!	

Die in Tabelle 6-22 signifikante Veränderung der genotypischen Struktur am Genort MNR-A ist bei den Pflanzen der Herkunft Hofgeismar durch eine Abnahme der Genotypen „A2A4“ bestimmt. Die Pflanzen der Untersuchungsfläche Horn zeigen diese Veränderung der genotypischen Struktur nicht. Auch 1998 wird diese Entwicklung bei den Pflanzen der Untersuchungsfläche Hofgeismar nicht wiederholt.

Hingegen findet sich 1997 bei den Pflanzen der Untersuchungsfläche Horn am Genort 6PGDH-A eine deutliche Zunahme der Heterozygoten des Typs „A2A3“, so daß diese Unterschiede vom Homogenitätstest als signifikant erkannt werden. Diese Entwicklung ist auch bei den Pflanzen der Untersuchungsfläche Hofgeismar 1998 vorhanden (Tabelle 6-24), fällt jedoch dort nicht so stark aus, daß die kritische Wahrscheinlichkeit ( $\alpha = 0,05$ ) unterschritten wird. Die Signifikanz am Genort IDH-A hat ihre Ursache in der Abnahme des Genotyps „A2A2“, die jedoch in den Pflanzen der Untersuchungsfläche Hofgeismar nicht auftritt. Am Genort PGI-B wird die signifikante Abweichung der beiden genotypischen Verteilungen durch die Zunahme des Genotyps „B2B3“ bestimmt.

Anhand der Ergebnisse dieses Vergleichs wird deutlich, daß die Veränderung der genetischen Strukturen in den einzelnen Pflanzenpartien bei der Entwicklung vom Keimling zur 2jährigen Pflanze sehr unterschiedlich verlaufen kann. Dies mag einerseits an den für jede Population individuellen genetischen Strukturen liegen und andererseits auch durch die vorausgegangenen Phasen der Behandlung bestimmt sein.

#### Schlußfolgerung

- Nach den vorliegenden Daten gibt es keine Anhaltspunkte dafür, daß in dieser Entwicklungsphase vom Keimling bis zur 2jährigen Pflanze bestimmte gerichtete Veränderungen in allen untersuchten Populationen auftreten.

#### 6.3.3.7 Die Veränderung der genotypischen Struktur in den Pflanzen von der Verschulung bis zum Alter von 1+2 Jahren

Neben dem Standardsortiment der 2+0jährigen Pflanzen, welche im Saatbeet bis zum Verkauf verbleiben, wird aus den verschulten Pflanzen das Sortiment der 1+2jährigen Pflanzen produziert. Diese Pflanzen haben, wie bereits beschrieben, ein Jahr in den Reihen 2 und 4 des fünf-reihigen Saatbeetes verbracht und sind anschließend in ein Pflanzbeet verschult worden. Im Pflanzbeet verbleiben diese Pflanzen bis zu ihrem Verkauf als 1+2jährige Pflanzen. Aufgrund

des mit dem Alter zunehmenden Konkurrenzdruckes zwischen den Pflanzen ist zu erwarten, daß die intraspezifische Selektion stärker wird und die Pflanzen mit physiologisch schlechteren Voraussetzungen zurückbleiben oder ganz ausfallen. Sind diese Effekte mit den untersuchten Genorten stochastisch assoziiert, dann sollten Unterschiede zwischen der genotypischen Struktur der verschulten Pflanzen (VS96) und den daraus hervorgegangenen 3jährigen Pflanzen (1+2j-98) auftreten. Der Test dieser beiden Pflanzenkollektive erfolgt unter der Nullhypothese, daß die genetischen Strukturen dieser beiden Pflanzenkollektive aus einer Grundgesamtheit stammen und daher nur zufällsmäßige Variationen in ihrer genetischen Struktur aufweisen. Von beiden Pflanzenkollektiven wurden Knospen gewonnen und einer genetischen Untersuchung unterzogen. Die Untersuchung wird für die verschulten Pflanzen der Herkunft Horn und Hofgeismar durchgeführt. Am Genort GOT-B war eine Auswertung der Elektropherogramme nicht möglich.

**Tabelle 6-25 Test auf Homogenität zwischen der genetischen Struktur der verschulten und den daraus entstandenen 1+2jährigen Pflanzen, Hofgeismar 1998**

Test auf Homogenität zwischen den im Alter von einem Jahr verschulten Pflanzen und den daraus entstandenen 1+2jährigen Pflanzen (1+2j-98), Hofgeismar 1998										
	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*	
Allele	0,175	0,309	0,971	0,353	0,561	1,000	0,453	0,463	0,783	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,175	0,309	0,971	0,062	0,358	1,000	0,451	0,463	0,505	G-Test
				!!!!	!!!!		!!!!		!!!!	
Genotypen	0,386	0,326	0,999	0,018	0,432	1,000	0,450	0,155	0,584	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,385	0,321	0,999	0,008	0,356	1,000	0,448	0,151	0,437	G-Test
			!!!!	!!!!					!!!!	

Mit Ausnahme von PGM-A treten in den Pflanzen der Herkunft Hofgeismar an den untersuchten Genorten keine signifikanten Veränderungen der genetischen Strukturen auf (Tabelle 6-25). Am Genort PGM-A wird die Veränderung der genetischen Strukturen im wesentlichen durch die Abnahme des Genotyps A2A2 und das Auftreten eines Genotyps A1A3 bestimmt (vgl. Häufigkeitsverteilung im Anhang).

**Tabelle 6-26 Test auf Homogenität zwischen der genetischen Struktur der verschulten und den daraus entstandenen 1+2jährigen Pflanzen, Horn 1998**

Test auf Homogenität zwischen den im Alter von einem Jahr verschulten Pflanzen und den daraus entstandenen 1+2jährigen Pflanzen (1+2j-98), Horn 1998										
	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*	
Allele	0,798	0,105	0,398	0,404	0,716	1,000	0,788	0,329	0,143	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,796	0,105	0,397	0,134	0,716	1,000	0,788	0,329	0,058	G-Test
				!!!					!!!	
Genotypen	0,463	0,271	0,374	0,313	0,466	1,000	0,786	0,308	0,145	Chi <sup>2</sup> -Test
	0,312	0,268	0,374	0,205	0,384	1,000	0,786	0,305	0,074	G-Test
	!!!			!!!	!!!				!!!	

Die Veränderung der genotypischen Struktur am Genort PGM-A in der Herkunft Hofgeismar läßt sich in der Herkunft Horn nicht nachvollziehen (Tabelle 6-26).

#### Schlußfolgerung

- In der Entwicklungsphase von der Verschulung bis zu den 1+2jährigen Pflanzen treten keine in beiden untersuchten Herkünften konsistenten Veränderungen der genetischen Struktur auf, die auf eine behandlungsabhängige Wirkung schließen lassen. Vielmehr finden sich populationsspezifische Abweichungen der genetischen Struktur am Genort PGM-A.

#### 6.3.3.8 Der Einfluß der Größensortierung auf die genetische Struktur des Vermehrungsgutes

Mit dem Erreichen des Verkaufsalters werden die Pflanzen aus dem Saat- oder Pflanzbeet ausgehoben und einer Sortierung unterzogen, welche durch die Richtlinien über die Normen der äußeren Beschaffenheit und Gesundheit von Vermehrungsgut (71161/EWG3.2) und die Gütebestimmungen für Baumschulpflanzen der Forschungsgesellschaft Landschaftsentwicklung und Landschaftsbau e.V. (FLL) festgelegt sind.

Bei dieser Sortierung werden die Pflanzen in Größenklassen eingeordnet, welche sich jedoch in Teilen überschneiden können. Um eine Analyse des Einflusses genetischer Eigenschaften auf die Pflanzenhöhe vornehmen zu können, ist diese Einteilung insofern ungeeignet, als sie durch die Überlappung der Größenintervalle der Pflanzen zu einer klaren Trennung der Einflüsse führt. Aus diesem Grund wurde zur Untersuchung dieses Zusammenhangs von jeder Pflanze der Genotyp und die Höhe bestimmt, und anschließend eine Klassifizierung der Pflanzenhöhen vorgenommen, welche das Kollektiv der Pflanzen in eindeutig der Größe nach differenzierte Teilkollektive zerlegt.

Folgende daraus entstehende Fragestellungen wurden in diesem Zusammenhang geprüft:

1. Sind die durch die Sortierung entstandenen Teilkollektive genetisch unterschiedlich ?
2. Gibt es Assoziationen zwischen dem Genotyp und der Größenklasse der Pflanzen ?
3. Wie verändern sich die Assoziationen der Genorte zueinander durch eine Sortierung ?

#### *Der Vergleich der genotypischen Strukturen in den Teilkollektiven der sortierten Pflanzen*

Durch die Sortierung wird die Pflanzenpopulation der 2+0jährigen und der 1+2jährigen Pflanzen in Teilkollektive zerlegt. Werden dabei die Genotypen zufällig auf die Größenklassen verteilt, dann sollten sich deren genetische Strukturen nicht stochastisch signifikant unterscheiden. Ist die genetische Struktur in den sortierten Pflanzenkollektiven doch verschieden, so ist von einer Beziehung zwischen dem Genotyp und der Pflanzengrößenklasse auszugehen, wie sie in der Sortierung verwendet worden ist. Als Nullhypothese wird die Erwartung formuliert, daß sich die genetischen Strukturen in den sortierten Teilkollektiven nicht unterscheiden.

Als Untersuchungsmethode wurde das in Kapitel 5.7.2 dargestellte Verfahren zur repräsentativen Beprobung von Saatbeetreiben verwendet. Die Größenklassierung ist in Tabelle 6-27 dargestellt. Da die 2+0jährigen Pflanzen sich von den 1+2jährigen in ihrer Größe deutlich unterscheiden, sind für die beiden Pflanzenkollektive verschiedene Größenklassen verwendet worden.

**Tabelle 6-27 Die Größenklassen bei der Sortierung von Pflanzen**

Größenklassen der Pflanzensortierung:	
Sortiment	Größenklasse
2+0	< 30cm
	30-50cm
	>50cm
1+2	< 50cm
	50-80cm
	>80

Durch die Größenklassierung entstanden drei Teilkollektive, welche mit dem Namen der Stichprobe und der Größenklasse bezeichnet wurden. Für alle Teilkollektive einer Pflanzenpartie, z. B. für 2+0jährige Pflanzen aus Horn, wurden die paarweisen Homogenitätstests durchgeführt. Die p-Werte des Likelihood-ratio-Tests in Tabelle 6-28 zeigen, daß die signifikanten Veränderungen der genotypischen Strukturen nicht konsistent in allen Stichproben auftreten. Die Häufung der signifikanten Abweichungen in den 1+2jährigen Pflanzen weist daraufhin, daß mit zunehmendem Alter der Pflanzen zusätzliche Selektionsfaktoren, wie z. B. die intraspezifische Konkurrenz wirksam werden. Es darf jedoch nicht übersehen werden, daß auch die relativ kleinen Teilkollektive einen Einfluß auf diese Verteilungen besitzen. Eine Beeinflussung der Pflanzenhöhe durch die genetische Struktur ist aus diesen Daten daher nicht ausreichend absicherbar. Um eine detailliertere Beobachtung dieses Zusammenhangs vorzunehmen, wäre es notwendig, den Stichprobenumfang soweit zu erhöhen, daß auf eine Klassierung verzichtet werden kann.

**Tabelle 6-28 Homogenitätstests zwischen den genotypischen Strukturen der durch die Sortierung entstandenen Teilkollektiven der Pflanzen**

Homogenitätstest zwischen den genotypischen Strukturen der Teilkollektive der sortierten Pflanzen (Likelihood-ratio-Test)										
Hofg_1+2j-98	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*	N
<50:50-80cm	0,642	0,635	0,994	0,188	0,104	0,794	0,324	0,701	<b>0,002</b>	19
50-80:>80cm	0,556	0,348	0,378	0,495	0,172	0,921	0,489	0,782	0,186	70
>80cm:<50cm	0,279	0,188	0,697	0,463	<b>0,044</b>	0,878	0,184	0,657	<b>0,020</b>	57
Horn_1+2j-98	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*	N
<50:50-80cm	0,788	0,431	0,806	0,944	0,577	0,374	0,698	0,255	0,261	6
50-80:>80cm	0,479	0,820	0,633	0,560	0,306	0,434	<b>0,028</b>	0,355	<b>0,029</b>	77
>80cm:<50cm	0,585	0,323	0,951	0,941	0,202	0,617	0,303	0,223	0,193	68
Hofg_2+0j-97	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*	N
<30:30-50cm	0,392	0,206	0,738	0,205	0,500	0,408	0,427	0,432	0,504	33
30-50:>50cm	0,196	0,927	0,493	0,624	0,299	0,709	0,408	0,163	0,649	82
>50cm:<30cm	0,361	0,214	0,396	0,349	0,786	0,755	<b>0,000</b>	0,203	0,348	36
Hofg_2+0j-98	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*	N
<30:30-50cm	0,858	0,414	0,191	0,909	0,537	0,209	0,092	0,683	0,998	42
30-50:>50cm	0,110	0,139	0,922	0,360	0,347	0,223	0,683	0,898	0,625	71
>50cm:<30cm	0,245	0,081	0,353	0,504	0,106	<b>0,024</b>	0,216	0,564	0,724	37
Horn_2+0j-97	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*	N
<30:30-50cm	0,665	0,292	0,863	0,146	0,508	0,760	0,271	0,120	0,170	65
30-50:>50cm	0,367	0,249	0,191	0,740	0,512	0,232	0,345	<b>0,038</b>	0,820	61
>50cm:<30cm	0,339	0,341	0,224	0,099	0,694	0,115	0,142	0,109	0,182	15

### Schlußfolgerung

- Die durch eine Sortierung der Pflanzen nach Größenklassen entstehenden Teilkollektive geben Hinweise darauf, daß bei den 1+2jährigen Pflanzen Abweichungen in der genetischen Struktur zwischen den entstandenen Teilkollektiven auftreten können. Sie sind aber unter Berücksichtigung der Stichprobenumfänge nicht ausreichend absicherbar.

### Die Assoziation zwischen Genotyp und Größenklasse der Pflanzen

Um eine weitere Einschätzung der Beziehung zwischen Pflanzenhöhe und Genotyp zu bekommen, wurden die Assoziationen zwischen Genotyp und Pflanzenhöhen für die 1+2jährigen Populationen berechnet. Diese sollten dann besonders groß sein, wenn der Genotyp einer Pflanze deren Wuchshöhe beeinflusst. Tritt dieser Effekt bei verschiedenen Genotypen an unterschiedlichen Genorten auf, so ist bei einer Sortierung zu erwarten, daß sich auch die genomischen Assoziationen zwischen den Genorten ändern. Um zu untersuchen, in welchem Ausmaß durch die Sortierung genomische Assoziationen entstehen oder aufgehoben werden, wird den Assoziationen in den sortierten Teilpopulationen die Assoziation der unsortierten Pflanzen gegenübergestellt. Da zu diesem Zeitpunkt für die Assoziationen noch keine statistische Prüfung existiert, sollen an dieser Stelle die Assoziationen nur als weiteres Indiz

über die Veränderung von genotypischen Strukturen durch die Sortierung von Pflanzen dargestellt werden.

Für diese 1+2jährigen Pflanzen wurde nun untersucht, ob Assoziationen zwischen dem Genotyp und der Pflanzengröße bestehen. Die Tabelle 6-29 stellt die Gesamtassoziationswerte zwischen dem Genort und der Pflanzengrößenklasse (GK) dar. In der linken Spalte ist die Population mit dem Namen der Untersuchungsfläche angegeben und darunter jeweils die Richtung der Assoziation. Die Assoziation GK | Genort beschreibt das Ausmaß, mit welchem die Größenklasse (GK) die Genotypen des Genortes differenziert. Am Genort MDH-B\* werden z. B. die Genotypen der Pflanzen der Untersuchungsfläche Hofgeismar zu 8,7% und die der Pflanzen der Untersuchungsfläche Horn zu 13,6% durch die Größenklassen differenziert. Eine zufällige Verteilung der Genotypen auf die Größenklassen kann damit zumindest in Frage gestellt werden, obwohl eine statistische Prüfung der Assoziationswerte an dieser Stelle nicht durchgeführt werden konnte.

**Tabelle 6-29 Assoziationen zwischen Genotyp und Pflanzengrößenklasse in den 1+2jährigen Pflanzen der Untersuchungsflächen Hofgeismar und Horn 1998**

Assoziationen zwischen dem Genort und der Pflanzengrößenklasse in den 1+2-jährigen Pflanzen der Untersuchungsfläche Hofgeismar und Horn, 1998									
Hofg_1+2j-98	IDH-A	MDH-B*	MDH-C	6P-A	PGMA	MNR-A	GOT-B	LAP-A*	PGI-B
Gk   Genort	0,081	0,087	0,083	0,044	0,093	0,057	0,036	0,104	0,019
Genort   Gk	0,103	0,175	0,098	0,098	0,100	0,224	0,045	0,080	0,217
Horn_1+2j-98	IDH-A	MDH-B*	MDH-C	6P-A	PGMA	MNR-A	GOT-B	LAP-A*	PGI-B
Gk   Genort	0,047	0,136	0,033	0,030	0,055	0,051	0,103	0,165	0,071
Genort   Gk	0,030	0,269	0,047	0,052	0,041	0,128	0,093	0,096	0,427

*Die Veränderung der genomischen Assoziationen im Vermehrungsgut durch die Sortierung der Pflanzen in Größenklassen*

Neben der Frage der Beeinflussung der Pflanzenhöhe durch die untersuchten Genotypen ist für die Beschreibung adaptiver Eigenschaften der Pflanzen die Frage bedeutsam, inwieweit durch die Sortierung genomische Assoziationen entstehen oder abgebaut werden können. Auch in diesem Fall wird die Untersuchung auf die Populationen der 1+2jährigen Pflanzen der Untersuchungsfläche Hofgeismar und Horn begrenzt, da bei diesen signifikante Veränderungen der genotypischen Struktur aufgetreten sind.

Um einen Vergleich zwischen den sortierten (1+2j-98\_50), (1+2j-98\_80), (1+2j-98\_120) und den nicht sortierten (1+2j-98) Pflanzenkollektiven vorzunehmen, wurden die einzelnen Assoziationen berechnet. Die Differenzen der Assoziationswerte aus den unsortierten und sortierten Pflanzenpopulationen sind in der Tabelle 6-30 dargestellt. Die Größenklassen orientieren sich an den zuvor verwendeten Grenzen.

Oberhalb der grauen Diagonalen sind die Assoziationsdifferenzen der Richtung  $\alpha|\beta$  (z. B. IDH-A | PGM-A) dargestellt, während in der unteren Dreiecksmatrix die Assoziationsdifferenzen der entgegengesetzten Richtung  $\beta|\alpha$  (z. B. PGM-A | IDH-A) zu finden sind.

**Tabelle 6-30 Veränderung der genotypischen Assoziationen durch die Sortierung der Pflanzen (Vergleich sortierte Pflanzen - unsortierte Pflanzen)**

Veränderung der genotypische Assoziationen durch die Sortierung																			
Hofg_1+2j-98 Größenklasse 50					Horn_1+2j-98 Größenklasse 50														
	IDHA	MDHB	MDHC	6PGD/PGMA	MNRA	GOTB	LAPA*	PGIB			IDHA	MDHB	MDHC	6PGD/PGMA	MNRA	GOTB	LAPA*	PGIB	
IDHA		-0,07	0,15	-0,02	0,108	0,015	0,31	0,192	-0,07	IDHA		-0,07	0,19	0,225	0,632	-0,06	0,386	0,585	-0,07
MDHB*	0,199		0,537	0,706	0,324	-0,03	0,504	0,733	-0,08	MDHB*	-0,05		-0,08	-0,15	-0,13	-0,21	-0,23	-0,24	-0,01
MDHC	0,091	0,009		0,049	0,066	0,011	0,071	0,108	-0,03	MDHC	0,353	-0,05		0,263	0,477	-0,05	0,699	-0,11	-0,1
6PGDA	0,014	0,106	0,166		0,017	0,044	-0	0,123	-0,09	6PGDA	0,368	-0,16	0,244		0,549	-0,04	0,739	0,672	-0,06
PGMA	0,053	-0,08	0,119	0,027		0,049	0,163	0,171	-0,04	PGMA	0,307	-0,06	0,155	0,241		-0,04	0,026	0,601	-0,03
MNRA	0,05	-0,21	0,226	0,135	0,205		0,475	0,396	-0,05	MNRA	-0,13	-0,22	-0,17	-0,04	-0,12		-0,21	-0,34	-0,05
GOTB	0,215	0,005	0,047	0,001	0,227	0,059		0,181	-0,03	GOTB	0,137	-0,11	0,213	0,258	0,02	-0,07		0,385	-0,01
LAPA*	0,064	-0,01	0,065	0,05	0,063	-0,02	0,096		-0,02	LAPA*	0,169	-0,08	-0,07	0,235	0,366	-0,07	0,226		-0,03
PGIB	-0,23	-0,24	-0,23	-0,27	-0,29	-0,1	-0,33	-0,39		PGIB	-0,4	-0,11	-0,35	-0,33	-0,37	-0,18	-0,18	-0,57	
Hofg_2+0j-97 Größenklasse 30					Horn_2+0j-97 Größenklasse 30														
	IDHA	MDHB	MDHC	6PGD/PGMA	MNRA	GOTB	LAPA*	PGIB			IDHA	MDHB	MDHC	6PGD/PGMA	MNRA	GOTB	LAPA*	PGIB	
IDHA		0,068	0,146	0,034	0,002	0,016	0,176	0,468	0,068	IDHA		0,022	0,067	0,356	0,122	0,005	0,081	0,225	0,022
MDHB*	0,365		0,062	0,156	0,88	0,712	0,04	0,457	-0,22	MDHB*	-0,08		0,092	0,254	-0,04	-0,06	-0,07	0,238	-0,14
MDHC	0,347	0,006		-0,06	0,172	0,131	0,003	0,385	-0,07	MDHC	0,031	0,085		0,018	0,125	0,031	0,232	0,133	-0,03
6PGDA	0,015	0,01	-0,21		0,493	0,056	0,075	0,209	-0,2	6PGDA	0,266	0,228	0,012		-0,24	-0,07	0,134	-0,02	-0,06
PGMA	0,008	0,096	0,045	0,366		0,168	0,125	0,336	-0,09	PGMA	0,103	0,077	0,07	-0,05		-0,01	0,174	0,183	-0,02
MNRA	-0,04	0,047	-0,05	0,02	0,29		0,235	0,159	-0,22	MNRA	0,176	0,138	0,069	-0,09	0,004		0,235	0,347	-0,09
GOTB	0,123	-0,03	-0,05	0,046	0,126	0,197		0,27	-0,07	GOTB	0,11	0,03	0,203	0,159	0,168	0,097		0,401	-0,05
LAPA*	0,12	0,051	0,02	0,063	0,142	0,092	0,113		-0,01	LAPA*	0,108	0,1	0,015	0,029	0,062	0,045	0,191		-0,04
PGIB	-0,14	-0,72	-0,4	-0,7	-0,54	-0,71	-0,4	-0,61		PGIB	-0,29	-0,3	-0,15	-0,16	-0,15	-0,2	-0,26	-0,41	
Hofg_1+2j-98 Größenklasse 80					Horn_1+2j-98 Größenklasse 80														
	IDHA	MDHB	MDHC	6PGD/PGMA	MNRA	GOTB	LAPA*	PGIB			IDHA	MDHB	MDHC	6PGD/PGMA	MNRA	GOTB	LAPA*	PGIB	
IDHA		0,052	0,107	-0,02	0,037	-0	0,142	0,058	0,052	IDHA		0,004	-0,02	-0,01	-0,07	0,014	0,122	0,018	0,004
MDHB*	0,056		0,172	-0,01	-0	0,007	0,159	-0,04	0,025	MDHB*	0,204		0,146	0,029	0,182	-0,08	-0,16	0,042	0,004
MDHC	0,108	0,103		0,055	0,012	-0,06	0,012	0,144	0,059	MDHC	0,03	-0,01		0,084	0,045	-0,03	-0,02	0,16	-0,03
6PGDA	-0,01	0,059	0,127		0,103	0,032	0,161	0,177	-0,06	6PGDA	0,052	-0,06	0,125		0,223	-0,01	0,114	0,18	0,039
PGMA	-0,01	0,005	0,001	0,037		-0,02	0,004	0,002	-0,03	PGMA	-0,04	0,034	0,009	0,1		0,016	-0,06	0,057	-0,01
MNRA	0,268	0,218	-0,12	0,132	-0,04		-0,04	0,255	-0,02	MNRA	0,112	-0,16	-0,1	0,016	0,095		0,079	0,034	-0,01
GOTB	0,118	0,088	0,039	0,024	-0,02	-0,04		0,017	0,044	GOTB	0,113	-0,08	-0,01	0,038	-0,06	0,004		-0,03	0,069
LAPA*	0,024	-0	0,065	0,032	0	-0	0,019		0,015	LAPA*	0,029	-0,04	0,049	0,053	0,034	-0,01	-0,01		0,001
PGIB	-0,13	0,095	0,072	-0,11	-0,19	-0,06	0,053	0,059		PGIB	0,131	0,004	-0,11	0,118	-0,32	-0,14	0,213	0,295	

Aus Tabelle 6-30 ist erkennbar, daß die Veränderung der Assoziationen nicht grundsätzlich positiv ist. Starke Veränderungen der Assoziationen treten besonders dann auf, wenn die Individuenzahl je Größenklasse gering ist. Dies trifft besonders bei den kleineren Pflanzen der Größenklasse 50 zu. In diesen Fällen entstehen durch das Zusammentreffen von Minorpolymorphismen oder durch eine hohe Anzahl auftretender Genotypen (LAP-A\*) starke Assoziationsänderungen von bis zu 70% (vgl. Hofg\_1+2j-98 , MDH-B\* | 6PGDA). In der Größenklasse der 50 - 80 cm großen Pflanzen und jener der mehr als 80 cm großen Pflanzen sind die Veränderungen der Assoziationen aufgrund der Klassenbelegung geringer. Dennoch überwiegt auch hier die Zunahme der Assoziationen.

#### Schlußfolgerung

- Neben der Verteilung der Einzellocus-Genotypen auf die unterschiedlich großen Teilkollektive der sortierten Pflanzen kann die Sortierung auch die stochastischen Assoziationen zwischen den untersuchten Genorten in den Teilkollektiven verändern.

#### Die Bedeutung der Assoziationen für die genetische Qualität von Vermehrungsgut

Die Veränderung der Assoziationen ist abhängig vom Polymorphismustyp, der Anzahl der darin enthaltenen Merkmalsausprägungen und der Größe der Population. In kleinen Populati-

onen mit minorpolymorphen Genorten oder Genorten mit vielen Merkmalsausprägungen steigen die Assoziationen schneller an, als in größeren Populationen. Da für die Berechnung der Assoziationen zu diesem Zeitpunkt noch keine statistische Absicherung vorgenommen werden kann, ist die Interpretation der Assoziationswerte nur tendenziell möglich. Dennoch läßt sich abschätzen, daß die durch die Untersuchung simulierte Situation der Realität beim Erwerb von Vermehrungsgut dann sehr nahe kommt, wenn hoch polymorphe Genorte durch eine Sortierung aufgeteilt werden.

Beim Erwerb einer begrenzten Menge des Vermehrungsgutes und polygenen Wirkungsketten zur Ausprägung von erwünschten Merkmalen besteht daher die Gefahr, daß durch die Sortierung von Pflanzen die genomischen Assoziationen deutlich verändert werden können.

#### *Schlußfolgerung 1*

- Durch die Festlegung von Größenklassen besteht die Gefahr, Pflanzenkollektive zu bilden, deren genotypische Struktur von der Population der nicht sortierten Pflanzen abweicht.
- Diese Abweichung kann durch die Assoziation zwischen Genotyp und Pflanzengröße verursacht werden.
- Infolge der Genotyp-Pflanzengröße-Assoziation kann sich die genomische Assoziation verändern. Da die untersuchten Genorte nur einen Bruchteil der Informationen im genetischen Hintergrund darstellen, ist abschätzbar, daß es kaum Sortierungsgrenzen gibt, die nicht zu ungleichen genotypischen Strukturen in den sortierten Teilkollektiven führen werden.

Zum Abschluß dieser Untersuchung sollen nun exemplarisch an den Teilkollektiven der 50 - 80 cm großen Pflanzen der Untersuchungsfläche Hofgeismar und Horn die genetischen Variationsparameter der durch die Sortierung entstandenen Teilkollektive mit den nicht sortierten Pflanzen verglichen werden.

#### **6.4 Die Bewertung der genetischen Eigenschaften des Vermehrungsgutes**

Aus den vorausgegangenen Ergebnissen wurde deutlich, daß Veränderungen der genetischen Strukturen in allen Phasen der Vermehrungsgutproduktion auftraten, wobei in dem Saatgut der Herkunft Horn, nicht die Beerntung, sondern die Behandlung des Saatgutes zu deutlichen Abweichungen in der genetischen Struktur des Saatgutes im Verhältnis zu den Samen der gesamten Elternpopulation führte. Eine weitere Phase der Beeinflussung der genetischen Struktur des Vermehrungsgutes wurde in der Sortierung ausgemacht, welche die Pflanzen in Größenklassen einteilt. In diesem Entwicklungsstadium werden die Pflanzen in den Handel gebracht.

Am Beispiel des 1+2jährigen, sortierten Pflanzgutes der Größen 50-80 cm aus dem Untersuchungsbestand Horn soll nun exemplarisch eine Zertifizierung vorgenommen werden. Die dazu notwendigen Indikatoren wurden im Kapitel 5.6 bereits vorgestellt: Es waren die voll

**Tabelle 6-31 Die Prüfung auf Verlust genetischer Informationen im Vermehrungsgut**

Allelische Verteilung der Elternpopulation									
Allel	IDH-A	MDH-C6P-A	PGM-AMNR-AGOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB			
1		0,190			0,000	0,000			0,070
2	0,214	0,810	0,896	0,286	0,947	0,354	0,995	0,367	0,018
3	0,783		0,104	0,714	0,001	0,646	0,004	0,316	0,913
4	0,002				0,051			0,317	
5									
N	1128	1128	1128	1128	1128	1128	1128	1128	1128

Allelische Verteilung des Vermehrungsgutes (1+2j, 50-80cm Höhe)									
Allel	IDH-A	MDH-C6P-A	PGM-AMNR-AGOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB			
1		0,227							0,052
2	0,208	0,773	0,896	0,370	0,948	0,286	0,994	0,312	
3	0,786		0,104	0,630		0,714	0,006	0,383	0,948
4	0,006				0,052			0,305	
5									
N	77	77	77	77	77	77	77	77	77
min freq	0,019				0,023		0,023		0,019

min. freq = geringste Häufigkeit, um in einer Stichprobe mit N=77 mit 95% Wahrscheinlichkeit mindestens einmal aufzutreten (GREGORIUS, H.-R., 1980).

ständige Weitergabe der mit Genmarkern sichtbaren, genetischen Information der Elternpopulation an ihre Samen und die Abschätzung der Angepaßtheit des Vermehrungsgutes anhand der Selektionslast.

#### 6.4.1 Die Zertifizierung der vollständigen Weitergabe genetischer Informationen von den Eltern an ihre Nachkommen (Samen) und die Zertifizierung der Angepaßtheit des Vermehrungsgutes

Um zunächst den Ablauf der Zertifizierung ins Gedächtnis zurückzurufen, sei noch einmal auf die Abbildung 5-4 verwiesen. Dort wird zunächst geprüft, inwieweit die genetischen Informationen der Elternpopulation auf das Vermehrungsgut übertragen wurden. Diese Einschätzung ist jedoch von der Untersuchungsmethode abhängig, so daß zunächst festgestellt werden muß, welche relativen Allelhäufigkeiten mit der gewählten Untersuchungsmethode überhaupt erfaßt werden können (GREGORIUS, 1980). Diese Häufigkeiten sind in der Tabelle 6-31 in der Zeile „min freq“ für die Genorte angegeben, bei denen Allele mit geringen Häufigkeiten auftreten. Da dieser Wert von der Verteilung der übrigen Allele an dem gewählten Genort abhängen, gibt es bei einer gleich großen Stichprobe geringfügige Unterschiede der Werte. Alle Allele, welche in der Elternpopulation mit einer geringeren relativen Häufigkeit als „min freq“ vorliegen, können nicht mit einer Wahrscheinlichkeit von 95% in der Stichprobe des Vermehrungsgutes erwartet werden. Sie können daher nicht für die Bewertung der Weitergabe der Gene herangezogen werden und sind deshalb hellgrau dargestellt. Für diese Allele kann keine Aussage über deren Weitergabe an die Samen vorgenommen werden. Für alle weiteren Allele zeigt die Tabelle 6-31, daß sie auch im Vermehrungsgut wieder auftreten. Die Weitergabe der bewertbaren Allele an das Vermehrungsgut kann daher unter den gegebenen Beschränkungen als vollständig angesehen werden.

Mit dieser Einschätzung ist der erste Schritt in der Bewertung des Vermehrungsgutes abgeschlossen. Der nun folgende Schritt versucht die Angepaßtheit des Vermehrungsgutes in bezug auf die Umweltbedingungen der Elternpopulation abzuschätzen. Dies ist notwendig, da nur für die Elternpopulation die Angepaßtheit an die lokale Umweltgeschichte vorgenommen werden kann. Das Maß der Bewertung ist die Selektionslast, zu deren Berechnung auf das Kapitel 5 verwiesen sei. Als Referenz wird die genetische Struktur der Elternpopulation verwendet, von der erwartet wird, daß sie sich in jeder Generation annähernd wieder einstellt (nähere Einzelheiten vgl. Kapitel 5.5.4.14).

Um jedoch den Einfluß der Untersuchungsmethode (Stichprobeneffekte) auszuschließen, wird zunächst ein Homogenitätstest zwischen den Stichproben des Vermehrungsgutes und den Samen der Elternpopulation des gesamten Beerntungsbestandes vorgenommen. Dieser Test prüft, ob es überhaupt signifikante Unterschiede in der genetischen Struktur zwischen den Samen der Elternpopulation und dem Vermehrungsgut gibt. Sollte dies nicht der Fall sein, so

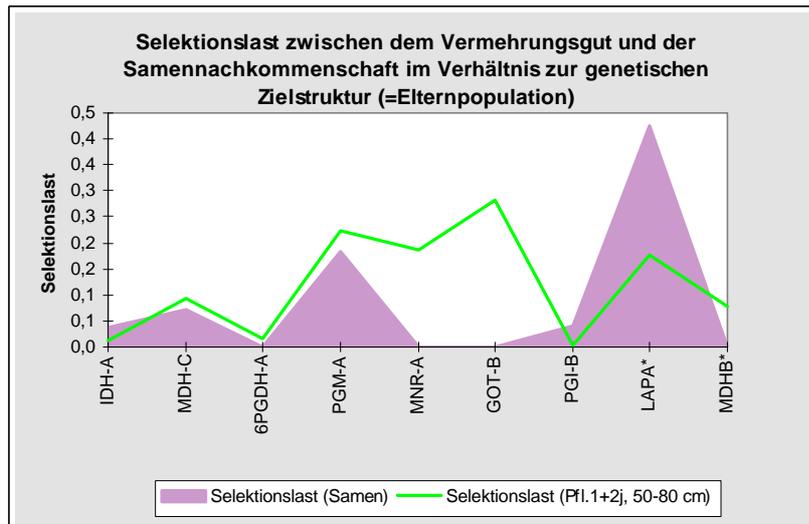
bestünde keinerlei Begründung, um den Verlust von Angepaßtheit zu prüfen.

**Tabelle 6-32 Homogenitätstest zwischen dem Vermehrungsgut und den Samen der gesamten Elternpopulation des Beerntungsbestandes Horn, 1998**

Homogenitätstest zwischen dem Vermehrungsgut und den Samen der gesamten Elternpopulation, Horn 1998 (Pearson's $X^2$ goodness of fit = $\chi^2$ , Likelihood ratio test = G)									
	IDH-A	MDH-C6	PGDH-APGM	AMNR-AGOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*		
<b>Chi<sup>2</sup></b>	0,234	0,899	0,727	0,928	0,940	0,167	0,031	0,409	<b>Allels</b>
<b>G</b>	0,214	0,899	0,728	0,928	0,940	0,130	0,031	0,297	
	!!!!							!!!!	
<b>Chi<sup>2</sup></b>	0,276	0,963	0,711	0,071	0,308	0,163	0,038	0,528	<b>Genotyp</b>
<b>G</b>	0,238	0,964	0,713	0,072	0,281	0,127	0,046	0,328	
	!!!!			!!!!				!!!!	

(Tabelle 6-32) zeigt, daß für den Genort LAP-A\* signifikante Abweichungen zwischen der allelischen und der genotypischen Struktur des Vermehrungsgutes und der Samenpopulation des gesamten Beerntungsbestandes auftreten. Für diesen Genort ist daher zu überprüfen, ob sich die Selektionslast des Vermehrungsgutes reduziert hat oder die Selektionslast der Samen der gesamten Elternpopulation des Beerntungsbestandes überschreitet. Dies ist notwendig, weil im Fall der Überschreitung der Selektionslast der Samenpopulation des Beerntungsbestandes erwartet werden muß, daß die Reduktion der Vermehrungsgutpopulation zu einem höheren Verlust genetischer Informationen im genetischen Hintergrund geführt hat (vgl. Kapitel 5.6).

Um diese Einschätzung vorzunehmen, ist in der folgenden Abbildung 6-20 die Selektionslast



**Abbildung 6-20 Die Selektionslast zwischen dem Vermehrungsgut und der Samenpopulation des Beerntungsbestandes**

für die untersuchten Genorte dargestellt worden. Die genetische Struktur, bezüglich der die Selektionslast berechnet wurde, ist hier durch die fast vollständig bekannte genetische Struktur der Elternpopulation gegeben.

In Verbindung mit dem Homogenitätstest wird deutlich, daß am Genort LAP-A\* die Selektionslast des Vermehrungsgutes unter der der Samen der Elternpopulation des Beerntungsbestandes liegt. Die genetische Struktur des Vermehrungsgutes hat sich damit bereits der genetischen Zielstruktur (Elternpopulation) angenähert. Ein Verlust der Angepaßtheit des Vermehrungsgutes an Umweltbedingungen, die der Umweltgeschichte der Elternpopulation entsprechen, kann anhand der Daten und der gewählten Untersuchungsmethode nicht festgestellt werden.

Mit dieser Feststellung ist die Zertifizierung abgeschlossen und die Ausstellung des Zertifikats (Abbildung 6-21) möglich.

Dieses Zertifikat listet nun die zuvor beschriebenen Untersuchungsergebnisse auf und beschreibt sie verbal in einem abschließenden Kommentar. Zunächst wird, um die möglichst genaue Wiederholung der Umweltbedingungen zu gewährleisten, eine präzise Beschreibung der Umweltbedingungen der Elternpopulation vorgenommen. Dieser wird die Entwicklungsgeschichte des Vermehrungsgutes gegenübergestellt, so daß der Baumschulkunde erkennen kann, aus welchen Produktionsbedingungen das Vermehrungsgut hervorgegangen ist. Die in diesen Daten enthaltene Redundanz zu den gesetzlich vorgeschriebenen Begleitpapieren wird hier ausdrücklich hingenommen, um eine konzentrierte Informationssammlung für die Bewertung bereitstellen zu können.

Anschließend werden die Rahmenbedingungen der Untersuchung beschrieben, um zu vermeiden, daß eine wenig präzise Untersuchung zu einem hervorragenden Güteurteil bezüglich des Vermehrungsgutes kommt. Neben den Eigenschaften der Untersuchungsmethode werden die Analysemethoden und die signifikanten Analyseergebnisse mitgeteilt. Den Abschluß des Zertifikats bildet die verbale Formulierung des Untersuchungsergebnisses.

## Zertifikat für die genetischen Eigenschaften des Vermehrungsgutes

### Beschreibung der Populationen

#### Elternpopulation:

Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.)  
118 Jahre, 30m Höhe,  
Verjüngungsart- Naturverjüngung mit Pflanzung,  
Mischbestand mit Eiche, weiterer  
Buchenbestand < 100m entfernt (Genfluß),  
Abt 235, Revierfö. Nassesand, FA Horn  
schwach geneigt, 250 m ü NN., steinig sandiger  
Lehm, mäßig frisch,  
Temperatur (Vegetationszeit, Jahr)  
Niederschlag ca. 900 mm  
Krankheiten, Fraßschäden keine  
Bewirtschaftungssystem: Zielstärkennutzung

#### Vermehrungsgut

Alter der Pflanzen	1+2 Jahre
Sortiment	50-80 cm
Datum der Ernte	Oktober 1995
Beerntungsverfahren	Rüttler
Anzahl beernteter Bäume	127
Verteilung der Erntebäume	linear (Rand, Zentrum)
Geerntete Samenmenge	ca 1000kg
Samenbetrieb	Conrad Appel GmbH
Baumschule	Darmstädter Forstbaumschulen
Datum der Aussaat	6. Mai 1996
Ausgesäte Menge	3 kg
Behandlung der Pflanzen	manuelle Pflege
Sortierungskriterien	71161EWG3.2 , FLL

#### Untersuchungsmethode

##### Stichproben

Elternpopulation (N = 1128)  
Samen (Bestand) (N= 150)  
Vermehrungsgut (N=150)

Vollaufnahme (80% der Population)  
systematische Gitterstichprobe mit Probekreisen  
Stichprobe mittels Zufallszahlen aus Pflanzreihen

Die Untersuchungsmethode ist in  
der Lage Allele mit einer Häufigkeit von mehr als  $p = 0,023$  zu entdecken

##### Analysemethode

Stärkegel-Elektrophorese

verwendete Marker

IDH-A, MDH-B, MDH-C, 6PGDH-A, PGM-A, MNR-A  
GOT-B, LAP-A\*, PGI-B

signifikante Genorte

LAP-A\*  $p = 0,031$  (G-Test)

##### Ergebnis der Untersuchung

Die gesamte, mit der gewählten Untersuchungsmethode sichtbare genetische Information der Elternpopulation ist an das Vermehrungsgut weitergegeben worden.

Es gibt keine Hinweise darauf, daß das Vermehrungsgut eine geringere Angepaßtheit an Umweltbedingungen, welche der der Elternpopulation entsprechen, besitzt. Diese Bewertung wurde anhand der Samennachkommenschaft der Elternpopulation 1995 vorgenommen.

Abbildung 6-21 Das Zertifikat für das Vermehrungsgut

## Zusammenfassung

- Die Bewertung der genetischen Eigenschaften des Vermehrungsgutes beinhaltet die Weitergabe der genetischen Information von den Eltern an ihre Nachkommen und die Bewertung der Angepaßtheit des Vermehrungsgutes bezüglich der Umweltbedingungen, die denen der Elternpopulation vergleichbar sind. Die Bewertung der Angepaßtheit des Vermehrungsgutes erfolgt mit Hilfe der Selektionslast.
- Die genetische Bewertung des Vermehrungsgutes wird in der Regel durch die Anwendung von Stichprobenverfahren erschwert. Die Bestimmung der Selektionslast und die Ableitung der Angepaßtheit ist daher auf die Population mit einer fast vollständig bekannten genetischen Strukturen begrenzt worden. Für genetische Zielstrukturen, welche anhand von Stichproben geschätzt wurden existiert zur Zeit noch keine Statistik für die Schätzung des Konfidenzbereichs der Selektionslast.

## 7 Diskussion

In der nachfolgenden Diskussion sollen nun die Ergebnisse der Untersuchung kurz beleuchtet und in ihrer Bedeutung für die Untersuchung erklärt werden. Die Diskussion orientiert sich an der Reihenfolge der Untersuchungsergebnisse.

### *7.1 Die genetische Charakterisierung der Untersuchungsbestände*

Der großräumige Vergleich der genetischen Strukturen der Untersuchungsflächen Hofgeismar und Horn mit Buchenaltbeständen aus Rheinland-Pfalz (TUROK, 1993) dient der Einordnung der untersuchten Populationen in den großräumigen Kontext. Mangels vorliegender Daten aus den Elternpopulationen der Untersuchungsflächen werden die beernteten Bäume der Untersuchungsflächen stellvertretend für diesen Vergleich herangezogen. Da die Auswahl der beernteten Bäume nicht zufallsmäßig erfolgte, kann hier nicht von einer repräsentativen Stichprobe gesprochen werden. Dennoch zeigt diese Stichprobe, daß trotz der nicht repräsentativen Auswahl der beernteten Bäume im Verhältnis zu den Buchenbeständen aus Rheinland-Pfalz keine wesentlichen Abweichungen in der genetischen Differenzierung festzustellen sind.

Bezüglich dieser Vergleichsbestände besitzen die beernteten Bäume der Untersuchungsbestände in Hofgeismar und Horn eine vergleichsweise hohe genetische Differenzierung. Es zeigt sich, daß die beernteten Bäume der Untersuchungsbestände zur Differenzierung der Buchenpopulationen einen relativ großen Beitrag leisten. Daß dieser Beitrag zur Differenzierung der Buche in den untersuchten Populationen mit ca. 5 % dennoch absolut gesehen sehr klein ausfällt, ist ein Hinweis darauf, daß entweder die verwendeten Marker wenig genetische Variation zeigen oder die Buche über Mechanismen verfügt, die einer genetischen Differenzierung entgegenstehen. Ein möglicher Faktor könnte in dem recht intensiven Genfluß (ZIEHE, 1999) gesehen werden, welcher die lokalen, durch Selektion entstehenden genetischen Strukturen auszugleichen in der Lage ist.

Inwieweit die erhöhte Differenzierung der untersuchten Elternpopulationen von den Vergleichspopulationen in Rheinland-Pfalz ihre Ursache in der nicht repräsentativen Auswahl der beernteten Bäume oder in der genetischen Struktur der Untersuchungspopulationen hat, läßt sich nur für die Untersuchungsfläche Horn darstellen. Daß diese Genbestandsdifferenzierung nicht nur für die beernteten Bäume, sondern auch für den gesamten Beerntungsbestand gilt, zeigt der geringe Unterschied in der Genbestandsdifferenzierung zwischen diesen beiden Baumkollektiven. Der Effekt der Auswahl von ca. 120 beernteten Bäumen ist daher auf der Ebene der Genbestandsdifferenzierung kleiner, als der durch die großräumige Differenzierung der Buchenbestände hervorgerufene Unterschied in den genetischen Strukturen. Die Auswahl der beernteten Bäume in den Beerntungsbeständen leistet daher in bezug auf die Vergleichsbestände einen wichtigen Beitrag zur Erhaltung genetischer Ressourcen bei der Buche.

### *Der Vergleich der Untersuchungsbestände untereinander*

Wie groß der Unterschied der genetischen Strukturen zwischen den beernteten Bäumen der Untersuchungsflächen auf der Ebene der einzelnen Genorte ist, zeigt der Vergleich der genotypischen und allelischen Strukturen. Diese Unterschiede können einerseits in den genetischen Strukturen bei der Begründung der Elternpopulation, in der nicht zufälligen Auswahl der be-

ernteten Bäume oder in der unterschiedlichen Differenzierung der adaptiven Umwelt gesehen werden.

Im Untersuchungsbestand Horn kann durch den Vergleich der genetischen Strukturen der gesamten Elternpopulation mit der der beernteten Bäume (=Teilmenge der Elternpopulation) gezeigt werden, daß erwartungsgemäß mit der Auswahl einer begrenzten Anzahl von Bäumen seltene Allele in der genetischen Struktur der beernteten Bäume fehlen. Dies macht deutlich, daß die Genbestandsdifferenzierung weniger stark von seltenen Allelen beeinflußt wird, als dies im Test der genetischen Strukturen zwischen den Untersuchungsflächen sichtbar wird. Die Ursachen für diese Unterschiede der genetischen Strukturen lassen sich jedoch nicht aus diesen Daten ableiten. Sie können sowohl in der stärkeren adaptiven Differenzierung der Population aus Hofgeismar als auch in der genetischen Struktur des Pflanzmaterials des Untersuchungsbestandes Horn begründet sein, aus dem er entstanden ist. Die erheblich stärkere Geländedifferenzierung und die natürlichen Verjüngung des Untersuchungsbestandes in Hofgeismar weisen jedoch darauf hin, daß in Hofgeismar eine durch Anpassungsprozesse differenzierte Populationen beerntet worden ist.

Ein besonderes Charakteristikum des Untersuchungsbestandes Horn ist sein Homozygotenüberschuß am Genort LAP-A\*. Da dieser Bestand auch aus Pflanzung hervorgegangen ist, können die genetischen Strukturen sowohl ihre Ursache in dem Vermehrungsgut, in der Bestandesbehandlung als auch in den standörtlichen Selektionen haben.

Einen Hinweis auf standörtliche variable Umwelten gibt die Verteilung der Heterozygotiegrade dann, wenn auftretende Klumpungen bestimmter Heterozygotiegrade nicht auf verwandtschaftliche Beziehungen unter den Bäumen zurückgeführt werden können.

Für Individuen mit geringen Heterozygotiegraden kann im nördlichen Bereich der Untersuchungsfläche eine Klumpung festgestellt werden. Sofern dieser Bestandeteil nicht durch Pflanzung entstanden ist, was heute kaum mehr nachzuvollziehen ist, könnte auf diesen flachgründigen Kalkböden eine standörtliche Anpassung stattgefunden haben.

### ***Die Monte-Carlo-Simulation zur Prüfung der Unterschiede zwischen der genetischen Struktur der beernteten Bäume und der gesamten Elternpopulation des Beerntungsbestandes***

Die Schätzung der Signifikanz von Parametern beruht in der Regel auf dem Vergleich der genetischen Strukturen, aus welchen die Parameter abgeleitet worden sind. Da in der Regel die Grundgesamtheiten, aus denen die genetischen Strukturen per Stichprobe gewonnen wurden, unbekannt sind, existieren in der Regel auch keine Wahrscheinlichkeitsverteilungen zu den verwendeten Parametern. Unterschiede zwischen vergleichbaren Parametern aus zwei verschiedenen Stichproben können daher sowohl durch das Stichprobenverfahren (zufällige Abweichungen) als auch durch elementare Einflüsse bei der Auswahl der Stichprobenelemente entstehen.

Die Kenntnis der genetischen Struktur der Grundgesamtheit (=Elternpopulation der Untersuchungsfläche Horn) gibt in diesem Fall die Gelegenheit, für die Stichprobenschätzung von Parametern einer Grundgesamtheit eine Wahrscheinlichkeitsverteilung zu entwickeln. Das eingesetzte Verfahren der Monte-Carlo-Simulation verwendet dazu das 1000fache Ziehen von 127 Bäumen mit Zurücklegen aus einer Grundgesamtheit mit 1128 Bäumen. Für jede simulierte Stichprobe wurden die Assoziationen zwischen Genotypen berechnet und daraus eine Wahrscheinlichkeitsverteilung erstellt. Da für die Simulation von Stichprobenverteilungen aus begrenzten Grundgesamtheiten das Ziehen ohne Zurücklegen Verwendung finden sollte, kön-

nen in dieser Wahrscheinlichkeitsverteilung zur stochastischen Assoziation von Genotypen noch geringe Ungenauigkeiten enthalten sein. Sehr geringe Abweichungen zwischen den kritischen Diskrepanzen und den Assoziationsdifferenzen zwischen den beernteten Bäumen und der gesamten Elternpopulation sollten daher nicht überbewertet werden. Deutliche Überschreitungen der kritischen Diskrepanz der Assoziation können jedoch nicht mehr als Ausdruck eines zufälligen Stichprobeneffekts gewertet werden. Die Ursache für diese Abweichungen sind dann in der Auswahl der beernteten Bäume zu suchen.

## **7.2 Die Vererbungsanalyse am Genort LAP-A\***

Die Vererbungsanalyse anhand von Samen bekannter Sameneltern aus freier Abblüte ermöglicht es, die genetische Kontrolle von Merkmalen ohne aufwendige, kontrollierte Kreuzungen, wie sie von MÜLLER-STARCK (1993) vorgenommen wurden, vorzunehmen. Mit dem von GILLET (1997) entwickelten Modell zur Maximum-Likelihood-Schätzung der Pollenbeiträge steht nun ein Verfahren zur Verfügung, daß die Stichprobenprobleme bei der Untersuchung von Samen bekannter Sameneltern überwindet. Mit diesem Verfahren ist es nun nicht mehr notwendig aus einer Zufallsstichprobe die Samen mit Eigen- und Fremdtypallelen zu trennen, um für diese getrennt die Spaltung der weiblichen Beiträge zu untersuchen. In entsprechender Weise werden daher auch die Ergebnisse der Vererbungsanalyse interpretiert. Tritt in der Nachkommenschaft eines Elters keine signifikante Abweichung der weiblichen Beiträge bei der Maximum-Likelihood-Schätzung auf (ii,ij,jj,ir,jr), dann werden die zusätzlich angegebenen Spaltungen für die Eigen- (ii+jj:ij) und Fremdtypallele (ir:jr) nicht weiter herangezogen. Erst bei signifikanten Abweichungen bei der gemeinsamen Schätzung (ii,ij,jj,ir,jr) kann über die getrennte Schätzung eine detaillierte Information gewonnen werden.

Für den Baum Nr. 24 trifft diese Situation zu. Hier wird bei der gemeinsamen Schätzung eine signifikante Abweichung von der regulären Segregation der weiblichen Beiträge festgestellt, die sich auch für die Samen mit Eigentypallelen bestätigt.

Bemerkenswert ist die Spaltung der weiblichen Beiträge bezüglich der Fremdtypallele (ir:jr). Hier finden sich z. T. sehr asymmetrische Verteilungen, die bei der getrennten Schätzung vom G-Test als signifikant charakterisiert werden (Baum 39, 57, 69). Diese Asymmetrie der Verteilung der Fremdtypallele ist ein deutlicher Hinweis auf die für jeden Baum spezifische Pollenwolke, welche sich von Baum zu Baum und von Jahr zu Jahr sehr unterschiedlich darstellen kann. Anhand dieser Vererbungsanalyse werden damit auch die von FREYTAG (1998) gefundenen Unterschiede in den Pollenwolken der Buche gestützt. Der Einfluß der Blühaktivität, der Blühzeiten und der Pollenvektoren auf die Gestaltung und die Vorhersagbarkeit der genetischen Strukturen in den Samen kann daher als erheblich eingeschätzt werden.

### *Die Existenz von Nullallelen*

Besonders am Genort LAP-A\* weist die Buche in verschiedenen Untersuchungen (z.B. FROMM, 1992) Überschüsse homozygoter Individuen unter den Samen bekannter Sameneltern auf. DEGEN (1992) verwendet diesen Sachverhalt für die Begründung der Existenz von Nullallelen.

Unter Berücksichtigung der Ergebnisse der Vererbungsanalyse fällt auf, daß unter den acht verwendeten Samenpopulationen bekannter Sameneltern in nur einem Fall ein signifikanter Überschuß homozygoter Nachkommen auftritt. Diese Samen erweisen sich jedoch bereits bei der Prüfung der regulären Segregation der Elternallele (ii+jj:ij) als signifikant verschieden.

Das Allel LAP-A2 ist hier besonders häufig vertreten, so daß signifikante Abweichungen von der regulären Segregation festgestellt werden müssen.

In dieser Untersuchung konnten jedoch keine Individuen nachgewiesen werden, die homozygot für ein Nullallel waren und damit die Hypothese von Nullallelen gestützt hätten. Obwohl dies kein Argument gegen die Existenz von Nullallelen ist, solange Homozygote für ein Nullallel nicht lebensfähig sind, so hat sich diese Hypothese bis lang nicht in der Diskussion durchgesetzt.

### ***7.3 Die genetische Charakterisierung der Samenpopulationen***

Die systematische Beprobung der Untersuchungsfläche anhand von zwei verschiedenen Probekreisgrößen zeigt, daß durchaus Dichteunterschiede in der Verteilung der Samen auf der Untersuchungsfläche Horn existieren und diese auch anhand größerer Probekreise erfaßt werden können. Auf der Untersuchungsfläche Horn wird deutlich, daß die Bedeutung der Verteilung der Samen auf der Untersuchungsfläche zurückgeht, wenn, wie im Jahr 1998, keine Vollmast vorliegt und die Bäume nur vereinzelt Samen produziert haben. In diesem Fall sind die genetischen Strukturen zwischen dem Kollektiv der Samen aus dem großen und dem kleinen Probekreis ähnlicher als bei der Vollmast 1995. Die Beprobung der Samenpopulationen muß daher in Abhängigkeit von der Verteilung der Samen auf der Untersuchungsfläche geschehen. In Jahren mit hohem Fruchtansatz, aber starker räumlicher Differenzierung in der Samendichte auf der Untersuchungsfläche, ist mit einem größeren Probekreis zu arbeiten, als in Jahren mit geringem Samenertrag.

Für eine präzise Erfassung der Dichteverteilungen auf der Fläche wäre daher anhand einer sich steigernden Probekreisgröße zu prüfen, ab welcher Größe sich die genetische Struktur in der Stichprobe nicht mehr wesentlich ändert. Diese Problematik ließe sich auch anhand einer Simulation lösen und ist ein sehr eindrucksvolles Beispiel für die Effekte der Untersuchungsmethode.

#### ***Die genetische Struktur der Samen im großräumigen Vergleich***

Ebenso, wie die Elternbestände, reihen sich auch die Samen der Beerntungsbestände unter jenen Samenpopulationen aus Nordrhein-Westfalen (TUROK, 1993) ein, welche eine große genetische Differenzierung zeigen. Erwartungsgemäß liegt auch die mittlere Differenzierung  $\delta$  höher als zwischen den Elternpopulationen und würde vermutlich noch deutlicher ausfallen, wenn die polymorphen Genorte LAP-A\* und GOT-B in diesen Vergleich eingegangen wären. Trotz der geringeren Anzahl an Genorten (IDH-A, MDH-B\*, MDH-C, 6PGDH-A und PGM-A) zeigt dieser Vergleich größere genetische Differenzierungen zwischen der Samenpopulationen des Untersuchungsbestandes Hofgeismar und Horn. Zwischen den Samen aus dem Jahr 1995 und 1998 der Untersuchungsfläche Horn treten bei der Genbestandsdifferenzierung bezüglich der Samenpopulationen aus Nordrhein-Westfalen keine sichtbaren Unterschiede auf. Damit wird auch bei den Samen deutlich, daß die Untersuchungsfläche Hofgeismar aufgrund ihrer stärkeren Differenzierung der Samen einen größeren Beitrag zur Verschiedenartigkeit der Buchensamenpopulationen leistet als die Samen aus dem Beerntungsbestand in Horn. Aus dem Vergleich der Jahre 1995 und 1998 wird unter dem Vorbehalt, daß dies ein verallgemeinerbares Phänomen ist, deutlich, daß zwischen den Jahren keine wesentlichen Veränderungen der genetischen Differenzierungen auftreten.

## ***Die genetischen Unterschiede zwischen den Eltern und ihren Samen***

Die Bedeutung des Reproduktionssystems für die Erhaltung der Anpassungsmechanismen ist inzwischen mehrfach hervorgehoben worden. Mit der Rekombination der genetischen Informationen eröffnet sich für Populationen die Möglichkeit aus den vorhandenen genetischen Informationseinheiten, neue angepaßte Individuen zu generieren. In welchem Umfang die Veränderung der genetischen Strukturen von Altbeständen zu ihren Nachkommen dabei Teil des Anpassungsmechanismus ist, kann nur anhand von Hinweisen aus gleichgerichteten oder wiederholten Veränderungen genetischer Strukturen der Elternpopulation abgeleitet werden. Diesem Zweck dient die Gegenüberstellung der genetischen Struktur der gesamten Elternpopulation der Untersuchungsfläche mit der der Samen aus dieser Population.

Aus dem Vergleich der genetischen Strukturen zwischen Eltern und ihren Samen wird sichtbar, daß nicht alle Genorte gleichermaßen an der Veränderungen der genetischen Strukturen beteiligt sind. Insbesondere die Genorte PGM-A, LAP-A\* und GOT-B sind in ihrer Häufigkeit von einer Generation zur nächsten verändert.

Ein Teil dieser genetischen Variation wird aber auch durch die Auswahl der zur Beerntung vorgesehenen Bäume verursacht, wie die Darstellung der Heterozygotiegrade zeigt. Insbesondere im Forstamt Horn, wo ein fast vollständiger Vergleich der genetischen Strukturen der zu 80% genetisch untersuchten Elternpopulation mit den beernteten Bäumen möglich war, ließ sich zeigen, daß durch die Auswahl der Bäume die Verteilung der Heterozygotiegrade verschoben war. Dieses Ergebnis deckt sich auch sehr gut mit den Ergebnissen von KONNERT & SPIEKER (1994), die bei der Nutzung der stärksten Bäume eine bevorzugte Entnahme der Heterozygoten am Genort 6PGDH-A feststellen konnten.

Ein weiteres überraschendes Ergebnis konnte durch den Vergleich von verschiedenen Samenjahrgängen in bezug auf die gesamte Elternpopulation der Untersuchungsfläche festgestellt werden. Mit Ausnahme eines Genortes zeigten sich in den Nachkommen stets zunehmende oder abnehmende Heterozygotenhäufigkeiten, die ihre Ursache vermutlich in den Eigenschaften des Reproduktionssystems haben. Daß dabei die heterozygoten Individuen nicht zwangsläufig zunehmen, zeigen die Genorte MDH-C, PGM-A und GOT-B, die insbesondere bei den beernteten Bäumen durch eine verstärkte Veränderung ihrer Häufigkeiten gekennzeichnet waren. Die präzise Klärung der Einflußfaktoren, die zu diesen Veränderungen geführt haben, ist durch die Untersuchung von Samen kaum möglich, sondern erfordert eine während der Reproduktionsphase notwendige Beobachtung von Blühphasen und den Reproduktionsverhältnissen vor Ort.

### ***7.4 Die Schätzung der Selbstungsrate***

Die Ergebnisse der geschätzten Selbstungsraten zeigen, daß von einem Anteil von maximal 15% geselbter Samen in den Nachkommenschaften der untersuchten Bäume ausgegangen werden kann. Dieser Wert steht im Einklang mit den Ergebnissen von ZIEHE (1999), die Nachkommenschaften räumlich isolierter Buchen in einem Fichtenbestand im Westtharz untersuchte. Zu berücksichtigen ist jedoch auch, daß einerseits die untersuchten Elternbäume kaum seltene Allele enthalten und daher der Anteil fremder Pollen mit den Eigentypallelen der Sameneltern noch einen wesentlichen Anteil ausmachen können. Dies ist insbesondere bei einer sehr intensiven Blüte, die zur Vollmast des Bestandes führte, zu erwarten.

Mit der Charakterisierung der Beerntungsbestände und ihrer Samenpopulationen stehen nun grundlegende Informationen über das Vermehrungsgut zur Verfügung, deren Bedeutung Eingang in die Bewertung der Vermehrungsgutproduktion finden kann.

### ***7.5 Die Veränderung der genetischen Struktur des Vermehrungsgutes in der Baumschule***

Aus den Vergleichen der genotypischen Strukturen während des Produktionsprozesses des Vermehrungsgutes haben sich folgende wesentliche Ergebnisse herauskristallisiert, die im folgenden diskutiert werden:

- Die repräsentative Erfassung der genetischen Struktur der Samen einer Elternpopulation in im Beerntungsbestand wird durch die räumliche Verteilung der Samen auf der Untersuchungsfläche beeinflusst.
- Ein wesentliches Problem der Bestimmung der genotypischen Struktur im Saatgut und aller darauf aufbauenden Beurteilungen ist bei großfrüchtigen Samen die Durchmischung des Saatgutes.
- Die für die Veränderung der genotypischen Strukturen des Vermehrungsgutes wesentlichen Phasen in der Baumschule sind die Entwicklung der Keimlinge und die Sortierung des zum Handel bereitgestellten Pflanzgutes.

#### ***7.5.1 Die Referenzen zur Beurteilung der Repräsentativität der Beerntung***

Die dargestellten Ergebnisse über die Beurteilung der Repräsentativität der Beerntung haben gezeigt, daß die Bestimmung der genotypischen Struktur des Erntegutes aufgrund der Beerntungsmethode nicht unproblematisch ist. Um eine repräsentative Saatgutstichprobe von jedem beernteten Baum zu erzeugen, ist es notwendig bereits bei der Ernte eine über die gesamte Kronenschirmfläche repräsentative Erhebung der Samenpopulation eines Baumes vorzunehmen. Das in dieser Untersuchung eingesetzte Verfahren besitzt das Problem, daß durch den Beerntungsfortschritt nur zwei der vier Folien zur Erfassung der Samenpopulation verwendet werden konnten. Ungleiche Verteilungen der Samen in den Baumkronen, wie sie bei Randbäumen zu erwarten sind, können daher zu einer Einschränkung der repräsentativen Erfassung der Samenpopulation eines Baumes führen.

Ein weiteres Problem der Beerntung großfrüchtiger Samen ist die Durchmischung größerer Saatgutmengen. Werden bei einer Beerntung mehrere hundert Kilogramm Saatgut gewonnen, so ist eine Durchmischung des Saatgutes unabhängig vom Beerntungsverfahren erst im Laufe der Saatgutbehandlung in der Darre möglich. Die genotypische Struktur des Saatgutes ist damit bereits weiteren Behandlungen unterworfen, bevor sie ermittelt werden kann. Gereinigtes und in den Handel gebrachtes Saatgut kann bei nicht ausreichender Durchmischung des Saatgutes die Repräsentativität des Saatgutes reduzieren, obwohl die Beerntung selbst repräsentativ erfolgt sein kann. Einem Vermehrungsgutproduzenten kann auf diese Weise sehr leicht unterstellt werden, fremdes Saatgut verwendet zu haben, obwohl dieser Vorwurf unbegründet ist.

Um diesen Problemen vorzubeugen, wird für die zukünftige Bestimmung der genotypischen Struktur des Saatgutes vor Ort empfohlen, daß auf den zur Ernte ausgelegten Folien oder Netzen flache kreisförmige Siebe ausgelegt werden, die vor dem Zusammenlegen der Folien oder Netze in einem separaten Transportbehälter ausgeleert werden. Auf diese Weise entsteht eine

flächenrepräsentative Stichprobe der Samenpopulation der beernteten Bäume, die eine bereits zum Erntezeitpunkt mit geringem Aufwand leicht zu durchmischende Saatgutmenge darstellt. An dieser Referenz ließe sich anschließend sowohl die Repräsentativität der Beerntung als auch die Behandlung des Saatgutes in der Baumschule bezüglich gehandelter, zugemischter oder nicht ausreichend durchmischter Saatgutpartien untersuchen.

### *7.5.2 Die Repräsentativität der Beerntung*

Die Beurteilung der Repräsentativität der Beerntung hat gezeigt, daß die genotypische Struktur des Erntegutes der Untersuchungsfläche Hofgeismar von den Samen der gesamten Elternpopulation abwich. Die Ursache dafür war die reliefbedingte, räumliche Eingrenzung der Beerntungsfläche im Verhältnis zu der gesamten zur Beerntung zugelassenen Abteilungsfläche. Obwohl 118 Bäume beerntet wurden, konnte keine repräsentative Beerntung der räumlich differenzierten Samenpopulation des Beerntungsbestandes (vgl. dazu auch BEHM & KONNERT, 1997) erreicht werden. Das Ergebnis zeigt die Notwendigkeit, daß die Festlegung einer Mindestanzahl von zu beerntenden Bäumen (FSaatG) nicht ausreicht, um die Samen einer Elternpopulation repräsentativ zu beernten.

Die Beurteilung der Repräsentativität der Beerntung im Forstamt Horn ist durch das Verfahren zur Herstellung der Samenstichproben, welche die genetische Struktur im Erntegut schätzen sollten, eingeschränkt. Durch die Wahl weniger Samen aus jeder Einzelbaumnachkommenschaft werden die seltenen Genotypen diskriminiert (vgl. Kapitel 5.7.4). Entsprechend treten an den Genorten 6PGDH-A und PGI-B signifikante Abweichungen auf, die aber nicht als Folge der Beerntung interpretiert werden sollten. Dieses Problem würde durch die oben vorgeschlagene Alternative der Bestimmung der genotypischen Struktur des Erntegutes ebenfalls aufgehoben.

### *7.5.3 Die Veränderung der genotypischen Struktur durch die Prozessierung des Saatgutes in der Baumschule*

#### *7.5.3.1 Die Vorbereitung des Saatgutes zur Aussaat*

Die Untersuchung der genetischen Strukturen zwischen zwei Entwicklungsphasen des Vermehrungsgutes dient der Erkennung von Veränderungsprozessen in der genetischen Struktur. Bezüglich des zur Aussaat vorbereiteten Saatgutes kann auf diese Weise untersucht werden, ob sich die genetische Struktur des Saatgutes während der Lagerung oder von der Aussaat bis zur Keimung verändert hat.

Nun haben die vorausgegangenen Informationen gezeigt, daß die mangelnde Durchmischung des Saatgutes die Vergleichbarkeit der genetischen Strukturen von Saatgut und Pflanzgut beeinträchtigt. Dieser Einfluß setzt sich auch in der Baumschule fort. Sind in dem Saatgut, aus welchem die Aussaatmenge entnommen wurde, die genetischen Informationen nicht homogen verteilt und ist die zur Aussaat vorbereitete Saatgutmenge gering, dann kann bereits vor der Aussaat die genetische Struktur des Saatgutes sehr stark verändert worden sein.

Da das zur Aussaat vorbereitete Saatgut 1996 nur 3 kg umfaßte und eine nicht ausreichende Durchmischung des Saatgutes vermutet werden kann, können Abweichungen der genetischen Struktur zwischen dem zur Aussaat vorbereiteten Saatgut und der des eingelagerten Saatgutes sowohl durch inhomogen verteilte genetische Informationen im eingelagerten Saatgut als auch

durch Veränderungen der genetischen Struktur durch die Lagerung verursacht sein. Eine Einschätzung der Lagerung des Saatgutes auf seine genetische Struktur ist daher nicht möglich.

Dennoch läßt sich über die Wiederholung der Aussaat 1997 eine Abschätzung vornehmen, die eine Beurteilung der Bedeutung der Effekte ermöglicht. Durch die Aussaat von 50 kg Saatgut 1997 wurden der Einfluß der mangelnden Durchmischung des Saatgutes in seiner Bedeutung gedämpft. Die Folge davon war eine genotypische Struktur des zur Aussaat vorbereiteten Saatgutes, die nicht signifikant von der des eingelagerten Saatgutes abwich. Es ist daher zu erwarten, daß die mangelnde Durchmischung des eingelagerten Saatgutes bei einer kleinen Aussaatmenge 1996 die signifikanten Abweichungen der genotypischen Strukturen zwischen dem eingelagerten Saatgut und dem zur Aussaat vorbereiteten Saatgut verursacht hat. Eine Veränderung der genotypischen Strukturen durch die Lagerung und die Vorbereitung zur Aussaat liegt damit unterhalb der Nachweisgrenze, die mit dieser Untersuchungsmethode (N = 150 Samen) erreicht werden kann.

Hinsichtlich der Beurteilung der genetischen Qualität des Vermehrungsgutes ist jedoch festzuhalten, daß bei einer mangelnden Durchmischung des Saatgutes die Auswahl des zur Aussaat vorgesehenen Saatgutes die genotypische Struktur des späteren Pflanzgutes soweit verändern kann, daß die in den Samen einer Elternpopulation vorhandene genetische Information nicht repräsentativ im Pflanzgut enthalten sind.

#### *7.5.3.2 Die Veränderung der genotypischen Struktur von der Aussaat bis zur Phase der Keimlinge*

Die Phase des Auflaufens der Keimlinge geht mit einer starken Reduktion der Populationsgröße einher. Daher wird besonders in dieser Phase erwartet, daß bei einer auf die untersuchten Genorte zielenden, direkten oder indirekten Selektion Veränderungen der genotypischen Strukturen stattfinden.

Diese Veränderungen der genotypischen Struktur belegt der Homogenitätstest für die Genorte LAP-A\* und PGI-B in der Population der Keimlinge der Untersuchungsfläche Hofgeismar 1996. 1997 tritt in den Keimlingen von derselben Untersuchungsfläche am Genort 6PGDH-A eine signifikante Veränderung der genotypischen Struktur auf. Die am Genort LAP-A\* beobachtete Tendenz der Reduktion der Genotypen „24“ und „34“ ist nicht signifikant.

Bezüglich des Vergleichs der Untersuchungsflächen ist zu bemerken, daß die Population der Keimlinge der Untersuchungsfläche Horn aufgrund einer bis dahin noch nicht ausreichenden Nachreife der Samen sehr viel stärker reduziert wurde, als dies für die Population der Untersuchungsfläche Hofgeismar der Fall war. Diese starke Selektion der Populationsgröße kann dazu geführt haben, daß Individuen, die bei einer ausreichenden Nachreife, zum Zeitpunkt der Aufnahme der genotypischen Struktur der Keimlingspopulation vorhanden gewesen wären, entweder noch nicht gekeimt hatten oder aber das Keimlingsstadium überhaupt nicht erreichen konnten. Eine signifikante Abweichung der genetischen Strukturen der Keimlinge von den zur Aussaat vorbereiteten Samen ist daher die Folge einer unterschiedlich weit fortgeschrittenen Saatgutstratifizierung.

Daß die Keimlinge einer stärkeren Belastung unterlegen haben, wird auch im Ergebnis des Elektropherogramms deutlich, bei dem von 150 Keimlingen nur 60 Pflanzen eine Anfärbung am Genort LAP-A\* gezeigt haben, während am Genort GOT-B überhaupt keine Anfärbung erreicht werden konnte. Diese Genorte gelten gemeinhin als sehr empfindlich. Sie waren vermutlich durch die Behandlung des Saatgutes physiologisch schwach und wurden evtl. durch den nachfolgenden Transport der Pflanzen ins Labor zusätzlich belastet. Da diese Entwicklung bei den unter gleichen Bedingungen geernteten Keimlingen der Population Hofgeismar

nicht aufgetreten ist, kann aus den genannten Effekten auf den physiologisch schlechteren Zustand der Keimlinge der Untersuchungsfläche Horn geschlossen werden.

### 7.5.3.3 Die Sortierung der Pflanzen

Die Sortierung der Pflanzen ist der dritte, entscheidende Schritt während der Produktion von Vermehrungsgut, bei dem eine Veränderung der genotypischen Strukturen möglich ist. Der durchgeführte Homogenitätstest der sortierten Kollektive zeigt, daß die genotypischen Strukturen der Pflanzenkollektive unterschiedlich sein können. Um die Situation eines Käufers von Forstpflanzen, der sich für eine bestimmte Größenklasse entschieden hat, nachzuvollziehen, sind die entstandenen Pflanzenkollektive nicht zusammengefaßt worden. Der paarweise Vergleich bestätigt, daß insbesondere bei Genorten mit seltenen Genotypen (MDH-B\*) signifikante Veränderungen der genotypischen Struktur des Pflanzgutes auftreten können.

Der Einfluß der Sortierung auf die genotypische Struktur nimmt entsprechend den Untersuchungsergebnissen mit dem Alter der Pflanzen zu. Diese Entwicklung bestätigt damit die Erwartungen, wonach die Konkurrenz zwischen den Pflanzen als Selektionsfaktor bei gegebenem physiologischen Zustand und dem durch das Pflanzbeet begrenzten Raum mit dem Alter zunimmt.

Da zu diesem Zeitpunkt für die Assoziationen noch keine statistische Abschätzung möglich ist, soll daher nur auf die Tendenzen der Assoziationen hingewiesen werden. Durch die Darstellung der Differenzen der Assoziationen in den sortierten Kollektiven zu den Assoziationen der nicht sortierten Pflanzen wird deutlich, daß mit einer abnehmenden Größe des Kollektivs die Assoziationen ansteigen. Besonders Genorte mit vielen und/oder seltenen Genotypen erreichen unter diesen Bedingungen schnell große Assoziationswerte. Die Veränderung der Assoziationen wird damit wesentlich von der Untersuchungsmethode bestimmt. Eine Veränderung der Assoziationen zwischen den Genotypen des Pflanzgutes wird daher von der Größe des Pflanzenkollektivs bestimmt. Da in der Regel mit zunehmender Pflanzengröße die Anzahl der verwendeten Pflanzen sinkt, gewinnt die Assoziation besonders für große Pflanzen eine zunehmende Bedeutung.

Die in dieser Untersuchung verwendeten Genorte besitzen durchschnittlich 2 bis 5 Allele. Ihre Variation ist damit im Verhältnis zu dem, was molekulare Marker an Variation beschreiben, relativ gering. Gerade aus dieser Situation heraus ist zu erwarten, daß die Bedeutung von Assoziationen für hoch variable Genorte größer ist, als dies mit den verwendeten Isoenzymgenmarkern sichtbar werden kann. Werden durch geringe Pflanzenzahlen und die Sortierung stochastische Assoziationen zwischen Genorten in Pflanzenkollektiven geschaffen, so kann insbesondere im genetischen Hintergrund eine Einschränkung der verfügbaren genetischen Information auftreten.

Hinsichtlich der Bedeutung der Sortierung muß daher jeder Baumschulkunde für sich beurteilen, inwieweit die Pflanzenzahlen und das Pflanzverfahren die Veränderung der genotypischen Informationen im Saatgut durch die Sortierung der gewählten Pflanzenpartien dominieren darf. Da die Standortverhältnisse i. d. R. nicht homogen sind, liegt bereits ein Kompromiß zwischen Sortierung und der Erhaltung der genetischen Struktur des Pflanzgutes darin, daß Pflanzen der Größe nach sortiert werden, gleichzeitig aber aus allen Größenklassen Pflanzgut erworben und in verschiedenen Teilen der zu begründenden Fläche ausgepflanzt wird.

#### *7.5.3.4 Abschließende Bemerkungen zur Veränderung genetischer Strukturen des Vermehrungsgutes in der Baumschule*

Die Ergebnisse dieser Untersuchung zeigen, daß bei der Produktion von Vermehrungsgut die genotypische Struktur der Samenpopulation eines Beerntungsbestandes verändert werden kann. Als wichtige Faktoren stellten sich dabei die räumliche Verteilung der zu beerntenden Bäume, die Durchmischung des Saatgutes und die Sortierung der Pflanzen heraus.

Da aus Gründen der Konkurrenzfähigkeit der Baumschulprodukte der Aufwand für die Stichprobennahme und -auswertung im Rahmen einer Zertifizierung nicht unbegrenzt steigen kann, wird sich eine Bewertung forstlichen Saat- und Pflanzgutes vorrangig auf diese Phasen der Produktion von Vermehrungsgut konzentrieren müssen.

### *7.6 Die Bewertung der genetischen Eigenschaften des Vermehrungsgutes*

Das Interesse an der Bewertung der genetischen Eigenschaften des Vermehrungsgutes hat seinen Ursprung in der Erwartung, daß bestimmte phänotypische Merkmale genetisch kontrolliert und an die Nachkommen weitergegeben werden. In der traditionellen Auslegung fand diese Vorstellung ihre Bestätigung in Herkunftsversuchen und ihren Niederschlag in der Ausweisung von Herkunftsgebieten.

Die Populationsgenetik hat heute weit mehr über die Weitergabe genetischer Informationen in Baumpopulationen aufgedeckt und in ihrer adaptiven Bedeutung erklärt. In Zeiten sich zunehmend rascher verändernder Umweltbedingungen kommt der Sicherung und Stabilisierung der Wälder eine entscheidende Bedeutung bei der Erhaltung der Wohlfahrtswirkungen des Waldes zu. Aber auch die erfolgreiche Weitergabe phänotypischer Merkmale bei Bäumen ist darauf angewiesen, daß die ausgewählten Vermehrungsgutpopulationen an ihre Umweltbedingungen angepaßt sind und bis zu ihrer Nutzungsreife überleben. Die Erfassung veränderter genetischer Strukturen und die Bewertung der Angepaßtheit und der Anpassungsfähigkeit des Vermehrungsgutes ist daher die zentrale Aufgabe bei der Bewertung der genetischen Eigenschaften des Vermehrungsgutes.

#### *7.6.1 Das Verfahren der Zertifizierung*

Das Verfahren der Zertifizierung prüft zwei wesentliche Aspekte des Vermehrungsgutes: Die Weitergabe der genetischen Information der Elternpopulation an ihre Samen und die Angepaßtheit des Vermehrungsgutes an Umweltbedingungen, die mit der Umweltgeschichte der Elternpopulation übereinstimmen.

Bereits die o. g. Formulierung zeigt, daß die Bewertung der Angepaßtheit (s. Kapitel 5) an sehr konkrete Bedingungen gebunden ist. Die Ursache dafür ist, daß aus der genetischen Information des Vermehrungsgutes nicht unmittelbar auf die adäquaten Umweltbedingungen geschlossen werden kann. Die Kenntnis über die Umweltrelevanz der verwendeten Marker ist dafür bislang nicht ausreichend. Zwar sind durchaus Informationen über die adaptive Bedeutung genetischer Variationen bekannt (ROTHE & BERGMANN, 1995; BERGMANN & GREGORIUS, 1993; BERGMANN & SCHOLZ, 1989), sie sind jedoch nicht ausreichend, um spezifische Fähigkeiten der Merkmalsträger bezüglich ausgewählter Umweltbedingungen daran zu bewerten.

Die adaptive Bewertung der genetischen Struktur des Vermehrungsgutes kann nur über eine genetische Struktur vorgenommen werden, deren adaptive Eigenschaften bereits bewiesen sind. Diese Aussage gilt für die genetische Struktur der Elternpopulation zum Zeitpunkt der Ernte. Sie beschreibt die genetische Struktur einer Population adulter Bäume. Diese genetische Struktur ist daher nicht vergleichbar mit der genetischen Struktur des Vermehrungsgutes, welches eine wesentlich frühere Entwicklungsphase repräsentiert.

Die Vergleichbarkeit der genetischen Struktur des Vermehrungsgutes mit der der Elternpopulation zum Zeitpunkt der Ernte kann daher nur dann vorgenommen werden, wenn es gelingt, eine Verbindung zwischen der genetischen Struktur des Vermehrungsgutes und der der Elternpopulation herzustellen.

Diese Verbindung wird aus dem Anpassungsprozeß der Elternpopulation und ihrer Vorfahren an ihre Umweltbedingungen abgeleitet. Denn wenn diese Anpassungsprozesse vielfach durchlaufen wurden und sich die Umweltbedingungen nicht verändert haben, dann kann erwartet werden, daß die sich anpassenden Populationen immer bessere Grade der Angepaßtheit erreicht haben. Nach stetiger Optimierung der Angepaßtheit sollte sich daher die genetische Struktur der Population in vergleichbaren Entwicklungsstadien nicht mehr wesentlich ändern. Da sich unter dieser Annahme die genetische Struktur der Elternpopulation in der entsprechenden Entwicklungsphase wiederholt, bildet sie für die Generation des Vermehrungsgutes die Zielstruktur, die im Laufe der Entwicklung erreicht wird. Das Vermehrungsgut würde daher im adulten Zustand die genetische Struktur der Elternpopulation annehmen, wenn keine Beeinträchtigung der genetischen Struktur des Vermehrungsgutes durch die Produktionsprozesse eingetreten ist. Mit dieser Annahme ist damit die Verbindung der genetischen Struktur des Vermehrungsgutes zu der der Elternpopulation hergestellt.

Das Vermehrungsgut muß sich nun im Laufe seiner Entwicklung dieser genetischen Zielstruktur annähern. Dieser Annäherungsprozeß erfolgt durch eine Reduktion der Populationsgröße, bei der sich die relativen Häufigkeiten der überlebenden Genotypen ändern können.

Da in der Regel weder die Populationsgröße der Vermehrungsgutpopulation noch die der Elternpopulation bekannt sind, muß dieser Annäherungsprozeß der genetischen Struktur des Vermehrungsgutes an die Zielstruktur anhand der relativen Häufigkeiten bewertet werden.

Das Maß dazu ist die Selektionslast, welche die minimale Reduktion einer Population mißt, um aus einer genetischen Struktur vor Selektion (Ausgangsverteilung) eine genetische Struktur nach der Selektion (Zielverteilung) herzustellen. Sie steigt an, wenn mit der Veränderung der genetischen Struktur des Vermehrungsgutes eine stärkere Reduktion der Populationsgröße verbunden ist, um die genetische Zielstruktur zu erreichen.

Die Reduktion der Populationsgröße ist grundsätzlich immer mit dem Verlust genetischer Informationen verbunden. Dieser Verlust ist jedoch solange für die Verfügbarkeit genetischer Informationen unbedeutend, wie redundante Informationen entnommen wird und die Populationsgröße die Anzahl auftretender Merkmalsausprägungen nicht unterschreitet. Geht jedoch einzigartige Information verloren, so verliert eine Population die Fähigkeit durch Rekombination angepaßte Individuen für zukünftige Umweltbedingungen zu produzieren. Dieser Verlust genetischer Informationen ist nicht auf den durch Marker sichtbaren Bereich genetischer Informationen begrenzt, sondern vollzieht sich auch im genetischen Hintergrund.

Je stärker daher eine Population durch eine einzige Umweltbedingung reduziert wird, desto größer ist die Gefahr, daß mit dieser Reduktion genetisch einzigartige Informationen verloren

gehen. Von einer angepaßten Population muß daher erwartet werden, daß sie die notwendige Reduktion der Populationsgröße so gestaltet, daß möglichst viele genetisch einzigartige Informationen erhalten bleiben. Dies kann durch die gleichmäßige Verteilung der Selektionslast auf möglichst viele Selektionsphasen erreicht werden und entspricht dann einer monotonen, linearen Reduktion der Selektionslast vom Samenstadium bis zum adulten Baum. Eine Zunahme der Selektionslast in einer angepaßten Population kann daher während der Entwicklung ausgeschlossen werden.

In welcher Form die Selektionslast in den Samen des Untersuchungsbestandes abgebaut wird, konnte in dieser Untersuchung nicht festgestellt werden. Ob die Selektionslast zu Beginn der Entwicklung relativ stark abgebaut wird oder zunächst auf dem Niveau der Samenpopulation erhalten wird, ist nicht bekannt. Lediglich die Selektionslast der Samen des Beerntungsbestandes bezüglich der genetischen Zielstruktur ist bekannt. Unter der Annahme, daß die Samenpopulation des Untersuchungsbestandes angepaßt ist und ihre Selektionslast bis zum Stadium des Erwachsenseins reduziert, kann diese Selektionslast als Referenz für das Vermehrungsgut verwendet werden.

Solange die Selektionslast des Vermehrungsgutes daher die Selektionslast der Samen der gesamten Elternpopulation nicht überschreitet, kann daher nicht von einer unangepaßten Vermehrungsgutpopulation gesprochen werden. Auf der Basis dieser Referenz beruht das Bewertungskonzept dieser Arbeit.

### *7.6.2 Das Zertifikat*

Aus der Darstellung des Zertifizierungsverfahrens wird deutlich, daß die Bewertbarkeit der genetischen Eigenschaften des Vermehrungsgutes sehr engen methodischen Grenzen unterworfen ist. Insbesondere die Beschreibung der Umweltgeschichte der Elternpopulation ist eine zentrale Voraussetzung für den Baumschulkunden, um für das gewählte Vermehrungsgut den adäquaten Pflanzplatz finden zu können bzw. anhand der Standortbeschreibung die entsprechende Herkunft festzulegen. Aus diesem Grund beginnt das Zertifikat mit einer detaillierten Beschreibung der Umweltbedingungen. Diese darf jedoch auch nicht darüber hinwegtäuschen, daß die Kriterien zur Umweltbeschreibung nicht zwangsläufig mit den adaptiven Umweltkriterien übereinstimmen müssen. Sie sind nur jene, unter welchen sich die Elternpopulation bislang in der bekannten Form entwickelt hat und welche zur Beschreibung der Umwelt bislang zugänglich sind.

Die Angabe der Untersuchungsmethode dient im wesentlichen der Eingrenzung des Mißbrauchs dieses Zertifizierungsverfahrens. Ohne die Angabe der methodischen Rahmenbedingungen ist es denkbar, daß anhand einer sehr schwachen Untersuchungsmethode (kleine Stichprobengröße, monomorphe Marker) keine wesentlichen Abweichungen zwischen der genetischen Struktur der Samenpopulation und der des Pflanzgutes gefunden werden, obwohl sie in den Grundgesamtheiten vorhanden sind. Anhand der Qualifizierung der Untersuchungsmethode kann der Baumschulkunde daher die Qualität des Zertifikats einschätzen und auch eine Entscheidung über die Bedeutung seltener Allele für den zu begründenden Bestand treffen.

Die verbale Formulierung der Zertifizierungsergebnisse gibt abschließend noch einmal Auskunft über die wesentlichen Aspekte der Zertifizierung: Die Weitergabe der genetischen Informationen von den Eltern an ihre Samen und die Angepaßtheit des Pflanzgutes an Umweltbedingungen, welche denen der Elternpopulation vergleichbar sind.

## *7.7 Aussagen und Grenzen des Zertifikats*

Die Bedeutung der genetischen Information für die Stabilität von Wäldern ist inzwischen unumstritten und verlangt die Berücksichtigung genetischer Informationen im alltäglichen Handeln. Die Bereitstellung dieser Informationen und deren Akzeptanz am Markt ist jedoch an enge Grenzen gebunden. Da viele dieser Informationen nicht direkt zugänglich sind, ist eine Beurteilung der genetischen Eigenschaften des Vermehrungsgutes nicht ohne technischen Aufwand möglich. Die Bereitstellung von Produktinformationen ist daher an die Tätigkeit eines Sachverständigen gebunden. Dieser wird, wie die Ergebnisse der Tropenholzzertifizierung zeigen, den finanziellen Aufwand für die Zertifizierung in Grenzen halten müssen, um die Zahlungsbereitschaft der Kunden nicht über Gebühr zu strapazieren.

Eine wesentliche Bedeutung zur Umsetzung des Zertifikats kommt daher der rationellen Beschaffung der notwendigen Daten zu. Da die genetische Struktur der Samen der Elternpopulation und des Vermehrungsgutes jährlich variiert, ist die Erhebung dieser Daten für jede Beerntung zwangsläufig. Mögliche Optimierungen könnten hier in der technischen Unterstützung beim Auflösen der Bucheckern liegen, wie sie z. B. durch den Einsatz von Laubsaugern gegeben sind.

Die Bereitstellung der Informationen zur genetischen Struktur der Elternpopulation ist in der Regel nicht an eine jährliche Erfassung gebunden. Da diese genetische Struktur im wesentlichen durch Bewirtschaftungsmaßnahmen des Waldbesitzers verändert wird, kann sie vom Waldbesitzer einmal erfaßt und dann über mehrere Jahre fortgeschrieben werden. Die genetische Struktur der Elternpopulation sollte daher vom Waldbesitzer bereitgestellt und über die Pachtpreise finanziert werden. Auf diese Weise ließen sich die Kosten für die Beschaffung der Informationen zur Zertifizierung des Vermehrungsgutes in Grenzen halten, mithin die finanziellen Hürden für die Zertifizierung begrenzen.

Eine weitere Hürde besteht in der Glaubwürdigkeit und der Erläuterung der Bedeutung genetischer Informationen für die Angepaßtheit und die Ausprägung von erwünschten Merkmalen in Baumpopulationen. Da der Baumschulkunde in der Regel nicht über die notwendigen Informationen zu dem Produkt verfügt, ist gerade die Zertifizierung des Vermehrungsgutes durch externe Gutachter geeignet, das Vertrauen der Kunden zu fördern und auszubauen. Dieses Vertrauen und die verständliche Erläuterung der Bedeutung genetischer Informationen ist die Basis für die Zahlungsbereitschaft der Kunden und den wirtschaftlichen Erfolg der Baumschulen. Eine klare und auf Vertrauen aufgebaute Marketingstrategie bezüglich der Kommunikation und der Bedeutung der genetischen Produkteigenschaften ist daher eine wesentliche Voraussetzung für die Umsetzung dieses Zertifikats, für die Berücksichtigung genetischer Informationen im wirtschaftlichen Entscheidungsprozeß.

## 8 Zusammenfassung

Die Existenz von Bäumen ist aufgrund ihrer Ortsgebundenheit und langen Generationszeit an die Fähigkeit gebunden, sich während ihres Lebens verschiedenen Umweltbedingungen anpassen zu können. Die Grundlage dieses Anpassungsprozesses ist die Verfügbarkeit und die erfolgreiche Weitergabe der Erbinformationen von einer Generation zur nächsten. Auch die wirtschaftliche Nutzung ausgewählter Baumpopulationen ist auf diese Anpassungsprozesse angewiesen, da sie die Überlebensfähigkeit der ausgewählten Individuen bis zu ihrer Nutzungsreife gewährleisten.

Eine besonders sensible Phase bei der Weitergabe genetischer Informationen von einer Generation zur nächsten ist die Reproduktionsphase. Insbesondere die Auswahl von Beerntungsbeständen und die Anzucht von Vermehrungsgut in der Baumschule können die Weitergabe genetischer Informationen zwischen den Generationen beeinflussen. Ggf. veränderte genetische Informationen im Vermehrungsgut nehmen damit Einfluß auf die Angepaßtheit des Vermehrungsgutes an die lokalen Umweltbedingungen. Nicht weitergegebene genetische Informationen an die Nachkommen begrenzen gar die Ausbildung der morphologischen Eigenschaften der beernteten Baumpopulation, wegen derer diese zur Beerntung ausgewählt worden ist. Die Veränderung der Angepaßtheit des Vermehrungsgutes und die unvollständige Weitergabe genetischer Informationen können daher den wirtschaftlichen Erfolg der Verwendung von Vermehrungsgut schmälern. Die Bewertung dieser Vermehrungsguteigenschaften dient daher der Produktionssicherheit.

Im Rahmen dieser Arbeit werden daher eine Methode und ihre Rahmenbedingungen abgeleitet, unter denen eine Bewertung des Vermehrungsgutes hinsichtlich der Angepaßtheit und der vollständigen Weitergabe der markergestützten genetischen Informationen vorgenommen werden kann. Für die Anwendung der Methodik wird die externe Zertifizierung vorgeschlagen, um das Vertrauen der Baumschulkunden durch unabhängige Informationen zu fördern und ihre Zahlungsbereitschaft zu sichern.

Da der Produktionsprozeß des Vermehrungsgutes sehr umfangreich ist, mitunter von verschiedenen Betrieben ausgeführt wird und die Aufwendungen für die Zertifizierung begrenzt werden müssen, geht der Methodenentwicklung zunächst die Analyse des Produktionsprozesses voraus. Das Ziel ist die Konzentration der Untersuchungen für eine Zertifizierung auf die Produktionsphasen, welche die genetische Struktur wesentlich beeinflussen. Um einen Eindruck von der Veränderung der genetischen Informationen bei der Vermehrungsgutproduktion zu bekommen, wurden in aufeinander folgenden Produktionsphasen von der Beerntung bis hin zum Verkauf des Vermehrungsgutes Untersuchungen der genetischen Struktur im Vermehrungsgut vorgenommen. Als für die Zertifizierung bedeutende Phasen des Produktionsprozesses stellten sich die Auswahl der Beerntungsbäume im Beerntungsbestand, die Behandlung des Saatgutes und die Sortierung des Pflanzgutes heraus. Für eine sortierte Pflanzgutpartie (1+2jährige Buchen mit 50-80cm Höhe) wird exemplarisch eine Bewertung der Weitergabe der über Genmarker sichtbaren genetischen Informationen und die Bewertung der Angepaßtheit vorgenommen. Die Arbeit baut auf der Methode der Stärkegelelektrophorese und der Verwendung von Isoenzymgenmarkern zur Analyse genetischer Strukturen in zwei Buchenbeständen im Forstamt Hofgeismar und im Forstamt Horn auf.

## Zur Struktur der Arbeit

Der Beschreibung der Problemstellung und des Projektziels (Kapitel 2) schließt sich die Darstellung des problembezogenen Wissens (Kapitel 3) an. In diesem Kapitel wird die Entstehung, Bedeutung und Messung genetischer Informationen in Populationen und eine systemanalytische Darstellung der nachhaltigen Nutzung von Ressourcen beschrieben. Das Wissen über die Genetik der Buche und die ökonomischen Grundlagen für eine Zertifizierung genetischer Eigenschaften bilden den Abschluß des Kapitels 3. Im Kapitel 4 werden die Beerntungsbestände beschrieben, der Ablauf der Beerntung dargestellt und die Phasen der Behandlung des Vermehrungsgutes im Samenbetrieb und in der Baumschule erläutert. Eine ausführliche Erklärung der verwendeten Methodik für die Erstellung von repräsentativen Stichproben und die berechneten Parameter genetischer Strukturen wird in Kapitel 5 angefügt. Den Abschluß des Kapitels über die Methoden bildet die Erläuterung der Zertifizierungsmethode genetischer Eigenschaften im Vermehrungsgut.

Die Ergebnisse (Kapitel 6) wurden entsprechend der Methodik der Untersuchung genetischer Strukturen und entsprechend des Prozeßablaufes bei der Produktion von Vermehrungsgut entwickelt. Zur Fundierung der gewonnenen genetischen Merkmalsausprägungen wurde zunächst eine Vererbungsanalyse der Isoenzymgenorte IDH-A, MDH-B\*, MDH-C, 6PGDH-A, PGM-A, MNR-A, GOT-B, LAP-A\* vorgenommen. Sie bestätigt die Verwendbarkeit der verwendeten Merkmale als Genmarker.

Der Charakterisierung der Beerntungsbestände im großräumigen Vergleich dient die Bestimmung der Genbestandsdifferenzierung zu Beständen aus Rheinland-Pfalz. Dieser großräumigen Einordnung der Untersuchungsbestände folgt der Vergleich der Untersuchungsbestände untereinander, um die Vergleichbarkeit der Daten einzuschätzen.

Mit der Gegenüberstellung der genetischen Strukturen der beernteten Bäume und der der gesamten Elternpopulation werden die Einflüsse der Auswahl der beernteten Bäume beschrieben. Hierbei konnte eine signifikante Abweichung der genetischen Struktur der beernteten Bäume von der des fast vollständig untersuchten gesamten Untersuchungsbestandes im Forstamt Horn (N=1128) nachgewiesen werden. Durch die Beerntung von Randbäumen wurde auch ein Vergleich zwischen den genetischen Strukturen der Randbäume und den im Inneren des Bestandes stehenden Erntebäume möglich.

Der Charakterisierung der Elternpopulationen folgte die Charakterisierung der Samenpopulationen der Beerntungsbestände. Der Genbestandsdifferenzierung der Samenpopulationen aus den Beerntungsbeständen im Vergleich zu nordrhein-westfälischen Samenpopulationen der Buche schließt sich die Gegenüberstellung der genetischen Strukturen zwischen den Elternpopulationen und ihren Samen in zwei Beerntungsjahren an. Interessante Ergebnisse ergeben sich aus dem Vergleich des Heterozygotenanteils. Unter den Samen des Untersuchungsbestandes Horn finden sich an bestimmten Genorten stets Zunahmen und an anderen Genorten stets Abnahmen des Heterozygotenanteils in den Erntejahren 1995 und 1998. Diese synchronen Änderungen der genetischen Struktur wurden als Eigenart des Reproduktionssystems interpretiert. Die Charakterisierung der Samenpopulationen wird durch eine Schätzung der Selbstungsrate abgeschlossen.

Mit der Untersuchung veränderter genetischer Strukturen im Vermehrungsgut während des Produktionsprozesses wird die Grundlage für die Zertifizierung des Vermehrungsgutes gelegt. Aufgrund des organisatorischen Ablaufes wurde die Produktion des Vermehrungsgutes in drei Phasen unterteilt. In der ersten Phase wurde die Bestimmung der genetischen Struktur des Erntegutes aus verschiedenen Samenstichproben während des Behandlungsprozesses unter-

sucht. Mittels der genetischen Struktur des Erntegutes und der der Samen der gesamten Elternpopulation wurde anschließend eine Schätzung der Repräsentativität der Beerntung vorgenommen. Diese zeigte für die Beerntung der Untersuchungsfläche Hofgeismar signifikante Abweichungen der genetischen Struktur im Erntegut von den Samen des gesamten Beerntungsbestandes.

In einer zweiten Phase wurde die Behandlung des Erntegutes untersucht. Als eine wesentliche Ursache für veränderte genetische Strukturen im Vermehrungsgut konnte die Durchmischung des Saatgutes festgestellt werden. Insbesondere bei großfrüchtigen Samen kann dies zu einer deutlichen Verschiebung der genetischen Struktur im Erntegut führen, wenn nicht ausreichend durchmischtes Saatgut in Teilen in den Handel gebracht oder ausgesät wird.

In der dritten Phase wurden alle Entwicklungsphasen der Pflanzen in der Baumschule durch genetische Inventuren begleitet. In der Phase der Entwicklung der Keimlinge aus den Samen, in welcher die stärkste Populationsreduktion stattfindet, konnten keine signifikanten, über die untersuchten Populationen konsistenten Veränderungen der genetischen Strukturen gefunden werden. Aus der gleichgerichteten Entwicklung der relativen Häufigkeiten läßt sich jedoch ableiten, daß z. B. am Genort LAP- A\* ein Vorteil homozygoter Individuen vorhanden sein kann.

Hinweise auf die Veränderung genetischer Strukturen im Vermehrungsgut konnte die Sortierung von größeren Pflanzen erbringen, in dem am Genort MDH-B\* unter den 1+2jährigen Pflanzen vermehrt signifikante Abweichungen auftraten. Eine möglichst frühzeitige Ausbringung der Pflanzen im Wald oder ein Unterlassen der Sortierung von älteren Pflanzen könnte daher die Veränderung der genetischen Strukturen durch die Sortierung vermeiden.

Im Kapitel 6.4 werden Untersuchungsergebnisse in eine Bewertung überführt. In diesem Verfahren wird zunächst geprüft, in welchem Umfang die über Marker sichtbare genetische Information der Elternpopulation an die geernteten Samen weitergegeben worden ist. Da die genetische Struktur des Vermehrungsgutes und der Samenpopulation des Beerntungsbestandes anhand von Stichproben ermittelt wurden, ist es notwendig, die Qualität der Untersuchungsmethode in die Beurteilung mit einzubeziehen. Dies erfolgt durch die Berücksichtigung der minimalen Häufigkeit eines Merkmals in einer Grundgesamtheit, welche mit der Untersuchungsmethode mit 95%iger Sicherheit entdeckt werden kann (Verlustwahrscheinlichkeit). Alle Allele der Grundgesamtheit, die diese Verlustwahrscheinlichkeit unterschreiten, bleiben, wenn sie nicht im Vermehrungsgut auftreten, bei der Bewertung der weitergegebenen Informationen unberücksichtigt.

Die Eigenschaft der Angepaßtheit des Vermehrungsgutes kann nur aus der genetischen Struktur der gesamten Elternpopulation der Untersuchungsfläche und deren Umweltbedingungen abgeleitet werden. Unter der Annahme der Angepaßtheit der Elternpopulation, welche zu einem genetischen Gleichgewicht führt und bei der Auswahl der Beerntungsbestände abgesichert werden muß, wird aus der genetischen Struktur der Elternpopulation die genetische Zielstruktur für das Vermehrungsgut hergeleitet.

Da das Reproduktionssystem die genetische Struktur der Elternpopulation verändert, bedarf es in der Regel einer gerichteten Selektion, um die genetische Struktur der Elternpopulation aus ihren Samen bei unveränderten Umweltbedingungen wiederherzustellen. Das Ausmaß dieser Populationsreduktion mißt die Selektionslast. Da mit der Reduktion der Populationsgröße stets das Risiko des Verlusts einzigartiger genetischer Informationen verbunden ist, kann über

die Art und Weise des Abbaus der Selektionslast eine Schätzung über die Angepaßtheit des Vermehrungsgutes vorgenommen werden.

Das Ergebnis der Bewertung der genetischen Eigenschaften des Vermehrungsgutes wird abschließend in einem Zertifikat zusammengefaßt. Neben der Beschreibung der Umweltbedingungen, bezüglich derer Angepaßtheit bewertet worden ist, werden die detaillierten Daten über die Produktion des Vermehrungsgutes gegeben. Im Anschluß daran werden die Untersuchungsmethode mit ihrer Aussagefähigkeit und die verwendeten Marker beschrieben. Den Abschluß des Zertifikats bildet die verbale Formulierung der Untersuchungsergebnisse.

Kapitel 7 widmet sich der Diskussion der Untersuchungsergebnisse und beleuchtet sie in ihrer Bedeutung für die Zertifizierung forstlichen Saat- und Pflanzgutes. Das Kapitel 8 faßt die Arbeit zusammen, Kapitel 9 erläutert wichtige Begriffe der Arbeit und Kapitel 10 stellt die verwendete Literatur zusammen. Kapitel 11, 12 und 13 listen die Abbildungen und Tabellen auf und geben im Anhang die Ergebnisse der Spaltungsanalysen und die Tabellen der absoluten Häufigkeiten der untersuchten Stichproben.

## 9 Glossar

### Baumschule

- Ankeimung = die A. bezeichnet den Prozeß der Keimentwicklung im zuvor getrockneten und eingelagerten Samen, der durch die Zugabe von Wasser und die Erhöhung der Temperatur ausgelöst wird.
- Auflaufen = die Phase der Pflanzenentwicklung, bei der aus den Samen die Keimlinge entstehen und im Saatbeet sichtbar werden, wird als A. bezeichnet.
- Berntung = bezeichnet den Vorgang der Samengewinnung.
- Berntungsbestand = der gesamte zur Berntung zugelassene Baumbestand einer forstlichen Wirtschaftsfläche, deren Berntung nicht durch Naturverjüngung oder technische Einrichtungen wie Zäune, etc. verhindert wird.
- Berntungsverfahren = das Berntungsverfahren kann maschinell oder manuell durchgeführt werden. Der Prozeß der Berntung von Bäumen kann sowohl durch das Rütteln der Bäume als auch durch das Auslegen von Netzen, oder durch das Pflücken oder das Aufsammeln der Samen vom Boden erfolgen.
- Bestand = eine räumlich abgegrenzte Population von Bäumen. Die räumliche Abgrenzung wird i. d. R. nach den Bewirtschaftungseinheiten vorgenommen. Die Differenzierung nach Jung- und Altbestand bezeichnen unterschiedliche Entwicklungsstadien einer Population.
- Erntegut = als E. werden die geernteten Reproduktionseinheiten bezeichnet. In dieser Arbeit ist der Begriff auf die geernteten Samen begrenzt.
- Stratifizierung (Kalt-naß-Behandlungen) = ist ein Verfahren zur Aufhebung der Keimruhe. Pflanzen der gemäßigten Breiten verfügen häufig über eine Keimruhe, um die Entwicklung der Keimlinge im Winter zu vermeiden. Diese Keimruhe kann mitunter durch den Wechsel des Feuchtegrades und der Temperatur aufgehoben werden.
- Keimling = die sich aus dem Samen entwickelnde Pflanze mit den noch vorhandenen Keimblättern. Bei der Buche werden die Keimblätter 4-6 Wochen nach dem Auflaufen durch erste, neu entwickelte Blätter ergänzt.
- Keimung = der Prozeß der Aktivierung des Stoffwechsels nach der Keimruhe bis zur Ausbildung des Keimlings.
- Keimruhe (Dormancy) = Entwicklungsphase eines Samens in der die Keimung durch biochemische oder physikalische Einflüsse unterdrückt wird.
- Pflanzbeet = das Pflanzbeet bezeichnet die Fläche in einer Baumschule, in der zuvor ausgehobene Pflanzen wieder i. d. R. mit größeren Abständen ausgepflanzt werden.
- Pflanzgut = Pflanzen, die in der Baumschule angezogen worden sind.
- Prozessierung = unter dem Begriff der P. werden in dieser Arbeit alle Produktionsschritte von der Berntung bis zum Verkauf des Pflanzgutes zusammengefaßt.
- Saatgutbetrieb (Darre) - ein Betrieb, in dem das Saatgut aufbereitet wird. Dazu gehört neben der Reinigung des Saatgutes, die Entflügelung, die Mischung, die Stratifizierung und die Trocknung des Saatgutes.
- Saatbeet = das S. ist die Fläche in der Baumschule, auf der die Samen ausgesät werden.
- Sortierung = die S. bezeichnet die Einteilung der produzierten Pflanzen in verschiedene Klassen, die nach der Größe, der Form, der Farbe, etc. der Pflanzen gebildet werden können.
- Vermehrungsgut = ein Sammelbegriff für alle bei der Vermehrung von Pflanzen eingesetzten Entwicklungsstadien einer Pflanzenart. Generatives V. umfaßt Samen und die daraus gezogenen Pflanzen, während vegetatives V. Pflanzenteile und die daraus gezogenen

Pflanzen umfaßt. Das Forstsaatgutgesetz differenziert das V. weiter in ausgewähltes (§5 FSAatG) und geprüftes (§6 FSAatG) Vermehrungsgut.

Verschulbeet = das Verschulbeet ist ein Pflanzbeet, in dem die Pflanzen des Saatbeetes ausgepflanzt werden.

Verschulung = die V. dient der Erweiterung des Pflanzraumes im Saatbeet. Da die Pflanzen mit zunehmendem Alter ihren Wuchsraum erweitern, ist es notwendig bereits nach einer Vegetationsperiode den Standraum im Saatbeet durch die Entnahme einiger Reihen zu erweitern.

## **Forstwirtschaft**

Biozöosen = Lebensgemeinschaft von Arten

Forsteinrichtung = Wissenschaft von der Planung, Erfassung und Bewirtschaftung von Wäldern. Der Begriff wird auch für die von der Forsteinrichtung erstellten Planungsgrundlagen für eine Waldfläche verwendet.

FSAatG = Gesetz über forstliches Saat- und Pflanzgut, 1979.

Großschirmschlag = Verfahren der Bewirtschaftung von Buchenbeständen.

Hiebsreife = Entwicklungsstadium von Bäumen, in dem sie die Bedingungen für die Nutzung erfüllen und gefällt werden können.

Schneebruchgefahr = die durch Schneelast ausgelöste Gefahr des Kronenbruchs bei Bäumen in bestimmten Höhenlagen.

Standortbeschreibung = Beschreibung der abiotischen und biotischen Umweltbedingungen einer Population. Sie umfaßt die abiotischen Faktoren Klima, Boden, Wasser und Licht. Als biotische Faktoren werden die Baumartenmischung, die Bestandestrukturierung, etc. erfaßt.

Nachhaltigkeit = Charakterisierung der Nutzungsweise von Ressourcen, welche die Regenerationsfähigkeit des Ressourcenvorrates überwacht.

Selbstregulation = Eigenschaft eines Systems, auf Störungen des Systemzustandes mit Reparaturmechanismen, die den Ausgangszustand des Systems wiederherstellen, zu reagieren.

Fremdregulation = eine für ein System nicht steuerbare Beeinflussung des Systemzustandes, der zur Veränderung der Identität eines Systems führt.

## **Genetik**

Anpassung = Entwicklungsprozeß in einer Population oder in einem Individuum, der den physiologischen oder den strukturellen Zustand so verändert, daß die aktuellen Umweltbedingungen nicht als substantielle Stressfaktoren wirksam werden können.

Angepaßtheit = Zustand einer Population oder eines Individuums, in dem die aktuellen Umweltbedingungen keinen substantiellem Streß auslösen.

Anpassungsfähigkeit = die Verfügbarkeit von Informationen in einer Population oder in einem Individuum, die eine Anpassung an zukünftige Umweltbedingungen ermöglicht.

Allele = unterschiedliche Informationseinheiten an einem Genort.

Amplifikation = Vervielfältigung von Genen durch molekularbiologische Verfahren.

assortative Paarung = Eigenschaft des Paarungssystems, die zu Abweichungen von dem Modell der Zufallspaarung führt.

Autochthonie = Bezeichnung für Populationen, die am Ort ihrer Entstehung über einen sehr langen Zeitraum verblieben sind. Diesen Populationen wird unterstellt, daß sie durch vielfache Anpassungsprozesse optimal an ihre Umwelt angepaßt sind, sofern sich der Rhythmus des Auftretens der Umweltbedingungen nicht verändert hat.

Bestandesnachkommenschaft = Samen oder Pflanzen einer Elternpopulation. Dieser Begriff wird in dieser Arbeit verwendet, um die Nachkommen der gesamten Population der Untersuchungsfläche von den Nachkommen der beernteten Bäume abzugrenzen.

Dem = Eine Gruppe von Individuen aus einer Population

DNS-Sequenz = Reihenfolge der Bausteine der Erbinformationen (DNS- Desoxyribonukleinsäure)

Eigentypallele = Allele der Mutter, die in den Nachkommen auftreten.

Einzelbaumnachkommenschaft = Nachkommenschaft eines Baumes. Diese Bezeichnung wird gewählt, um die Zuordnung der Samen zu ihrem Samenelter hervorzuheben. Sie dient der Abgrenzung der Nachkommen eines Baumes von dem Erntegut (Nachkommenschaft der beernteten Bäume und von der Bestandesnachkommenschaft (Nachkommen der gesamten Population des Untersuchungsbestandes)

Elektrophorese = Verfahren zur Trennung von molekularen Strukturen in einer Matrix. Die in dieser Arbeit benutzte Stärkegel-Elektrophorese verwendet als Matrix ein Stärkegel. Das Gerät, in welchem die Trennung vollzogen wird, ist die Elektrophoresekammer.

Elternpopulation = dieser Begriff wird hier für die potentiellen Eltern im Untersuchungsbestand verwendet, die in die Untersuchungen aufgenommen wurden.

Flexibilität - die Flexibilität beschreibt die Fähigkeit verschiedene Umwelteinflüsse zu ertragen, ohne dabei den Zustand ändern zu müssen.

Fremdtypallele = Allele in den Nachkommen, die nicht von ihrer Mutter stammen können.

Genlocus = Position merkmalspezifischer genetischer Informationen auf homologen Chromosom

Genmarker = Ein Merkmal, das einen eindeutigen Rückschluß auf die genetische Information erlaubt, von der es codiert wird.

Genom = Gesamtheit der genetischen Informationen in einem Individuum.

Genotyp = Charakterisiert die genetische Information eines Individuums an einem Genort.

Hardy-Weinberg-Modell = ein in der Populationsgenetik verbreitet eingesetztes Modell zur Analyse von Zusammenhängen des genetischen Systems.

Heterozygotie = Bezeichnung für unterschiedliche genetische Informationen an einem Genort.

Heterozygotiegrad = Bezeichnung für die Anzahl der Genorte in einem Individuum, welche heterozygot sind.

Isoenzym = Enzyme eines Genortes mit gleicher Funktion und verschiedener Ladung und Konformation werden als Isoenzyme bezeichnet.

Konformation = Anordnung der Aminosäuren in der Molekülkette z. B. eines Enzyms.

Majorpolymorphismus = Häufigkeitsverteilung von Merkmalen in einer Population, in der mehrere Merkmalsausprägungen mit mehr als 20% Häufigkeit auftreten.

Meiose = Bezeichnung für die Reifeteilung der Geschlechtszellen, welche der Aufteilung der genetischen Informationen der Chromosomen auf die haploiden Gameten dient.

Metaphase = Entwicklungsphase in der Meiose

Minorpolymorphismus= Häufigkeitsverteilung von Merkmalen in einer Population, in der eine Merkmalsausprägungen sehr häufig, die anderen jedoch seltener als mit 20% Häufigkeit auftreten.

Mutation = die Veränderung der Erbinformation durch externe Einflüsse, die zu einer Änderung in der Abfolge der Basensequenzen führt und nicht durch Segregation oder Rekombination ausgelöst ist.

Nullallel = ein in der Elektrophorese nicht sichtbares bzw. nicht anfärbbares Allel eines Genortes.

Paarungssystem = Menge aller Faktoren, welche die Assoziation der Gameten zu Zygoten steuert.

Pachytän = Entwicklungsphase in der Meiose

Phänotyp = mit dem Phänotyp wird die Ausprägung einzelner oder mehrerer beobachtbarer Merkmale eines Individuums beschrieben.

Plastizität = die Plastizität beschreibt die Fähigkeit den Systemzustand vorübergehend ändern zu können, ohne dabei die Fähigkeit zu verlieren, zum Ausgangszustand zurückkehren zu können. Der Begriff der Plastizität ist auf physiologische oder phänotypische Merkmale anwendbar.

Pollenelter = Baum, der die Pollen zur Bildung der Nachkommen begetragen hat

Population = ein Kollektiv zu generativer Reproduktion befähigter biologischer Organismen, in welchem jedes Paar von Individuen die Möglichkeit besitzt, wenigstens einen gemeinsamen Nachfahren zu haben.

Primer = eine Sequenz von Erbinformationen, welche als Startsequenz verwendet wird, um bestimmte Bereiche des Genoms zu kopieren.

Prophase = Entwicklungsphase in der Meiose

Samenelter = Baum, der die Eizellen zur Bildung der Nachkommen beigetragen hat.

Segregation = Aufspaltung der Gene eines Baumes bei der Meiose.

Selbstung = Selbstbefruchtung bei monözischen Pflanzen. Sie kann die Bildung von nicht lebensfähigen Zygoten (Hohlkorn) begünstigen.

Telophase = Entwicklungsphase in der Meiose

Translation = die Übersetzung der Erbinformation in eine Abfolge von Aminosäuren, die an den Ribosomen stattfindet.

Transskription = Vorgang bei dem die Erbinformation abgeschrieben wird.

Überdominanz = Überlegenheit eines heterozygoten Individuums gegenüber beiden Individuen mit homozygoter Erbinformation an einem biallelen Genort.

## **Mathematik**

Assoziationen = Maß für die stochastische Abhängigkeit zwischen zwei Merkmalen.

Beprobungsverfahren = Verfahren nach dem die Proben für die Laboruntersuchungen gewonnen wurden.

Chi<sup>2</sup>-Test = Statistischer Test (Pearson's goodnes-of-fit-Test) auf der Basis der Chi<sup>2</sup>-Verteilung

Differenzierungen = Maß für die Unterschiedlichkeit der genetischen Informationen zwischen mehreren Populationen (s. Kapitel 5)

Diskrepanzmaß = Maß für die Unterschiedlichkeit zwischen zwei Verteilungen (i. d. R. für die Beobachtung und die Prüfverteilung verwendet).

Diversität = Maß für die Beschreibung der Anzahl und Häufigkeit von Merkmalen in einer Grundgesamtheit. Unter dem Sammelbegriff der Biodiversität kann es auf einzelne Arten, Individuen, Genorte oder auch auf Gruppen von Genorten (Multi-Locus-Diversität) angewendet werden.

do-Abstand = Maß für die Unterschiedlichkeit zweier Verteilungen (s. Kapitel 5)

Evenness = Maß für die Gleichverteiltheit von Merkmalen in einer Population.

Gitternetzstichprobe = Verfahren zur systematischen Beprobung einer Untersuchungsfläche.

Grundgesamtheit = Menge aller Elemente, aus der eine Stichprobe gezogen wurde.

G-Test = Statistischer Test (Likelihood-ratio-Test) auf der Basis der Chi<sup>2</sup>-Verteilung.

Kalibrierung = Anpassung eines Modells an die Beobachtung mit Hilfe der freien Modellparameter

Konfidenzbereich = Vertrauensbereich für die Aussage einer Stichprobenuntersuchung

Likelihood-ratio-Test ( G-Test) = Statistischer Test auf der Basis der Chi<sup>2</sup>-Verteilung

Maximum-Likelihood-Schätzung = Statistisches Verfahren zur Schätzung eines Modellparameters.

Mixed-Mating-Modell = Modell zur Schätzung der Selbst- und Fremdbefruchtung in einer Nachkommenschaft.

Monte-Carlo-Simulation = Verfahren zur Entwicklung einer Prüfverteilung.

Prüfgröße = das Diskrepanzmaß zwischen der Modellerwartung und der Beobachtung.

p-Wert = Wahrscheinlichkeitswert aus einer Prüfverteilung, der eine Aussage über die Häufigkeit des Prüfgrößenwertes macht.

Selektionslast = Maß für die minimal notwendige Veränderung von Verteilungen, um aus einer Ausgangsverteilung eine Zielverteilung herzustellen.

Vielfalt = Anzahl verschiedener Merkmalsausprägungen in einer Verteilung.

## **Zertifizierung**

Herkunftszertifizierung = Verfahren zur Absicherung der Herkunft eines Produktes. Es findet in der paneuropäischen Forstzertifizierung Verwendung.

FSC = Forest Stewardship Council. Internationale Dachorganisation für die Zertifizierung von Forstprodukten.

Naturland-Zertifizierung = Verfahren zur Zertifizierung von Forstprodukten auf der Basis des Naturland Verbandes.

Öko-Auditverordnung = Verordnung der Europäischen Gemeinschaft zur Zertifizierung von Betrieben.

Ökolabel = Sammelbegriff für Gütesiegel, welche ökologisch produzierte Produkte kennzeichnen.

Qualitätsmanagementsystem = Organisations- und Kontrollstruktur in einem Unternehmen zur Gewährleistung eines dauerhaften Qualitätsniveaus der Produkte.

Tropenholzzertifizierung = Verfahren zur Bewertung von Tropenhölzern aus nachhaltiger Waldbewirtschaftung.

Zertifizierung (Brockhaus 1996) = [aus spätlat. certificare, zu lat. certus >sicher< und facere >machen<], die Beurteilung des Qualitäts- oder Umweltmanagements eines Unternehmens oder seiner Produkte durch seine Kunden (interne Z., Kundenaudit, engl. Second party assessment) oder durch eine unabhängige, bei einer nationalen Akkreditierungsstelle eingetragene Z.-Gesellschaft (externe Z., engl. Third party assessment). Die Überprüfung von Umweltmanagementsystemen durch unabhängige Prüfungsstellen wird auch als Verifizierung bezeichnet. Bei der Produkt-Z. wird durch Qualitätsprüfungen bzw. anhand techn. Unterlagen festgestellt, ob ein Erzeugnis den vorab definierten Qualitätsanforderungen genügt. Unabhängige Z.-Stellen bestätigen die Erfüllung von Qualitätsanforderungen i. d. R. mit einem Produktzertifikat (z. B. VDE-Zeichen). Beim Systemzertifikat handelt es sich um ein Zeugnis über das ordnungsgemäße Funktionieren eines unternehmensbezogenen Managementsystems. Bei der Beurteilung von Qualitätsmanagementsystemen wird überprüft, ob die Normen nach der DIN 9000 erfüllt werden. Zertifizierte Umweltmanagementsysteme müssen die Normen nach DIN ISO 14000 einhalten.

## 10 Literatur

- ANONYMUS (1999): Tätigkeitsbericht 1998 der Bayerischen Landesanstalt für forstliche Saat- und Pflanzenzucht, Teisendorf (LSP). Bayer. Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten (Hrsg.)
- BEHM, A. & KONNERT, M.(1997): Erhaltung forstlicher Genressourcen durch naturnahe Forstwirtschaft - ein reelle Chance? Mitteilungen der BFH (im Druck)
- BERGMANN, F. & GREGORIUS, H.-R.(1993): Ecogeographical distribution and thermostability of isocitrate dehydrogenase (IDH-A) alloenzymes in European silver fir (*Abies alba*). *Biochem. Systematics and Ecology* 21: 597-605.
- BERGMANN, F. & SCHOLZ, F. (1989): Selection effects of air pollution in Norway spruce (*Picea abies*) populations. IN: Genetic aspects of air pollutants in forest tree populations (Scholz, F.; Gregorius, H.-R.; Rudin, D. eds.). Berlin Springer Verlag 143-160.
- BERGMANN, F.; GREGORIUS, H.-R.; LARSEN, J. B. (1990): Levels of genetic variation in European silver fir (*Abies alba*). Are they related to the species' decline? *Genetica* 82: 1-10.
- BROCKMANN, K.L.; HEMMELSKAMP, J.; HOHMEYER, O. (1996): Zertifiziertes Tropenholz und Verbraucherverhalten. Physica Verlag Heidelberg. ISBN 3-7908-0899-7.
- BRUNOLD, Ch. (1996): Streß bei Pflanzen: Ökologie, Physiologie, Biochemie, Molekularbiologie. UTB-für Wissenschaften: Biologie.
- CHELIAK, W.M. & PITEL, J.A.(1984): Techniques for starch gel electrophoresis of enzymes from forest tree species. Information Report PI-X-42. Chalk River, Ontario: Petawawa National Forest Institute, Canadian Forest Service.
- COMPS, B. & THIEBAUT, B. (1988): Twenty years old young beeches diversity in natural regenerations of Aigoul mountain (France); architecture, social regulation and genetic structures. IN: Korpel, S; Paule, L. (Hrsg.) 3. IUFRO Buchensymposium Zvolen. S. 23-30.
- DEGEN, B. (1992): Vergleich der genetischen Struktur verschiedener Entwicklungsstadien innerhalb und zwischen drei Buchenbeständen aus Nordrhein-Westfalen. Dipl.-Arb. Univ. Göttingen
- FINKELDEY, R. (1993): Die Bedeutung allelischer Profile für die Konservierung genetischer Ressourcen bei Waldbäumen. Dissertation Universität Göttingen.
- FIRNHABER, A.(1996): Bewertung des FSC-Ansatzes zur Zertifizierung nachhaltiger Waldwirtschaft unter mitteleuropäischen Bedingungen. Untersuchungsbericht des Instituts für Forstpolitik der Universität Freiburg, 38 S.
- FREYTAG, T. (1998): Genetische Strukturen ausgewählter Buchen und ihrer Nachkommen in einem Buchen-Eichen-Mischbestand. Dipl.-Arb. Univ. Göttingen

- FROMM, M. (1992): Genetische Analyse des Reproduktionssystems dreier nordrhein-westfälischer Buchenbestände. Dipl.-Arb. Univ. Göttingen
- GILLET, E. (1991): Genetische Inventuren: Welcher Marker für welchen Zweck. IN: Beiträge zur Tagung der Ökosystem-Forschungszentren in Göttingen, 24.-26.Oktober 1990. Berichte des Forschungszentrums für Waldökosysteme, Göttingen, Reihe B, Bd. 22: 221-226.
- GILLET, E. (1996): Qualitative inheritance analysis of Isoenzymes in haploid gametophytes: principles and a computerized method. *Silvae Genetica*. 45 (1) : 8-16.
- GILLET, E. (1997): Maximum likelihood estimators of the gametic contributions to single-plant progenies. *Biometrics* 53 : 504-523.
- GILLET, E. & HATTEMER, H. H. (1989): Genetic analysis of isoenzyme phenotypes using single tree progenies. *Heredity* 63, 135-141.
- GORA, V.; STARKE, R; ZIEHE, M.; KÖNIG, J.; MÜLLER-STARCK, G.; LUNDERSTÄDT, J.; (1994): Influence of genetic structures and silvicultural treatments in a beech stand (*Fagus sylvatica*) on the population dynamics of beech scale (*Cryptococcus fagisuga*). *Forest Genetics* 1: 157-164.
- 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. *Mathematical Biosciences* 41: 253-271.
- GREGORIUS, H.-R. (1980): The probability of losing an allele when diploid genotypes are sampled. *Biometrics* 36: 643-652.
- GREGORIUS, H.-R. (1984): A unique genetic distance *Biom. J.* 26 (1984) 1: 13-18.
- GREGORIUS, H.-R. (1985): Measurement of genetic differentiation in plant populations. IN: Gregorius, H.-R. (ed.) *Population Genetics in Forestry*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg.
- GREGORIUS, H.-R. (1990): A diversity independent measure of evenness. *Am. Nat.* 136 (5): 701-711.
- GREGORIUS, H.-R. (1993): Systemeigenschaften der Anpassung. Göttingen Research Notes in *Forest Genetics* 16.
- GREGORIUS, H.-R. (1996): Confidence regions for hypotheses on system characteristics. Göttingen Research Notes in *Forest Genetics* 21.
- GREGORIUS, H.-R. (1998): Measuring associations between two traits. *Acta Biotheoretica* 46: 89-98.

- GREGORIUS, H.-R. (1998b): The system analytical approach to the study of hypotheses.  
URL <http://www.uni-forst.gwdg.de/forst/fg/index.html>
- GREGORIUS, H.-R. (1996): Genetische Grundlagen der Ökosystemstabilität. *Silvae Genetica* 45(5/6): 261-271.
- GREGORIUS, H.-R. (1999): Qualified testing of models and character estimation: the system analytic approach. Grüne Reihe der Sektion Biometrie und Informatik des Deutschen Verbandes Forstlicher Forschungsanstalten, 253-260.
- GREGORIUS, H.-R. & DEGEN, B. (1994): Estimating the extent of natural selection in seedlings from different *Fagus sylvatica* (L.) populations: application of new measures. *Journal of Heredity* 85: 183-190.
- GREGORIUS, H.-R. & GILLET, E. (1999): Test and Estimation of differentiation among populations for discrete traits (im Druck).
- GREGORIUS, H.-R. & KRAUHAUSEN, J. (1986): Spatial and temporal genetic differentiation among the seed in a stand of *Fagus sylvatica* L.. *Heredity* 57: 255-262.
- GREGORIUS, H.-R. & ROBERDS, J. H. (1986): Measurement of genetical differentiation among populations. *Theor. Appl. Genetics* 71: 826-834.
- GREGORIUS, H.-R.; SCHOPPA, F.; ZIEHE, M. (1998): Genetische Ressourcen. Unveröffentlichtes Vorlesungsskript des Instituts für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Universität Göttingen.
- HARTUNG, J. (1989): Statistik - Lehr- und Handbuch der angewandten Statistik. 7.Aufl. Oldenbourg Verlag, 975 S.
- HATTEMER, H. H.; BERGMANN, F.; ZIEHE, M. (1993): Einführung in die Genetik für Studierende der Forstwissenschaft. Sauerländer's Verlag, Frankfurt/M. 492 S.
- HATTEMER, H. H.; STARKE, R.; ZIEHE, M. (1993): Changes of genetic structures in Beech populations. IN: Muhs, H.-J.; Wühlisch, G. (eds.): The scientific basis for the evaluation of genetic resources of beech. Proceedings of an EC Workshop, Ahrensburg, 1993, Working document of the EC, DG VI, Brussels, 1993.
- HATTEMER, H. H.; ZIEHE, M.; GEHLE, TH.; FROMM, M. (1998): Genetische Aspekte der Erhaltungsbiologie von Holzpflanzen. AG Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung, Birmensdorf, Oktober 1998.
- HESS, D. (1988): Pflanzenphysiologie 8. Aufl. UTB 15, Ulmer ISBN 3-8001-2569-2
- HUSSENDÖRFER, E.; SCHÜTZ, J.-P.; SCHOLZ, F. (1996): Genetische Untersuchungen zu phänotypischen Merkmalen an Buche (*Fagus sylvatica* L.). *Schweiz. Zeitschr. f. d. Forstwesen* 147 (10): 785-801.

- KIM, Z. S.(1980): Veränderung der genetischen Struktur von Buchenpopulationen durch Viabilitätsselektion im Keimlingsstadium. Göttingen Research Notes in Forest Genetics No. 3, 1-88, 1980
- KIM, Z. S. (1985): Viability selection an an allozyme locus during development in European beech (*Fagus sylvatica L.*). *Silvae Genetica* 34 : 181-186.
- KLEINSCHMIT, J.; SVOLBA, J. (1996): Ergebnisse der Buchenherkunftsversuche von KRAHL-URBAN. *AFZ / Der Wald* (14) : 780-782.
- KONNERT, M. & SCHMIDT, S. (1996): Genetische Konsequenzen der Größensortierung in der Baumschule: Erste Ergebnisse. IN: MÜLLER-STARCK (Hrsg.): Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft, ecomed Verlagsgesellschaft AG&Co.KG
- KONNERT, M. & SPIEKER, H. (1994): Beeinflussen Nutzungen einzelner Bäume die genetische Struktur von Beständen. *AFZ/Der Wald* 51 (23): 1284-1291.
- KONNERT, M. (1994): Überprüfung der Anzucht von Pflanzgut mit Hilfe der Isoenzymanalyse. *AFZ* 5: 225-227.
- KRAUHAUSEN, J. (1985): Vergleich von zwei Nachkommenschaften eines Buchenbestandes. Dipl.-Arb. Univ. Göttingen
- KRÜSSMANN, G.(1978): Die Baumschule. Verlag Paul Parey.
- LARSEN, A. B.(1996): Genetic Structures of Populations of Beech (*Fagus sylvatica L.*) in Denmark. *Scand. J. For. Res.* 11: 220-232.
- LEWONTIN, R. C. (1985): Population genetics. *Ann. Rev. Genet.* 19: 81-102.
- LIESEBACH, B.; STEPHAN, R.; HEISINGER, E. (1992): Der Handel mit forstlichem Vermehrungsgut. *AFZ* 23: 1254-1258.
- LÖFFLER, J.(1985): Stand der Möglichkeiten der Lagerung forstlichen Saatgutes nach europäischen Erfahrungen. *AFZ* 24: 611-615.
- MATTOO, A. & SINGH, H.V. (1994): Eco-Labeling: Policy Considerations. IN: *Kyklos*, Vol. 47 (1), 53-65.
- MEFFERT, H. & KIRCHGEORG, M. (1993): Marktorientiertes Umweltmanagement, Grundlagen und Fallstudien. Verlag Scheffer-Poeschel, Stuttgart.
- MERZEAU, D.; DI GIUSTO, F.; COMPS, B.; THIEBAUT, B.; LETOUZEY, J.; CUGUEN, J. (1989): Genetic control of isozyme systems and heterogeneity of pollen contribution in beech (*Fagus sylvatica L.*). *Silvae Genetica* 38: 195-201.
- MÜLLER, M.; GUTTENBERGER, H.; SCHÖGGL, W.; GRILL, D.; DRUSKOVIC, B. (1991): Eine cytogenetische Methode zur Viabilitätsprüfung von Fichten. *VDI-Berichte* 901: 337-347.

- MÜLLER-STARCK, G. (1987): Genetic implications of environmental stress in adult forest stands of *Fagus sylvatica* L. IN: F. Scholz, H.-R. Gregorius and D. Rudin (eds.): Genetic Effects of Air Pollutants in Forest Tree Populations. Springer Verlag
- MÜLLER-STARCK, G. (1993): Inheritance of isoenzymes in European Beech (*Fagus sylvatica* L.). Journal of Heredity 84: 291-296.
- MÜLLER-STARCK, R. (1996): Genetische Aspekte der Reproduktion bei der Buche (*Fagus sylvatica* L.) unter Berücksichtigung waldbaulicher Gegebenheiten. Forstwiss. Diss. Univ. Göttingen.
- MÜLLER-STARCK, G. & HATTEMER, H. H. (1989): Genetische Auswirkungen von Umweltstress auf Altbestände und Jungwuchs der Buche (*Fagus sylvatica* L.). Forstarchiv 60. Jg., 17-22.
- MÜLLER-STARCK, G. & ZIEHE, M. (1991): Genetic variation in populations of *Fagus sylvatica* L., *Quercus robur* L. und *Quercus petraea* Liebl. in Germany. IN: Müller-Starck, G. & ZIEHE, M. (eds): Genetic variations in European Populations of Forest Trees. Sauerländer's Verlag Frankfurt/M.
- NOREEN, E.W.(1989): Computer intensive methods for testing hypotheses. Wiley. 228 S.
- PAULE, L. (1992): Geographic variation and genetic diversity of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. IN: Elena Rosselló, R. (eds): Actas del Congreso Internacional del haya, Pamplona, Vol.1 Investigacion Agraria, 281-290.
- RICHTER, G. (1975): Stoffwechselphysiologie der Pflanzen. ISBN 3-13-4420003-1
- ROTHER, G.M. & BERGMANN, F. (1995): Increased efficiency of Norway spruce heterocycous phosphoenolpyruvate carboxylase phenotype in response to heavy air pollution. Angew.Bot. 69: 27-30.
- RYSAVY, T. (1983): Beobachtung einer Blüte in einem Buchenbestand und einige populationsgenetische Konsequenzen. Dipl.-Arb. Univ. Göttingen
- SCHUBERT, J. (1983): Zur Behandlung, Lagerung und Aussaat von Rotbuchen-Saatgut. Sozialistische Forstwirtschaft 33: 366-373.
- SCHUBERT, R. & WAGNER, G. (1993): Botanisches Wörterbuch, 11. Aufl., UTB 1476 Ulmer.
- STARKE, R. & MÜLLER-STARCK, G. (1992): Genetische Untersuchungen über die Reproduktion in zwei Beständen der Buche (*Fagus sylvatica* L.). Bericht 21. Tagung d. AG Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung 22.-23. 6. 1992, Arnsberg.
- STARKE, R. (1996): Genetische Aspekte der Reproduktion der Buche (*Fagus sylvatica* L.) unter Berücksichtigung waldbaulicher Gegebenheiten. Diss. Univ. Göttingen, 1996
- STARKE, R.; ZIEHE, M.; MÜLLER-STARCK, G. (1997): Viability selection in juvenile populations of European beech (*Fagus sylvatica* L.). Forest Genetics 3(4): 217-225.

- THIEBAUT, B.; LUMARET, R.; VERNET, PH. (1982): The bud enzymes of Beech (*Fagus sylvatica* L.): genetic distinction and analysis of polymorphism in several French populations. *Silvae Genetica* 31: 51-60.
- TUROK, J. (1993): Levels of Genetic Variation in 20 Beech (*Fagus sylvatica* L.) Populations from Western Germany. IN: Muhs, H.-J.; Wuehlisch, G. von (eds.) The Scientific Basis for the Evaluation for Forest Genetic Resources in Beech. Proc. EU-workshop, Ahrensburg .
- VORNAM, B. (1992): Analyse genetischer Strukturen in Buchenpopulationen mittels DNA- und Isoenzym-Markern. 21.Tagung der AG Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung 22.u.23.Juni 1992 Arnsberg, 31-41.
- WRIGHT, S. (1968): Evolution and the genetics of populations. Vol. 1. Genetics and Biometric Foundations. Chicago and London: The Uni. of Chicago Press.
- WRIGHT, S. (1978): Evolution and the genetics of populations. Vol. 4 Variability Within and Among Natural Populations. Chicago and London: The Uni. of Chicago Press.
- ZIEHE, M. (1999): Genomische Assoziationen durch Selbst- und Fremdbefruchtung und ihre Bedeutung für die Interpretation genetischer Strukturen am Beispiel der Buche. (*Fagus sylvatica* L.). Univ. Göttingen. Habilitationsschrift.
- ZIEHE, M. (1999): Anpassungsprozesse auf Populationsebene. Abschlußbericht 1998 zum Verbundprojekt „Veränderungsdynamik von Waldökosystemen“, Teil 1., 115-134.
- ZIEHE, M.; GREGORIUS, H.-R.; GLOCK, H.; HATTEMER, H.H.; HERZOG, S. (1989): Gene resources and gene conservation in forest trees: General concepts. IN: Scholz, F.; Gregorius, H.-R.; Rudin, D. (eds.): Genetic Effects of Air Pollutants in Forest Tree Populations. Springer Verlag Berlin Heidelberg.
- ZIEHE, M.; HATTEMER, H. H. (1998): The significance of heterozygosity in tree breeding and gene conservation. Forest Tree Improvement No. 26, 3-25. Proc. of Meet. of Nordic Group for the Management of Genetic Resources of Trees, Magleas, Denmark 1997
- ZIEHE, M.; HATTEMER, H. H.; MÜLLER-STARCK, R.; MÜLLER-STARCK, G. (1998): Genetic structures as indicators for adaptation and adaptational potentials. Cluewer Verlag. IUFRO - Tagung Peking August, 1998.

## 11 Abbildungsverzeichnis

Abbildung 3-1 Die räumliche Umweltvariation.....	18
Abbildung 3-2 Das Prinzip der nachhaltigen Nutzung von Ressourcen .....	25
Abbildung 3-3 Zahlungsbereitschaft der Verbraucher für Umweltprodukte .....	31
Abbildung 4-1 Die Untersuchungsfläche Hofgeismar .....	35
Abbildung 4-2 Die Untersuchungsfläche Horn.....	36
Abbildung 4-3 Die untersuchten Phasen im Produktionsprozeß in ihrer zeitlichen Abfolge ..	39
Abbildung 5-1 Das Prinzip der systemanalytischen Untersuchung .....	44
Abbildung 5-2 Die Diversität .....	50
Abbildung 5-3 Die Entwicklung der Selektionslast .....	59
Abbildung 5-4 Der Ablauf der Bewertung des Vermehrungsgutes ( $S_L$ =Selektionslast).....	60
Abbildung 5-5 Ablaufschema der Saatguternte und -behandlung, sowie der Entstehung der Erntegutstichproben (EG-EB = Erntegut aus den für jeden Baum getrennt gelagerten Samen, SG-R = Saatgut nach Reinigung, SG-L = Saatgut nach Vorbereitung zur Einlagerung) .....	65
Abbildung 6-1 Die Genbestandsdifferenzierung der Elternpopulationen .....	73
Abbildung 6-2 Allelische Abstände zwischen den Altbeständen der Untersuchungsflächen..	75
Abbildung 6-3 Die genotypische Abstände zwischen den beernteten Bäumen der Untersuchungsflächen Hofgeismar und Horn, 1995 .....	75
Abbildung 6-4 Das Geländere relief des Untersuchungsbestandes Hofgeismar .....	76
Abbildung 6-5 Die Verteilung der untersuchten Elternbäume auf der Untersuchungsfläche Horn (dunkel = beerntete Bäume, hell = Elternpopulation gesamt).....	77
Abbildung 6-6 Der Einfluß durch die Auswahl der Beerntungsbäume .....	77
Abbildung 6-7 Die räumliche Verteilung der Heterozygotiegrade in den untersuchten Bäumen	79
Abbildung 6-8 Die genetischen Abstände zwischen Randbäumen und dem gesamten Untersuchungsbestand.....	80
Abbildung 6-9 Die Einflüsse des Stichprobeverfahrens auf die allelische Struktur der Samen, Untersuchungsfläche Hofgeismar, 1995 .....	84
Abbildung 6-10 Die Einflüsse des Stichprobeverfahrens auf die allelische Struktur der Samen, Untersuchungsfläche Horn, 1998 .....	84
Abbildung 6-11 Die Verteilung der Samen in den Probekreisen auf der Untersuchungsfläche Horn 1998.....	85
Abbildung 6-12 Die Genbestandsdifferenzierung der Nachkommenschaften .....	87
Abbildung 6-13 Die genetischen Abstände zwischen den beernteten Bäumen und ihren Nachkommen .....	88
Abbildung 6-14 Die Heterozygotiegrade der beernteten Bäume, des Erntegutes sowie der Samen der gesamten Elternpopulation, Hofgeismar 1995 .....	88
Abbildung 6-15 Die Heterozygotiegrade in den Eltern (gesamt), den beernteten Bäumen, den Samen (gesamt 95 u. 98) und im Erntegut, Horn 1995 und 1998.....	89
Abbildung 6-16 Genotypische Abstände zwischen der Eltern und ihren Nachkommen, Horn 1995 und 1998.....	90
Abbildung 6-17 Die Veränderung der Heterozygotenanteile von den Eltern zu den Samen in verschiedenen Jahren, Horn 1995 und 1998 .....	91
Abbildung 6-18 Die Schätzung des Selbstungsrate aus den Samen .....	92
Abbildung 6-19 Die Untersuchungsfläche Hofgeismar .....	98
Abbildung 6-20 Die Selektionslast zwischen dem Vermehrungsgut und der Samenpopulation des Beerntungsbestandes .....	123
Abbildung 6-21 Das Zertifikat für das Vermehrungsgut .....	124

## 12 Tabellenverzeichnis

Tabelle 5-1 Homogenatpuffer .....	41
Tabelle 5-2 Die Trennsysteme .....	41
Tabelle 5-3 Die Färbelösungen .....	42
Tabelle 5-4 Die verwendeten Enzymgenmarker .....	42
Tabelle 5-5 Konzentration, Eveness und relative Trennung .....	51
Tabelle 5-6 Die Darstellung der Variationsmaße .....	68
Tabelle 6-1 Die Vererbungsanalyse anhand von Nachkommen aus freier Abblüte.....	70
Tabelle 6-2 Homozygotenüberschüsse in der Elternpopulation.....	78
Tabelle 6-3 Stochastische Assoziationen zwischen den Genorten der beernteten Bäume.....	82
Tabelle 6-4 Homogenitätstest zwischen genotypischen Strukturen im Saatgut in verschiedenen Phasen der Behandlung im Saatgutbetrieb, Horn 1996.....	94
Tabelle 6-5 Ernte-, Aussaat- und Handelsmenge des Saatgutes von 1995 .....	95
Tabelle 6-6 Homogenitätstest zur Repräsentativität der Beerntung, Hofgeismar und Horn 1995 .....	97
Tabelle 6-7 Maße der genetischen Variation der Samen der gesamten Elternpopulation und die Differenz zum Erntegut, Hofgeismar 1995 .....	98
Tabelle 6-8 Maße der genetischen Variation zwischen den Samen der gesamten Elternpopulation und dem Erntegut, Horn 1995 .....	99
Tabelle 6-9 Die genetischen Variation im Saatgut zu Beginn und zum Ende der Behandlung, Horn 1995.....	100
Tabelle 6-10 Homogenitätstest zwischen dem eingelagerten Saatgut und dem zur Aussaat vorbereiteten Saatgut, Hofgeismar 1996.....	102
Tabelle 6-11 Homogenitätstest zwischen dem eingelagerten Saatgut und dem zur Aussaat vorbereiteten Saatgut, Hofgeismar 1997 .....	103
Tabelle 6-12 Homogenitätstest zwischen dem eingelagerten Saatgut und dem zur Aussaat vorbereiteten Saatgut, Horn 1996.....	103
Tabelle 6-13 Homogenitätstest zwischen den zur Aussaat vorbereiteten Samen und den daraus entstandenen Keimlingen, Hofgeismar 1996 .....	105
Tabelle 6-14 Homogenitätstest zwischen den zur Aussaat vorbereiteten Samen und den daraus entstandenen Keimlingen, Hofgeismar 1997 .....	105
Tabelle 6-15 Homogenitätstest zwischen den zur Aussaat vorbereiteten Samen und den daraus entstandenen Keimlingen, Horn 1996.....	106
Tabelle 6-16 Die Viabilität in der Keimungsphase, Hofgeismar 1996.....	106
Tabelle 6-17 Die Viabilität in der Keimungsphase, Hofgeismar 1997 .....	107
Tabelle 6-18 Die Viabilität in der Keimungsphase, Horn 1996.....	107
Tabelle 6-19 Homogenitätstest zwischen den genetischen Strukturen in den Saatbeetreiben 1, 3, 5 und 2, 4 , Horn 1998.....	109
Tabelle 6-20 Homogenitätstest zwischen den verschulten und nicht verschulten Pflanzen, Hofgeismar 1997 .....	110
Tabelle 6-21 Homogenitätstest zwischen den verschulten und nicht verschulten Pflanzen, Horn 1997.....	111
Tabelle 6-22 Homogenitätstest zwischen den Keimlingen und den 2jährigen Pflanzen, Hofgeismar 1997 .....	112
Tabelle 6-23 Homogenitätstest zwischen den Keimlingen und den 2jährigen Pflanzen, Horn 1997 .....	112

Tabelle 6-24 Homogenitätstest zwischen den Keimlingen und den 2jährigen Pflanzen, Hofgeismar 1998 .....	113
Tabelle 6-25 Test auf Homogenität zwischen der genetischen Struktur der verschulnten und den daraus entstandenen 1+2jährigen Pflanzen, Hofgeismar 1998.....	114
Tabelle 6-26 Test auf Homogenität zwischen der genetischen Struktur der verschulnten und den daraus entstandenen 1+2jährigen Pflanzen, Horn 1998 .....	114
Tabelle 6-27 Die Größenklassen bei der Sortierung von Pflanzen .....	116
Tabelle 6-28 Homogenitätstests zwischen den genotypischen Strukturen der durch die Sortierung entstandenen Teilkollektiven der Pflanzen.....	117
Tabelle 6-29 Assoziationen zwischen Genotyp und Pflanzengrößenklasse in den 1+2jährigen Pflanzen der Untersuchungsflächen Hofgeismar und Horn 1998 .....	118
Tabelle 6-30 Veränderung der genotypischen Assoziationen durch die Sortierung der Pflanzen (Vergleich sortierte Pflanzen - unsortierte Pflanzen) .....	119
Tabelle 6-31 Die Prüfung auf Verlust genetischer Informationen im Vermehrungsgut .....	121
Tabelle 6-32 Homogenitätstest zwischen dem Vermehrungsgut und den Samen der gesamten Elternpopulation des Beerntungsbestandes Horn, 1998.....	122

# 13 Anhang

## 13.1 Die Segregation in den Einzelbaumnachkommenschaften (Hofgeismar)

Segregation in den EZB-SamenNachkommenschaften (Hofgeismar)

Anzahl - IDH-A					ii,jj:ij	
BaumNr. [GT]	22	23	33	Gesamt	Chi²	G-Test
12 [22]	3	17	0	20		
14 [23]	1	8	11	20	0,371	0,369
24 [33]	0	6	14	20		
39 [23]	1	13	6	20	0,180	0,176
57 [23]	1	11	8	20	0,655	0,654
60 [23]	1	9	10	20	0,655	0,654
67 [33]	0	7	13	20		
84 [23]	6	14	0	20	0,074	0,070
Gesamt	13	85	62	160		

Anzahl - MDH-C					ii,jj:ij	
BaumNr.	11	12	22	Gesamt	Chi²	G-Test
12 [22]	0	9	11	20		
14 [22]	0	9	11	20		
24 [22]	0	3	17	20		
39 [12]	4	7	9	20	0,180	0,176
57 [12]	1	10	9	20	1,000	1,000
60 [22]	0	6	14	20		
67 [22]	0	7	13	20		
84 [22]	0	8	12	20		
Gesamt	5	59	96	160		

Anzahl - 6P-A					ii,jj:ij	
BaumNr. [GT]	22	23	33	Gesamt	Chi²	G-Test
12 [23]	10	9	1	20	0,655	0,654
14 [22]	19	1	0	20		
24 [22]	19	1	0	20		
39 [22]	7	13	0	20		
57 [22]	19	1	0	20		
60 [22]	17	3	0	20		
67 [22]	20	0	0	20		
84 [22]	20	0	0	20		
Gesamt	131	28	1	160		

Anzahl - PGM-A					ii,jj:ij		
BaumNr.	22	23	33	Gesamt	Chi²	Chi²	G-Test
12 [33]	0	11	9	20			
14 [23]	4	12	4	20	0,938	0,371	0,369
24 [33]	0	7	13	20			
39 [23]	11	9	0	20	0,995	0,655	0,654
57 [23]	7	6	7	20	0,525	0,074	0,070
60 [23]	4	8	8	20	0,938	0,371	0,369
67 [33]	0	5	15	20			
84 [23]	0	8	12	20	0,938	0,371	0,369
Gesamt	26	66	68	160			

Anzahl - MNR-A					ii,jj:ij	
BaumNr. [GT]	22	24	44	Gesamt	Chi²	G-Test
12 [22]	20	0	0	20		
14 [24]	13	7	0	20	0,180	0,176
24 [24]	2	15	3	20	0,025	0,022
39 [22]	19	1	0	20		
57 [22]	19	1	0	20		
60 [22]	19	1	0	20		
67 [22]	18	1	0	19		
84 [22]	18	2	0	20		
Gesamt	128	28	3	159		

Anzahl - GOT-B					ii,jj:ij		
BaumNr.	22	23	33	Gesamt	Chi²	Chi²	G-Test
12 [23]	1	17	2	20	0,044	0,002	0,001
14 [33]	0	10	10	20			
24 [23]	6	7	7	20	0,772	0,180	0,176
39 [23]	3	8	9	20	0,938	0,371	0,369
57 [23]	2	12	6	20	0,938	0,371	0,369
60 [33]	0	10	10	20			
67 [23]	8	10	2	20	1,000	1,000	1,000
84 [23]	1	13	6	20	0,772	0,180	0,176
Gesamt	21	87	52	160			

Anzahl - MDH-B							ii,jj:ij		ir:jr		
BaumNr. [GT]	13	14	33	34	44	Gesamt	Chi²	G-Test	Chi²	G-Test	
12 [34]	4	2	3	7	4	20	0,995	1,000	1,000	0,414	0,410
14 [14]	10	0	0	8	2	20	0,874	0,157		0,637	0,637
24 [33]	0	0	19	1	0	20					
39 [13]	8	3	4	5	0	20	0,766	0,248	0,244	0,480	0,477
57 [33]	2	0	7	11	0	20					
60 [34]	1	0	9	8	2	20	0,914	0,491	0,490	0,317	
67 [34]	3	1	9	4	3	20	0,287				
84 [13] *	2	0	18	0	0	20	0,008	0,000	0,000	0,000	0,000
Gesamt	30	6	69	44	11	160					

Anzahl - MDH-B*				ii,jj:ij	
BaumNr.	13	33	Gesamt	Chi²	G-Test
12 [33]	6	14	20		
14 [13]	10	10	20	1,000	1,000
24 [33]	0	20	20		
39 [13]	11	9	20	0,655	0,654
57 [33]	2	18	20		
60 [33]	1	19	20		
67 [33]	4	16	20		
84 [13]	2	18	20	0,000	0,000
Gesamt	36	124	160		

Anzahl - LAP-A*							ii,jj:ij+ir:jr		ii,jj:ij		ir:jr	
BaumNr [Genotyp]	22	23	33	24	34	44	Sum	Chi²	G-Test	Chi²	G-Test	
12 [23]	0	8	5	0	7	0	20	0,381	0,405	0,403	0,414	0,410
14 [34]	0	0	3	5	4	8	20	0,217	0,071	0,065	0,637	0,637
24 [23]	10	2	2	1	5	0	20	0,044	0,008	0,005	0,102	0,088
39 [23]	4	4	0	11	1	0	20	0,080	1,000	1,000	0,013	0,009
57 [23]	3	4	1	10	2	0	20	0,235	1,000	1,000	0,021	0,016
60 [23]	5	5	6	3	1	0	20	0,517	0,134	0,129	0,317	0,306
67 [23]	4	4	5	6	1	0	20	0,240	0,166	0,160	0,059	0,047
84 [33]	0	3	6	0	11	0	20					
Gesamt	26	30	28	36	32	8	160					

Anzahl - PGI-B				ii,jj:ij	
BaumNr	22	23	Gesamt	Chi²	G-Test
12 [22]	19	1	20		
14 [22]	16	4	20		
24 [22]	16	4	20		
39 [22]	19	1	20		
57 [22]	20	0	20		
60 [22]	20	0	20		
67 [22]	20	0	20		
84 [22]	20	0	20		
Gesamt	150	10	160		

### 13.2 Die Genotyphäufigkeiten der untersuchten Populationen und Teilpopulationen

Absolute Genotyphäufigkeiten aller untersuchter Altbäume der Untersuchungsfläche  
(ohne 32 Bäume der Abt. 226)

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11			21						7
12			387			1		1	
13									143
14									
15									
22	55	718	906	103	1011	134	1117	175	
23	371		208	439	3	528	8	208	40
24	2				108			255	
25									
33	695		13	584		462	1	135	937
34	3							223	
35									
44					4			113	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten der beernteten Bäume der Untersuchungsfläche Horn  
(ohne 32 Bäume der Abt. 226)

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11			8						
12			39						
13									10
14									
15									
22	7	38	77	6	78	9	85	13	
23	24		8	31		37		18	
24					7			16	
25									
33	54			48		39		14	75
34								17	
35									
44								7	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten der beernteten Bäume der Untersuchungsfläche Hofgeismar

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11			7						
12			40			1			
13									24
14									
15									
22	11	69	90	14	104	21	114	11	
23	44		24	45		51	2	17	
24					12			20	
25									
33	61		1	57		33		12	91
34								25	
35									
44								29	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten der beernteten Randbäume der Untersuchungsfläche Horn  
(ohne 32 Bäume der Abt. 226)

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11			8						
12			39						
13									10
14									
15									
22	7	38	77	6	78	9	85	13	
23	24		8	31		37		18	
24					7			16	
25									
33	54			48		39		14	75
34								17	
35									
44								7	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den Probekreisen auf der gesamten Untersuchungsfläche  
(50m Abst. , 514 cm<sup>2</sup>) Hofgeismar 1995

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11			13						4
12			54			2			
13									26
14									
15									
22	10	83	121	43	137		147	7	
23	63		24	33			3	11	
24					11			18	
25									
33	77		5	37				6	120
34								16	
35									
44								12	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den Probekreisen auf der gesamten Untersuchungsfläche  
(50m Abst. , 514 cm<sup>2</sup>) Horn 1995

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11			9						2
12			51						
13									22
14									
15									
22	14	100	130	32	143		152	17	
23	51		30	51			8	23	2
24					16			36	
25									
33	95			77				11	134
34								46	
35									
44								24	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den Probekreisen auf der gesamten Untersuchungsfläche  
(50m Abst. , 283 cm<sup>2</sup>) Hofgeismar 1995

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11		7							
12		31							
13									11
14									
15									
22	8	32	58	20	67		76	4	
23	34		20	28			4	10	
24					12			10	
25									
33	38		1	32				12	69
34								20	
35									
44					1			14	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den Probekreisen auf der gesamten Untersuchungsfläche  
(50m Abst. , 514 cm<sup>2</sup>) Horn 1998

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11		6							1
12		32							2
13									6
14									
15									
22	3	57	72	12	76	10	92	15	
23	34		20	37		41	3	16	2
24					18			20	
25									
33	58		3	46		44		9	84
34								21	
35									
44								14	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den Probekreisen auf der gesamten Untersuchungsfläche  
(50m Abst. , 283 cm<sup>2</sup>) Horn 1998

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11		8							2
12		28							1
13									14
14									
15									
22	5	65	85	9	92	10	101	14	
23	30		16	38		40		11	
24					9			33	
25									
33	66			54		51		6	84
34								27	
35									
44								10	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in dem Erntegut aus den Einzelbaumnachkommenschaften  
(EG-EB) Hofgeismar 1995

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11		14							3
12		60							
13									23
14									
15									
22	13	76	130	24	136	17	141	7	
23	66		19	58		68	9	13	
24					14			33	
25									
33	71		1	68		65		11	124
34								43	
35									
44								43	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in dem Erntegut aus den Einzelbaumnachkommenschaften  
(EG-EB) Horn 1995

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11		12							
12		54							
13									14
14									
15									
22	19	91	135	33	141	10	159	17	
23	59		25	53	1	59	1	26	
24					17			44	
25									
33	82			73		91		17	145
34								40	
35									
44					1			16	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in dem Erntegut nach der Reinigung  
(EG-R) Horn 1995

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11									1
12									
13									18
14									
15									
22	12	81	123	80	137	18	142	17	
23	61		26	51		76	8	23	
24					13			41	
25									
33	77		1	19		56		19	131
34								26	
35									
44								23	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in dem Erntegut nach Vorbereitung zur Lagerung (EG-L)  
Hofgeismar 1995

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11		18							2
12		55	1						1
13									29
14									
15									
22	8	77	125	15	126	21	144	13	
23	72		23	75	1	62	5	28	
24					23			28	
25									
33	69		1	60		67	1	12	117
34	1							40	
35									
44								29	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in dem Erntegut nach Vorbereitung zur Lagerung (EG-L)  
Horn 1995

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11									2
12									
13									13
14									
15									
22	5	60	112	17	114	5	123	11	
23	42		18	51	2	40	7	21	3
24	1				13			27	
25									
33	81			62		45		16	112
34	1							30	
35									
44								14	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in dem Erntegut aus Probekreisen und den Bäumen  
Horn 1998

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11									2
12									
13									9
14									
15									
22	5	71	128	15	124	13	148	14	
23	31		21	46	1	65	1	28	
24					18			37	
25									
33	114		1	89		72		18	139
34								38	
35									
44								15	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten im Saatgut vor der Aussaat (vA96) Hofgeismar 1996

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11									2
12									
13									19
14									
15									
22	17	91	129	18	132	27	148	9	
23	57		19	46	1	58	2	25	1
24					16			33	
25									
33	76		2	85		65		11	128
34								42	
35									
44					1			30	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten im Saatgut vor der Aussaat (vA96) Horn 1996

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11									3
12									
13									20
14									
15									
22	15	86	129	26	129	18	142	14	
23	53		16	49	4	52	7	21	1
24	1				15			33	
25									
33	81		5	67		80	1	19	126
34								33	
35									
44								28	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten im Saatgut vor der Aussaat (vA97) Hofgeismar 1997

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11		10							3
12		59							
13									17
14									
15									
22	14	81	126	14	135	11	143	15	
23	66		22	61		65	7	21	1
24					13			22	
25									
33	70		2	75		74		15	129
34								46	
35									
44					2			31	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den Keimlingen (Keiml96) in der Baumschule Hofgeismar 1996

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11		13							2
12		57							
13									25
14									
15									
22	8	80	134	15	124		141	21	
23	52		14	42			8	23	3
24					23			19	
25									
33	89		2	93			1	14	120
34	1							23	
35									
44					3			27	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den Keimlingen (Keiml96) in der Baumschule Horn 1996

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11		25							1
12		69							
13						1			34
14									
15									
22	21	106	183	15	179		193	6	
23	75		17	57			7	10	1
24						18		8	
25									
33	103			87				9	164
34								17	
35									
44						2		12	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den Keimlingen (Keiml97) in der Baumschule Hofgeismar 1997

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11		17			1				
12		59			1				
13					2				23
14									
15									
22	14	71	108	16	128	2	145	16	
23	56		37	64		41	5	28	
24					16			23	
25									
33	78		1	70		35		19	125
34								35	
35									
44					2			25	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den Keimlingen (Keiml98135) in der Baumschule in den Saatbeetreiben 1, 3, 5 Horn 1998

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11		6							2
12		38				1			
13									10
14									
15									
22	5	47	76	12	79		91	10	
23	35		14	42				14	
24					11			16	
25									
33	51		1	35				13	79
34								26	
35									
44								11	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den Keimlingen (Keiml9824) in der Baumschule in den Saatbeetreiben 2, 4 Horn 1998

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11		8							
12		43							
13									10
14									
15									
22	8	58	83	19	99		105	18	
23	48		26	46			4	17	2
24					10			18	
25									
33	53			44				19	97
34								27	
35									
44								9	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den verschulten Pflanzen (VS96) in der Baumschule Hofgeismar 1996

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11		18							1
12		55							
13				4					27
14									
15									
22	8	77	123	18	137		147	16	
23	57		26	51			3	22	1
24					13			16	
25									
33	84		1	77				19	121
34								44	
35									
44								33	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den verschulten Pflanzen (VS96) in der Baumschule Horn 1996

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11		17							
12		54							
13					2				16
14									
15									
22	6	79	127	16	131		144	16	
23	50		23	67			6	34	2
24	2				19			29	
25									
33	92			65				17	132
34								30	
35									
44								24	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den 2+0jährigen Pflanzen (2+0j-97, < 30 cm Höhe) in der Baumschule Hofgeismar 1997

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11		2							
12		9							
13									3
14									
15									
22	1	20	25	1	28	6	31	4	
23	13		6	8		18		2	
24					3			3	
25									
33	17			22		7		6	28
34								3	
35									
44								7	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den 2+0jährigen Pflanzen (2+0j-97, < 30 cm Höhe) in der Baumschule Horn 1997

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11		4							1
12		12							
13									6
14									
15									
22	2	26	31	5	37	2	42	9	
23	13		10	16		23		7	1
24					5			6	
25									
33	27		1	21		17		6	34
34								8	
35									
44								6	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den 2+0jährigen Pflanzen (2+0j-97, 30-50 cm Höhe) in der Baumschule Hofgeismar 1997

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11		6							
12		39							
13									12
14									
15									
22	6	39	70	7	79	21	83	5	
23	25		14	32		37	1	4	
24					5			11	
25									
33	53			45		26		9	72
34								18	
35									
44								15	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den 2+0jährigen Pflanzen (2+0j-97, 30-50 cm Höhe) in der Baumschule Horn 1997

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11		6							2
12		29							
13									10
14									
15									
22	5	36	60	8	63	10	68	11	
23	23		11	30	1	31	3	18	2
24					6			12	
25									
33	43			33		30		7	57
34								17	
35									
44						1		6	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den 2+0jährigen Pflanzen (2+0j-97, > 50 cm Höhe) in der Baumschule Hofgeismar

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11									1
12		5							
13									2
14									
15									
22		10	14	4	12	1	15		
23	7		1	5		10		1	
24					3			2	
25									
33	8			6		4		1	12
34								4	
35									
44								7	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den 2+0jährigen Pflanzen (2+0j-97, > 50 cm) in der Baumschule Horn

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11		8							
12		15							
13									6
14									
15									
22		14	31	8	36	6	36	5	
23	14		6	13		10	1	11	1
24					1			6	
25									
33	23			16		21		6	30
34								7	
35									
44								2	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den 2+0jährigen Pflanzen (2+0j-98, < 30 cm Höhe) in der Baumschule Hofgeismar 1998

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11			5						
12			20		1				
13									9
14									
15									
22	5	40	53	5	55	4	60	4	
23	29		12	37		25	5	13	
24					9			11	
25									
33	31			23		36		8	56
34								20	
35									
44								9	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den 2+0jährigen Pflanzen (2+0j-98, 30-50 cm Höhe) in der Baumschule Hofgeismar 1998

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11			4						2
12			27						
13					1				11
14									
15									
22	4	30	49	10	53	5	59	9	
23	23		12	25		26	2	11	1
24					8			18	
25									
33	34			25		30		3	47
34								11	
35									
44								9	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den 2+0jährigen Pflanzen (2+0j-98, >50 cm Höhe) in der Baumschule Hofgeismar

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11									1
12			5						
13									2
14									
15									
22		10	14	4	12	1	15		
23	7		1	5		10		1	
24					3			2	
25									
33	8			6		4		1	12
34								4	
35									
44								7	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den 1+2jährigen Pflanzen (1+2j-98, <50 cm Höhe) in der Baumschule Hofgeismar 1998

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11			2						
12			9		1				
13									
14									
15									
22	1	7	16	1	18	1	19	1	
23	6		3	10		10		4	
24								3	
25									
33	12			5		8		5	18
34								4	
35									
44								2	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den 1+2jährigen Pflanzen (1+2j-98, <50 cm Höhe) in der Baumschule Horn 1998

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11									
12					1				
13									
14									
15									
22		5	5	1	6	2	6	2	
23	2		1	3		2		1	
24								2	
25									
33	4			2		2			6
34									
35									
44									1
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den 1+2-jährigen Pflanzen (1+2j-98, 50-80 cm Höhe) in der Baumschule Hofgeismar 1998

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11			6						
12			28						
13									18
14									
15									
22	6	36	59	4	67	6	68	7	
23	28		11	26		33	2	11	
24					3			11	
25									
33	36			38		23		9	52
34								15	
35									
44								14	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den 1+2-jährigen Pflanzen (1+2j-98, 50-80 cm Höhe) in der Baumschule Horn 1998

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11			5						
12			25						
13									8
14									
15									
22	3	47	61	11	70	9	76	10	
23	26		16	35		26	1	11	
24					6			17	
25									
33	47			31		42		16	69
34	1							16	
35									
44					1			7	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den 1+2-jährigen Pflanzen (1+2j-98, >80 cm Höhe) in der Baumschule Hofgeismar

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11			2						
12			20						
13									9
14									
15									
22	5	35	45	2	51	4	54	6	
23	28		11	27		29	3	7	
24					6			15	
25									
33	24		1	27		19		9	47
34								10	
35									
44								10	
45									
55									

Absolute Genotyphäufigkeiten in den 1+2-jährigen Pflanzen (1+2j-98, >80 cm Höhe) in der Baumschule Horn 1998

Genotyp / Genort	IDH-A	MDH-C	6P-A	PGM-A	MNR-A	GOT-B	PGI-B	LAPA*	MDHB*
11			5						2
12			25						
13									15
14									
15									
22	6	38	56	12	59	11	62	11	
23	22		12	27		27	6	15	
24				1	9			8	
25									
33	40			28		30		9	51
34								18	
35									
44								7	
45									
55									