

Über Entwicklungsanomalien
in Kreuzungsnachkommenschaften
bei *Pinus silvestris* L.

Abnorma korsningsavkommor hos tall.

von

CARIN EKLUNDH EHRENBORG

MEDDELANDEN FRÅN
STATENS SKOGSFORSKNINGSINSTITUT
BAND 48 · NR 2

Über Entwicklungsanomalien in Kreuzungsnachkommenschaften bei *Pinus silvestris* L.¹

Unter den kontrollierten Kreuzungen mit Kiefern, die seit 1948 an der genetischen Abteilung des forstlichen Forschungsinstitutes in Stockholm ausgeführt werden, sind einige, die bezüglich der Frequenz von Pflanzen mit Abnormitäten interessante Ergebnisse geliefert haben. Insgesamt haben wir mit 33 Bäumen gearbeitet, die auf verschiedenen Breitengraden — von Boxholm in Südschweden bis nach Vuollerim in der Nähe des Polarkreises — wachsen. Die ausgewählten Bäume wurden nach dem Phänotypus als Plus- oder Minusbäume charakterisiert.

Die bei den hier in Betracht kommenden Versuchen verwendeten Elternbäume sind 2 Plusbäume und 2 Minusbäume von Boxholm in Südschweden, 2 Plusbäume und 2 Minusbäume von Ånge in Norrland und ein Plusbaum aus Värmland in Mittelschweden. Die Nachkommen wurden durch Kreuzungen von Plus \times Plus, Minus \times Minus sowie Plus \times Minus und umgekehrt erhalten. Ausserdem wurden Pflanzen aus Samen nach freiem Abblühen, die als Standard dienten, und nach Selbstbestäubung aufgezogen. Die Kreuzungen wurden 1949 ausgeführt, die Samen 1951 ausgesät und die Pflanzen 1954 im Feldversuch ausgepflanzt. Die Höhe der Pflanzen wurde 1953 in der Pflanzschule und 1956 im Feldversuch gemessen. Eine genaue Analyse der Variation in der Entwicklung der Pflanzen erfolgte im Sommer 1957.

Die für die Kreuzungen herangezogenen Plusbäume haben guten Höhenzuwachs und gerade Stammform. Die Kronen sind normal bis schmal. Die Minusbäume haben guten Durchmesserzuwachs und sind ausgeprägt breitkronig und grobstämmig.

Beim Vergleich der durchschnittlichen Höhen der in dem Versuch vorkommenden Kombinationen — Plus \times Plus, Minus \times Minus etc. — zeigte es sich, dass die Nachkommen der Kreuzung Plus \times Plus den Nachkommen der Minuskombinationen überlegen waren, und zwar auch denen, deren einer Elter ein Plusbaum war. Dies galt sowohl für die dreijährigen Pflanzen in der Pflanzschule als auch für die sechsjährigen Pflanzen im Feldversuch.

¹ Vortrag, gehalten bei der internationalen wissenschaftlichen Tagung über Probleme der Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung in Berlin, 9.—15. September 1957.



Abb. 1. Plusbaum Boxholm VIII: 2+
Plusträd. Boxholm VIII:2.

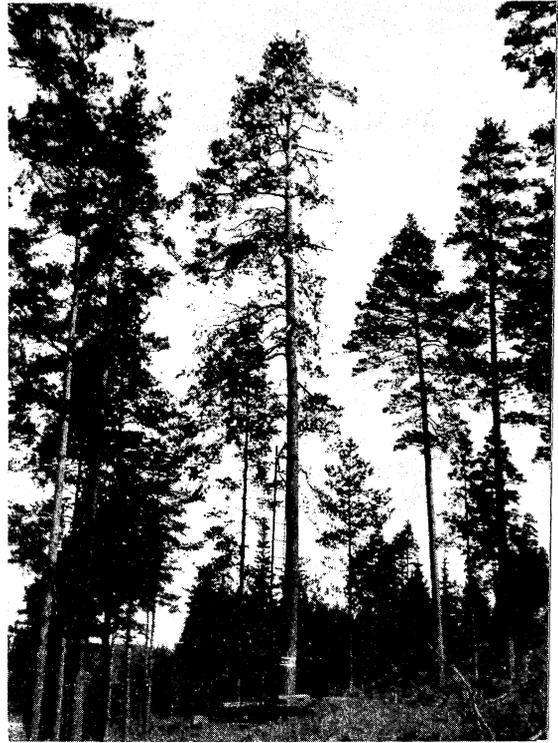


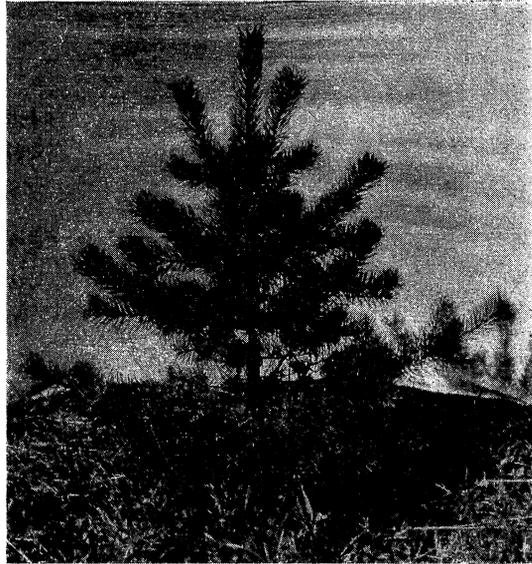
Abb. 2. Minusbaum Boxholm VIII: 46-
Minusträd, Boxholm VIII:46.

Nach freiem Abblühen waren die Nachkommen von Plusbäumen im Durchschnitt höher als die von Minusbäumen im gleichen Bestand. Pflanzen aus Selbstbestäubung von den jeweiligen Bäumen waren den übrigen Nachkommen des gleichen Baumes bezüglich des Höhenzuwachs unterlegen.

Bei der Untersuchung der Entwicklung der einzelnen Pflanzen liessen sich deutlich Unterschiede zwischen den verschiedenen Sorten feststellen. Diese Unterschiede betrafen die Zweig- und Knospenbildung wie auch den Habitus. Besonders deutlich waren die Unterschiede in der Häufigkeit von Abnormitäten wie Prolepsis, Verbänderung (Fasziation) u.a. (Tab. 1 och 2). Unter den Nachkommen von Minusbäumen aus Boxholm war der Prozentsatz von Pflanzen mit Missbildungen wesentlich grösser als unter den Nachkommen der Plusbäume; besonders der Minusbaum VIII: 46 ergab einen hohen Prozentsatz abnormer Planzen. Aber auch die eigentliche Wuchsform war bei verschiedenen Nachkommenschaften deutlich unterschiedlich.



a.



b.



c.

Abb. 3. Habitus verschiedener Kreuzungsnachkommenschaften
Planttyper med olika härstamning.
a) Boxholm VIII:47[—] frei abgeblüht.
b) Boxholm VIII:46[—] frei abgeblüht.
c) Boxholm VIII:1 + × VIII:2 +.

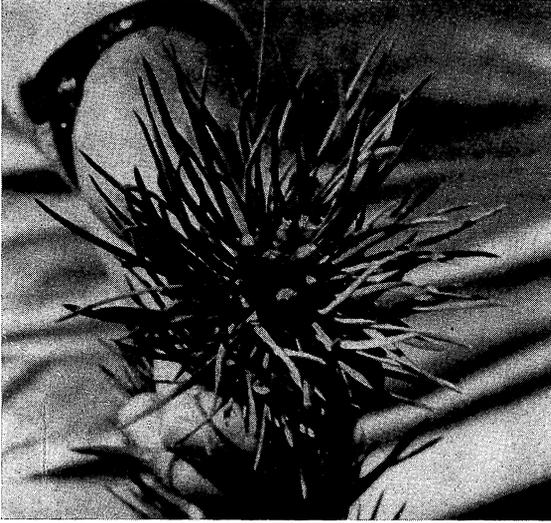


Abb. 4.
Normale Terminalknospe.
Normal toppknopp.

Die Nachkommen der Plusbäume waren vorwiegend geradwüchsige schmalkronige Individuen mit spärlichen Astquirlen und rechtem Zweigwinkel, während die beiden Minusbäume Pflanzen mit dicht stehenden Astquirlen, langen groben Ästen und ziemlich spitzem Zweigwinkel ergaben.

Die von den normalen Pflanzen abweichenden Individuen wurden in folgende Gruppen geordnet:

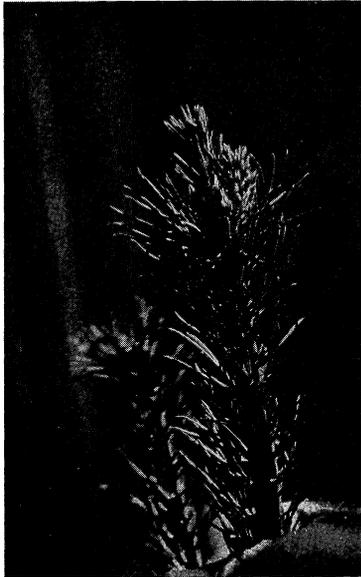


Abb. 5. Prolepsis.
Prolepsis.



Abb. 6. Prolepsis und Gabelbildung am Jahrestrieb.
Prolepsis och gaffelbildning på samma årsskott.

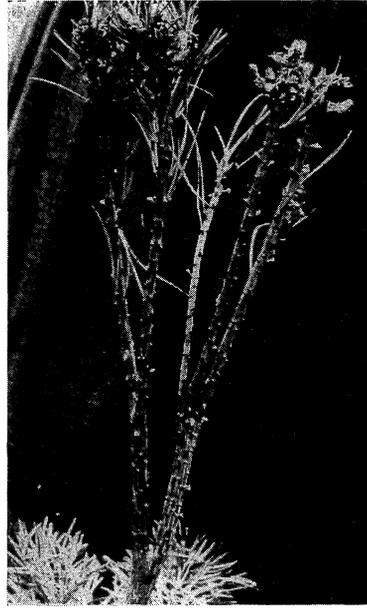


Abb. 7. Wiederholte Gabelung am Jahrestrieb.
Upprepad gaffelbildning på samma årsskott.

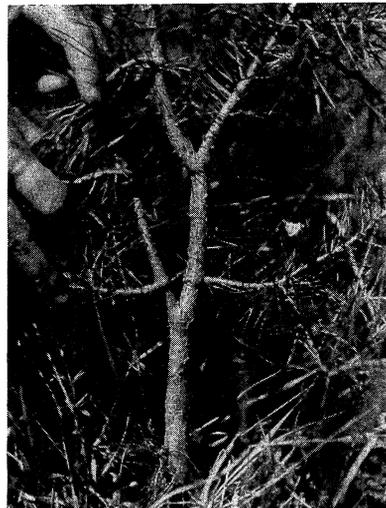
Prolepsis.

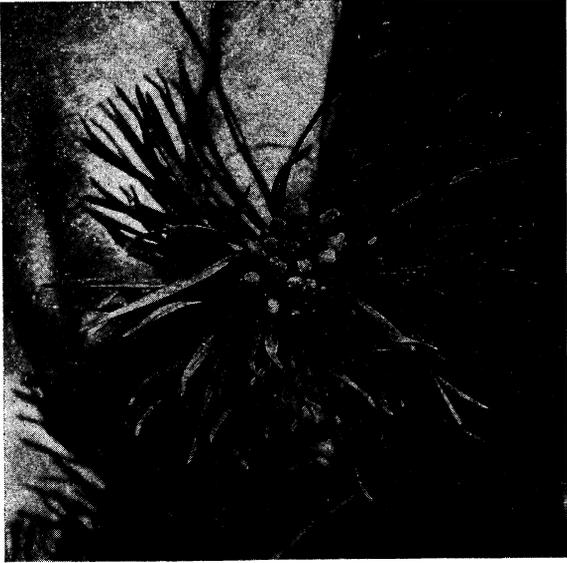
Echte Gabelbildung. Diese trat während eines oder mehrerer aufeinanderfolgender Jahre am Spitzentrieb oder an Seitentrieben auf.

Abb. 8. Gabel am vorjährigen Trieb.
Gaffelbildning på fjolårsskott.

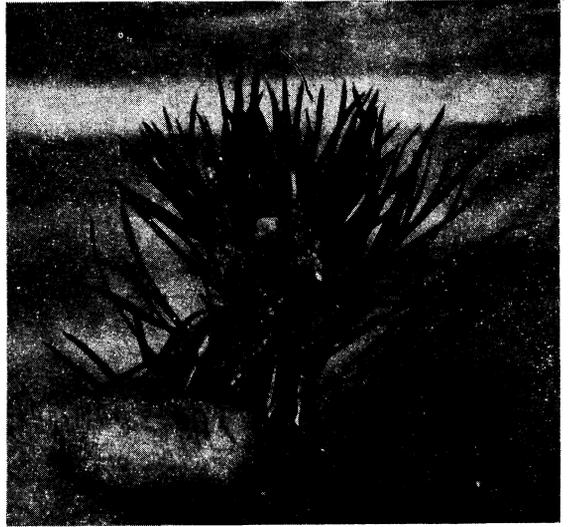


Abb. 9. Gabel am 3 Jahre alten Trieb.
Gaffelbildning på äldre årsskott.





10



11

Abb. 10. Verbänderung.
Fasciation.

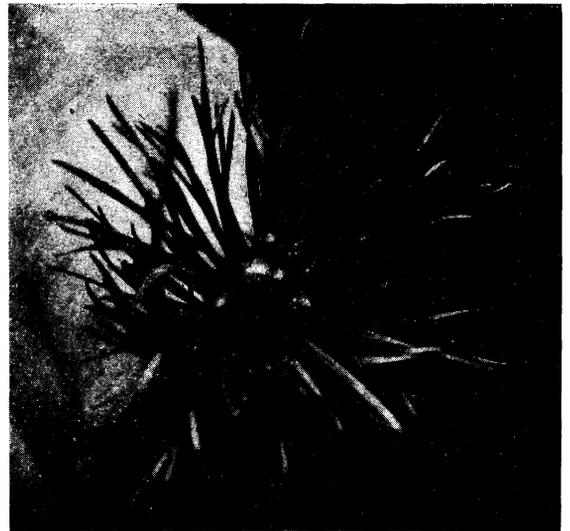
Abb. 11. Zwei Terminalknospen in derselben Schuppenhülle, s. g. Doppelknospe.
Två toppknoppar inom samma knoppfjäll (dubbelknopp).

Abb. 12. Doppelter Spitzentrieb aus einer Doppelknospe.
Två toppskott utvecklade ur en dubbelknopp.

Abb. 13. Zwei Terminalknospen in aufgesprungener Schuppenhülle.
Dubbelknopp med öppnade knoppfjäll.



12



13



Abb. 14. Verzweigter Jahrestrieb.
Fölgrenat årsskott.



Abb. 15. Kräftige Seitentriebe überwachsen Spitzentrieb.
Kraftiga sidskott dominera över toppskottet.

Verbänderung. Diese zeigte eine abnorm reichliche Knospenbildung längs einer nach den Seiten erweiterten Vegetationslinie. Dominierende Terminalknospen fehlten, oder es war eine abnorm vergrößerte Mittelknospe vorhanden, die unter derselben Knospenschuppe zwei oder mehr kleinere Knospen enthielt.

Zwei- oder mehrgipfelige Pflanzen. Die Seitentriebe dominierten über den Spitzentrieb.

Abnorme Triebe. Die Triebe endeten nicht in Knospen, sondern mit entwickelten, dicht zusammengedrängten Nadeln.

Verzweigte Jahrestriebe.

Missbildungen dieser Art führen zweifellos dazu, dass die Pflanze und später der ausgewachsene Baum sogenannte Minuseigenschaften zeigt: krummer Stamm, grobe und engstehende Zweige, Mehrstämmigkeit, relativ langsamer Höhenzuwachs.

Beispiele für anomal entwickelte Triebe und Knospen bei anderen Pflanzengruppen, — Kräutern, Büschen und anderen Baumarten, — lassen darauf schließen, dass die Deformationen, von denen hier vorwiegend die Rede ist, durch sehr reichliche Nahrungszufuhr und gute Umweltbedingungen im allgemeinen begünstigt sind. Missbildungen vom Typ der Verbänderung kann

Tab. I. Prozentsatz der Pflanzen mit Prolepsis in verschiedenen Kreuzungsnachkommenschaften.

Procenten plantor med prolepsis hos olika korsningsavkomor.

Versuchsreihe Försöksled	Kombination	Prozentsatz der Pflanzen mit Prolepsis Procent plantor med prolepsis	n
X	VIII 1 ⁺ × VIII 2 ⁺	23,3	133
	VIII 2 ⁺ × VIII 1 ⁺	23,8	122
	VIII 46 ⁻ × VIII 47 ⁻	30,8	117
	Å 1 ⁺ × Å 2 ⁺	0	117
	V 63 ⁺ f. A.	0	123
	G	VIII 1 ⁺ f. A.	20,0
VIII 2 ⁺ f. A.		9,2	227
VIII 46 ⁻ × VIII 1 ⁺		61,2	227
VIII 46 ⁻ f. A.		39,9	208
VIII 47 ⁻ f. A.		11,3	212
Å 1 ⁺ f. A.		0,9	218
Å 3 ⁻ f. A.		3,9	76
Å 4 ⁻ × Å 3 ⁻		0	227
B		VIII 1 ⁺ f. A.	3,1
	VIII 1 ⁺ × VIII 2 ⁺	8,7	23
	VIII 2 ⁺ f. A.	0	24
	VIII 2 ⁺ × VIII 1 ⁺	16,7	18
	VIII 46 ⁻ f. A.	23,8	21
	VIII 1 ⁺ × VIII 46 ⁻	75,0	24
	VIII 46 ⁻ × VIII 1 ⁺	50,0	20
	VIII 2 ⁺ × VIII 46 ⁻	34,8	23
	VIII 46 ⁻ × VIII 47 ⁻	20,0	25
	VIII 1 ⁺ × VIII 1 ⁺	0	14
	VIII 2 ⁺ × VIII 2 ⁺	(0)	1
	VIII 46 ⁻ × VIII 46 ⁻	8,9	45

man bei einzelnen Pflanzen durch Beschneidung, Düngung etc. hervorrufen. In der Literatur sind eine Anzahl von Versuchen u.a. mit *Celosia cristata* (Amaranthaceae) beschrieben (GEORGESCU, 1927), die ausgeführt wurden, um Klarheit über den genetischen Hintergrund für die Störung der normalen Entwicklung einer Pflanze zu gewinnen. Es zeigte sich, dass Veränderungen nur bei Rassen oder Individuen auftritt, die in ihrer Erbmasse Anlagen für diese Bildungen haben. Eine weitere Voraussetzung dafür, dass diese Eigenschaften sich im Phänotyp durchsetzen, ist eine bezüglich der Nahrung günstige Umgebung. Fehlen die Anlagen, so können diese Missbildungen selbst unter dafür optimalen Umweltsbedingungen nicht durch mechanische Eingriffe oder sonstige Massnahmen hervorgerufen werden.

In dem hier referierten Fall mit Kiefern ergibt der Minusbaum Nr. 46 in allen Kombinationen, in die er als *Vater-* oder *Mutterbaum* eingeht, einen höheren Prozentsatz deformierter Pflanzen in der Nachkommenschaft als

Tab. 2. Prozentsatz der normalen Pflanzen und Pflanzen mit Entwicklungsanomalien in verschiedenen Kreuzungsnachkommenschaften.

Procenten normala plantor och plantor med missbildningar hos olika korsningsavkommor.

Versuchsreihe Försöksled	Kombination	Prozentsatz der Pflanzen Procent plantor			n
		normale normala	mit Gabeln med gaffel	mit anderen Missbildungen med andra missbildningar	
X	VIII 1 ⁺ × VIII 2 ⁺	87,1	0	12,9	147
	VIII 2 ⁺ × VIII 1 ⁺	85,1	0	14,9	141
	VIII 46 ⁻ × VIII 47 ⁻	62,3	6,8	30,9	162
	VIII 46 ⁻ × VIII 46 ⁻	45,6	13,6	40,8	147
G	VIII 1 ⁺ f. A.	90,3	0,5	9,2	486
	VIII 2 ⁺ f. A.	93,2	0	6,8	237
	VIII 46 ⁻ f. A.	62,9	14,5	22,6	256
	VIII 46 ⁻ × VIII 1 ⁺	60,4	12,3	27,3	268
	VIII 47 ⁻ f. A.	86,6	0,4	13,0	477
B	VIII 1 ⁺ f. A.	84,4	0	15,6	32
	VIII 1 ⁺ × VIII 2 ⁺	86,9	0	13,1	23
	VIII 1 ⁺ × VIII 1 ⁺	69,2	0	30,8	13
	VIII 2 ⁺ f. A.	81,8	0	18,2	22
	VIII 2 × VIII 1 ⁺	88,9	0	11,1	18
	VIII 2 ⁺ × VIII 2 ⁺	(100)	0	0	1
	VIII 1 ⁺ × VIII 46 ⁻	52,2	8,7	39,1	23
	VIII 46 ⁻ × VIII 1 ⁺	59,0	4,6	36,4	22
	VIII 2 ⁺ × VIII 46 ⁻	56,0	4,0	40,0	25
	VIII 46 ⁻ × VIII 47 ⁻	68,0	8,0	24,0	25
	VIII 46 ⁻ f. A.	45,8	16,7	37,5	24
	VIII 46 ⁻ × VIII 46 ⁻	60,9	0	39,1	46

alle anderen Bäume (Tab. 1 och 2). Die Kombinationen mit den beiden Plusbäumen von Boxholm, Nr. 1 und Nr. 2, ergeben eine grössere Häufigkeit abnormer Pflanzen als die Kreuzung mit dem Minusbaum Nr. 47. Unter den Nachkommen nach freiem Abblühen von Nr. 46 ist der Prozentsatz abweichender Pflanzen ebenfalls bedeutend höher als unter den entsprechenden Pflanzen von Plusbäumen. Unter den Pflanzen nach Selbstbestäubung, die eine deutliche Depression zeigen, ist die Häufigkeit von Individuen mit Prolepsis und/oder Verbänderung geringer; dies beruht vermutlich auf der schwachen Entwicklung und verringerten Vitalität der Pflanzen.

Unterscheidet man zwischen den zwei verschiedenen Typen von Missbildungen, Prolepsis einerseits und Verbänderung (Tab. 2) andererseits, so stellt man fest, dass proleptische Pflanzen unter den Nachkommen von Plusbäumen in variierender Anzahl auftreten, doch stets weniger häufig als unter den Nachkommen des Minusbaums 46 (Tab. 1). Untersucht man

dagegen beispielsweise das Vorkommen von echter Gabelbildung, die als eine Art von Verbänderung anzusehen ist, so findet sich keine einzige Pflanze mit gegabeltem Spitztrieb unter den Nachkommen von reinen Plusbaum-Kombinationen (Tab. 2). Dagegen ergeben die Kreuzungen Minus \times Minus und auch Minus \times Plus und Plus \times Minus Pflanzen mit Gabelbildung in einer Häufigkeit, die zwischen 4 und 17 % schwankt. Ob diese beiden Typen der Missbildungen durch dieselben Gene bedingt werden, oder ob es sich um verschiedene Erbfaktoren handelt, wissen wir noch nicht.

Bei der Auswahl der Plus- und Minusbäume in Boxholm und in Ånge wurden — wie oben genannt — die Bäume nach dem *Phänotypus* charakterisiert. Durch kontrollierte Kreuzungen und durch spätere Prüfung der Nachkommen im Feldversuch musste der Genotypus der jeweiligen Bäume erforscht werden. Nach dem Material zu beurteilen, das bisher untersucht worden ist, scheinen die genannten Bäume mit gutem Phänotypus auch Nachkommen zu geben, die durchschnittlich gute Wuchsform und guten Höhenzuwachs haben. Störungen der Pflanzenentwicklung bezüglich genetisch bedingter Missbildungen scheinen verhältnismässig selten zu sein. Unter den Pflanzen, die den Minusbäumen, besonders dem Baume Nr. VIII:46 entstammen, tritt schon zu einem frühen Zeitpunkt der Effekt der Erbfaktoren in Erscheinung, die die Minuseigenschaften der erwachsenen Bäume bedingen. Dazu gehören krumme Stämme, breite Kronen, grobe Äste und unregelmässige Knospenbildungen. Die letztgenannten Bildungen sind für die ganze Entwicklung der Pflanze sehr bedeutend.

Nach Selbstbestäubung erhaltene Samen und Pflanzen können uns gewissen Aufschluss über das Vorkommen von letalen und semiletalen Erbfaktoren in einem Mutterbaum geben. Um Klarheit zu bekommen, welche Gene der Plus- oder Minuseigenschaften es in einem Baum gibt, müssen eine Reihe kontrollierter Kreuzungen zwischen verschiedenen Baumtypen ausgeführt werden. Die Nachkommen müssen später im Feldversuch geprüft werden.

Ob die Resultate, die hier erhalten wurden, verallgemeinert werden dürfen, wird die Prüfung einer noch grösseren Anzahl Nachkommenschaften verschiedener Baumtypen ergeben. Sollte dies der Fall sein, so ist die Wahl der Plusbäume nach dem Phänotypus ein im Prinzip richtiges Verfahren bei der Forstpflanzenzüchtung. Ebenfalls dürften die Minuseigenschaften ausgeprägter Minusbäume erblich sein. Solche Minusbäume sollten also ohne Prüfung der Nachkommen verworfen werden. Sie sind als Mutterbäume nicht wünschenswert. Eine Beurteilung der Nachkommen könnte schon nach 6 bis 7 Jahren, vielleicht noch früher, durchgeführt werden und gibt verhältnismässig zuverlässige Aufschlüsse über den Zuchtwert der Elternbäume.

Litteratur

- BÜSGEN, M., 1927. Waldbäume. — Jena.
 EHRENBERG, C., GUSTAFSSON, Å., PLYM FORSHELL, C. and SIMAK, M., 1955. Seed Quality and the Principles of Forest Genetics. — Hereditas XXXXI.
 GOEBEL, K., 1928. Organographie der Pflanzen. — Jena.
 GEORGESCU, C. C., 1927. Beiträge zur Kenntnis der Verbänderung. — Bot. Abh. H. 11.
 SORAUER, P., 1921. Handbuch der Pflanzenkrankheiten. — Berlin.

Sammanfattning

Abnorma korsningsavkommor hos tall

Hos avkommor efter kontrollerade korsningar mellan olika typer av tall, *Pinus silvestris* L., konstaterades markanta skillnader beträffande frekvensen plantor med abnorm knoppbildning och skottutveckling. Även plantornas tillväxt och form varierade från sort till sort.

Som föräldraträd användes 2 plusträd och 2 minusträd från Boxholm, Östergötlands län; 2 plusträd och 2 minusträd från Ånge, Västernorrlands län samt ett plusträd från Vägsjöfors, Värmlands län. Avkommor erhöles efter kombinationerna plus \times plus, minus \times minus, plus \times minus och omvänt samt efter fri avblomning och efter självbefruktning. Korsningarna utfördes 1949, fröna såddes 1951 och plantorna utplanterades i fältförsök 1954. Plantornas höjd mättes 1953 i plantskola och 1956 i fältförsök. En detaljerad analys av variationen i plantornas utveckling gjordes sommaren 1957.

Avkommorna efter kombinationen plus \times plus var — beträffande plantornas medelhöjd — överlägsna avkommorna efter minuskombinationerna, även sådana, där ena föräldraträdet var ett plusträd. Plusträdsavkommorna efter fri avblomning var överlägsna motsvarande avkommor från minusträd inom samma bestånd. Inavelsplantorna från respektive träd var underlägsna övriga avkommor från samma träd.

Plusträdsavkommorna representerades i huvudsak av rakvuxna, smal-kroniga individer med glesa grenvarv och räta grenvinklar. Minusträden gav företrädesvis plantor med tätt sittande grenvarv, långa grova grenar och tämligen spetsig grenvinkel.

Plantor med från det normala avvikande knopp- och skottutveckling indelades i följande grupper:

Plantor med

Prolepsis.

Gaffelbildning. Förekom på topp- eller sidoskott ett eller flera år i följd.

Fasciation. Abnormt riklig knoppbildning utefter en åt sidorna utbredd vegetationslinje. Dominerande toppknopp saknades eller en abnormt stor mittknopp hade bildats, som inom samma knoppfjäll innehöll två eller flera mindre knoppar (dubbelknopp).

Sidogrenar, dominerande över toppskottet. Två- eller flertoppiga plantor.

Vergrünung, d. v. s. knoppar saknades i skottspetsen, som slutade med kraftigt utvecklade, tätt sittande barr.

Förgrenade årsskott.

Missbildningar av dessa typer är utan tvivel några av orsakerna till att en planta och senare det fullvuxna trädet visar s. k. minusegenskaper: krokig stam, grova och tätt sittande grenar, flerstammighet, relativt långsam höjdtillväxt.

Det är känt från försök med andra växtarter, att bildningen av dessa abnormiteter gynnas av riklig näringstillförsel och av goda miljöbetingelser i allmänhet. De framträder endast hos individer med ärftliga anlag för dylika missbildningar.

Från tall nr VIII: 46, ett utpräglat minusträd, erhöles i avkommorna en hög procent plantor med deformationer i alla de kombinationer, där detta träd ingick som *fader-* eller som *moderträd*. Procenten abnormala plantor efter inavel var däremot låg, troligen beroende på att dessa plantor hade i hög grad nedsatt vitalitet.

Plantor med prolepsis förekom i varierande grad hos avkommorna efter plusträd, medan plantor med t. ex. äkta gaffelbildning helt saknades. Huruvida de olika typerna av missbildningar betingas av olika gener är icke utrett.

Att döma av det material, som hittills undersökts, tycks de använda plusträden — utvalda efter fenotypen — ge avkommor, som genomsnittligt sett har god växtform och höjdtillväxt och låg frekvens missbildade plantor. Hos avkommor efter minusträden, speciellt där träd nr 46 ingår som förälder, framträder tydligt effekten av gener, betingande minusegenskaper såsom bred krona, grova grenar, krokig stam och oregelbunden knoppbildning.

Är de resultat, som erhållits i föreliggande undersökning, allmängiltiga, bör urval av plusträd efter fenotypen vara ett i princip riktigt förfarande. Minusegenskaper, karakteristiska för ett utpräglat minusträd, torde i stor utsträckning vara ärftligt betingade. En avkommeprövning torde redan efter 6 à 7 år kunna ge tillförlitliga resultat beträffande föräldraträdens avelsvärde.