

Schätzungen der effektiven Populationsgröße bei *Pinus silvestris*

K. STERN und H. R. GREGORIUS

Lehrstuhl für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Universität Göttingen, Göttingen-Weende (BRD)

Estimates of Effective Population Size in *Pinus silvestris*

Summary. The effective population size for inbreeding has been estimated in a 70 years old population of Scotch Pine in three consecutive years to be 0.46, 0.55 and 0.61 respectively of the actual total population. The following formula was developed to determine differences among trees as regards their male or female flowering and their "maleness" and "femaleness":

$$1/n_e = 1/(4 n'_e) + 1/(4 n''_e) + M/(2 n_e)$$

where n_e is the total effective population size for inbreeding, n'_e the male effective part, n''_e the female effective part, and M a measure for monoecy ranging in values between zero (dioecy) and unity (ideal monoecy). The degree of monoecy was 70, 82 and 78 percent respectively in the three years.

Correlation between male flowering over the three years was fairly strong; the same was found for female flowering. But correlation between male and female flowering was weak, both within the same year and over the three year period. Correlation of numbers of female strobili and numbers of ripe cones was weak also.

The population model on which the above formulae is based is that of a clonal 'Seed Orchard' where seedlings of several clones are randomly distributed on evenly spaced plots.

Blühen und Fruchten mancher Waldbauarten variieren von Jahr zu Jahr. Bei der Fichte etwa und noch ausgeprägter bei der Buche treten „Samenjahre“ nur mit Zwischenräumen von einigen Jahren auf. Dabei kann es Jahre geben, in denen überhaupt kein Baum blüht, solche, in denen einige wenige Bäume blühen, und andere, eben die „Samenjahre“, in denen fast alle Bäume männliche und/oder weibliche Blüten bilden. Aber auch bei Baumarten, die mehr regelmäßig blühen und fruchten, wie etwa bei der Kiefer, findet man bei näherem Zusehen eine ungleichmäßige Beteiligung der Bäume an der Reproduktion. Sowohl für praktische Zwecke (Samenplantagen) als auch für populationsgenetische Arbeiten an diesen Baumarten wäre es wichtig, einigermaßen sichere Vorstellungen über den „genetisch-effektiven“ Populationsteil zu bekommen.

Das Konzept der genetisch-effektiven Population ist insbesondere von Sewall Wright (1931, 1938 u. a.) entwickelt worden. Crow (1954), Crow und Morton (1955), sowie Kimura und Crow (1963) haben Anwendungen dieses Konzepts auf Spezialfälle gegeben. Eine Zusammenfassung geben Crow und Kimura 1970. Ihre Modelle reichen jedoch nicht aus, um den von uns behandelten Fall zu decken.

Die Kiefer ist monözisch und selbstunverträglich (der postzygotische Unverträglichkeitsmechanismus ist noch nicht geklärt). Es ist weiter seit langem bekannt, daß bei monözischen Arten bestimmte Sätze von Genen für das männliche Blühen und andere für das weibliche Blühen verantwortlich sind. Ein Beispiel hierfür bei der Birke gibt Stern (1963). Aber auch bestimmte Umweltsituationen können einseitig

männliches oder weibliches Blühen stimulieren. Man muß also davon ausgehen, daß in Populationen monözischer Arten die Individuen an der Produktion männlicher bzw. weiblicher Gameten zu verschiedenen Graden beteiligt sind. Dieser Anteil ist einerseits genetisch fixiert und kann andererseits durch die Umwelt variiert werden. Man muß diese Verhältnisse bei der Bestimmung der effektiven Populationsgröße berücksichtigen.

Die effektive Populationsgröße, von uns verstanden als inzuchteffektive Populationsgröße, gewinnt einen Sinn erst, wenn man sie einer idealen Population gegenüberstellt. Wir definieren für unseren Zweck als ideale Population die 306 Bäume unseres Versuchsbestandes im Jagen 77 des Niedersächsischen Forstamts Oerrel in der Lüneburger Heide. Der Bestand ist 70 Jahre alt und aus Pflanzung autochthoner Kiefern hervorgegangen. Es wird angenommen, er sei gegen Einflug von Pollen vollständig isoliert, und die Paarung innerhalb des Bestandes erfolge zufallsmäßig in der Weise, daß jedes Pollenkorn, das von irgendeinem Baum produziert wird, gleiche Wahrscheinlichkeit hat, die Eizelle irgendeines anderen Baumes zu befruchten. Alle Bäume sollen gleichviel männliche und weibliche Gameten zur Produktion der nächsten Generation beisteuern.

Die genetisch-effektive Population soll ebenfalls gegen Polleneinflug von außen isoliert sein; in der Population soll Zufallspaarung herrschen wie in der idealen, ebenfalls unter Ausschluß der Selbstungen; die Annahme gleichmäßiger Produktion weiblicher und männlicher Gameten entfällt jedoch, stattdessen wird angenommen, daß die Chance eines Baumes, als

männlicher Elter zu fungieren, bestimmt wird durch die Zahl der von ihm produzierten männlichen Gameten, und das gleiche Argument gilt für die weiblichen Gameten. Die an jedem Baum produzierten männlichen und weiblichen Gameten werden geschätzt durch Zählungen der männlichen und weiblichen Strobili. Dabei wird angenommen, daß in jedem männlichen Strobilus gleichviel Pollenkörner und in jedem weiblichen Strobilus gleichviel entwicklungsfähige Samenanlagen vorhanden sind.

Eine solche reale Population möge aus n -Individuen bestehen, bei uns aus den 306 Bäumen des Versuchsbestandes. Ein beliebiger Baum, zu bezeichnen mit dem Index i , sei an der Gesamtproduktion männlicher Gameten zu einem Anteil p'_i und an der Gesamtproduktion weiblicher Gameten mit einem Anteil p''_i beteiligt. Es gilt somit $\sum p'_i = \sum p''_i = 1$. Da Selbstung ausgeschlossen wurde, sind nur Paarungen vom Typ i verschieden von j möglich. Folglich hat die Paarung $\delta_k \times \varphi_l$, wobei $k \neq l$, die Wahrscheinlichkeit

$$p_{kl} := p'_k p''_l / \left(\sum_{i \neq j} p'_i p''_j \right) = p'_k p''_l / \left(1 - \sum_i p'_i p''_i \right).$$

Die Inzuchteffektivität P_0 definieren wir durch die Wahrscheinlichkeit, mit der zwei zufällig aus zwei verschiedenen Individuen der Nachkommengeneration herausgegriffene Allele eines Genlocus vom gleichen Elter stammen.

Es gilt nun, P_0 sowohl für die oben beschriebene ideale wie die reale Population zu bestimmen, wobei für die ideale Population gilt

$$p'_i = p''_i = 1/n_e \quad (i = 1, \dots, n_e).$$

Nach Gleichsetzen beider Werte von P_0 kann n_e errechnet werden.

Die Wahrscheinlichkeit dafür, daß ein Allel des zu untersuchenden Locus bei einem Individuum der Nachkommengeneration vom Elter i stammt, ist

$$\begin{aligned} &= 1/2 \left(\sum_{l \neq i} p'_{il} + \sum_{l \neq i} p''_{il} \right) = \\ &= \frac{p'_i (1 - p''_i) + p''_i (1 - p'_i)}{2 (1 - \sum_1^n p'_i p''_i)} = : k_i, \end{aligned}$$

Weil die Gametenproduktion als sehr groß angesehen wird, kann man annehmen, daß die Wahrscheinlichkeit dafür, daß zwei homologe Gene, die zufällig aus zwei verschiedenen Individuen der Nachkommengeneration gegriffen wurden, vom Elter i herstammen $= k_i^2$ ist. Deshalb wird

$$P_0 = \sum_{i=1}^n k_i^2.$$

Hieraus erhält man für die ideale Population:

$$k_i = \frac{1/n_e (1 - 1/n_e) + 1/n_e (1 - 1/n_e)}{2 (1 - n_e \cdot 1/n_e^2)} = 1/n_e$$

und daher

$$P_0 = n_e \cdot 1/n_e^2 = 1/n_e.$$

Nach Gleichsetzen wird:

$$n_e = 1 / \left(\sum_{i=1}^n k_i^2 \right).$$

Wenn die Individuen ungleiche Zahlen männlicher und weiblicher Gameten produzieren, sollte man die männliche und die weibliche Inzuchteffektivität getrennt schätzen. Es sei die Wahrscheinlichkeit dafür, daß ein Gen des zu untersuchenden Locus aus der Nachkommengeneration vom weiblichen Teil des Elters i stammt

$$1/2 \sum_l p_{li} = \frac{p'_i (1 - p''_i)}{2 (1 - \sum_j p'_j p''_j)} = : k''_i$$

ebenso für den männlichen Teil

$$k'_i = \frac{p'_i (1 - p''_i)}{2 (1 - \sum_j p'_j p''_j)}$$

Hierbei gilt natürlich $k'_i + k''_i = k_i$.

Wir bezeichnen mit P'_0 die Wahrscheinlichkeit dafür, daß zwei homologe Gene aus zwei Individuen der Nachkommengeneration vom gleichen weiblichen Teil eines Elters herstammen. Sie ist

$$P'_0 = \sum_{i=1}^n k'_i^2$$

Die gleiche Überlegung führt für den männlichen Teil zum Ergebnis

$$P''_0 = \sum_{i=1}^n k''_i^2$$

Für die ideale Population gilt:

$$k'_i = 1/(2 n_e) \quad \text{bzw.} \quad k''_i = 1/(2 n_e)$$

und

$$P'_0 = 1/(4 n_e^2) \quad \text{bzw.} \quad P''_0 = 1/(4 n_e^2).$$

Folglich wird

$$n'_e = 1/(4 \sum k'_i^2) \quad \text{bzw.} \quad n''_e = 1/(4 \sum k''_i^2).$$

Hieraus ergibt sich sofort:

$$1/n_e = \sum k_i^2 = 1/(4 n'_e) + 1/(4 n''_e) + 2 \sum k'_i k''_i.$$

Der dritte Summand wird nur dann genau 0, wenn jedes Individuum entweder ausschließlich männliche oder ausschließlich weibliche Gameten produziert. Damit wäre die Population im eigentlichen Sinn diözisch. Man könnte deshalb $2 \sum k'_i k''_i$ als Maß für Monözie auffassen. Hierfür sollte es besser durch den Faktor $2/\sum k_i^2$ normiert werden, so daß man erhält

$$M := \frac{4 \sum k'_i k''_i}{\sum k_i^2} = 4 n_e \sum k'_i k''_i$$

M nimmt im diözischen Fall den Wert 0 und im reinen monözischen Fall ($k'_i = k''_i$) den Wert 1 an.

Nach der Normierung erhält man

$$1/n_e = 1/(4 n'_e) + 1/(4 n''_e) + M/(2 n_e).$$

Für die drei Jahre, in denen in dem Versuchsbestand in der Lüneburger Heide die männlichen und

weiblichen Blüten aller Bäume ausgezählt wurden, ergeben sich die folgenden Schätzwerte:

	1968	1969	1970
männl. effektive Population	139.5	154.6	145.6
weibl. effektive Population	86.6	132.5	162.1
effektive Population insges.	139.4	169.0	186.4
Monözie	0.6957	0.8156	0.7848

In diesen Zahlen spiegeln sich die Proportionen männlicher und weiblicher Blüten, die Gesamtzahl produzierter Blüten und ihre Verteilung auf die Bäume wider. So wurden an männlichen und weiblichen Blüten produziert:

	1968	1969	1970
Mitt. Anzahl weibl. Blüten je Baum	112	125	160
Mittl. Anzahl männl. Blüten je Baum	924	341	486

Obgleich also z. B. im Jahr 1968 insgesamt mehr Blüten produziert wurden als 1969 und 1970, ist doch wegen der ungleichmäßigen Verteilung auf die weibliche und die männliche Komponente in diesem Jahr die effektive Populationsgröße insgesamt am kleinsten. Andererseits weicht aus dem gleichen Grunde hier das Maß für Monözie am weitesten vom Idealwert ab.

Das Verhältnis zwischen den effektiven Populationsgrößen in den drei Jahren zur Gesamtzahl der Bäume war 0.46; 0.55 bzw. 0.61. Die genetisch effektive Population war also im Mittel der drei Jahre etwas größer als die Hälfte der Zahl tatsächlich vorhandener Bäume.

In der folgenden Tabelle sind die Korrelationen der Zahlen männlicher und weiblicher Blüten in den drei Jahren untereinander und zum Durchmesser der Bäume in Brusthöhe dargestellt. Die Zahlen geben das Bestimmtheitsmaß, also die Quadrate der Korrelationskoeffizienten.

	1968		1969		1970	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂
DM 1.3	0.16	0.42	0.16	0.41	0.15	0.23
1968	♀		0.10	0.36	0.09	0.20
	♂			0.14	0.50	0.09
1969	♀				0.19	0.27
	♂					0.18
1970	♀					0.40
						0.09

Außer den in der Tabelle angegebenen wurden auch die Korrelationen zur soziologischen Baumklasse, zur Baumhöhe, zur Kronenmantelfläche und zum Kronendurchmesser berechnet. Sie sind jedoch sehr viel

weniger straff als die zum Durchmesser. Es ist etwas unerwartet, daß die Zahl weiblicher Blüten weniger straff mit dem Durchmesser korreliert ist als die Zahl männlicher Blüten. Nicht unerwartet hingegen ist die Feststellung, daß die Zahlen männlicher Blüten mit denen weiblicher Blüten pro Baum im gleichen Jahr und über verschiedene Jahre nur wenig korreliert sind. Das weibliche Blühen ist jedoch über die verschiedenen Jahre straff korreliert, ebenso das männliche. Hierin spiegelt sich die bekannte Tatsache wider, daß einzelne Bäume in allen Jahren vorwiegend männlich oder weiblich blühen, ein Sachverhalt, den unser Maß für Monözie zahlenmäßig erfaßt. Die von uns berechneten effektiven Populationsgrößen, die erheblich unter der tatsächlichen Stammzahl liegen, geben in ähnlicher Weise ein genetisch einigermaßen zuverlässiges Maß für die bekannte Tatsache, daß ein großer Teil der Bäume in einem Waldbestand nicht an der Reproduktion beteiligt ist.

Es seien noch einige Bemerkungen angeschlossen über die möglichen Effekte anderer Faktoren, die von uns vernachlässigt wurden. Zunächst einmal paaren die Bäume in einem Waldbestand natürlich nicht zufallsmäßig. Der Pollen ist um jeden Baum in bestimmter Weise verteilt. Hierüber wird in einer späteren Veröffentlichung Zahlenmaterial vorgelegt werden. Die blühenden und fruchtenden Bäume scheinen zufallsmäßig über den Bestand verteilt zu sein. Die Folge ist wahrscheinlich eine weitere Einschränkung der effektiven Populationsgröße. Neben dieser Einschränkung der Zufallspaarung gibt es einige weitere, die jedoch wahrscheinlich weniger einschneidende Konsequenzen haben.

Für die Entwicklung der Zapfen werden bei der Kiefer zwei Vegetationsperioden benötigt. Während dieser Zeit geht ein großer Teil der Zapfen verloren, offenbar auch durch systematische Ursachen, die zur Folge haben, daß reichlich zapfentragende Bäume die größten Verluste erleiden. Das könnte z. B. durch Konzentration der Aktivität zapfenzerstörender Tiere auf die Bäume mit höchsten Zapfenbesatz erreicht werden. Die Korrelationen zwischen der Zahl weiblicher Strobili und der Zahl tatsächlich produzierter Zapfen ergaben Bestimmtheiten von nur 10–15%. Die Konsequenzen hieraus für die effektive Populationsgröße wurden nicht berechnet.

Diese wenigen Hinweise mögen genügen, um zu zeigen, daß wir die effektive Populationsgröße nur sehr näherungsweise geschätzt haben. Verbesserte Schätzungen werden aus laufenden Versuchen erwartet. Es ist zu vermuten, daß die Einführung weiterer Parameter zu noch kleineren Schätzwerten der effektiven Populationsgröße führen wird.

Für die Forstpflanzenzüchter sei darauf hingewiesen, daß unser Modell für die reale Population die Paarungsverhältnisse widerspiegelt, die in einer „Samenplantage“ erwartet werden, in der je mehrere

Pfropflinge von vielen Klonen zufallsmäßig auf der Fläche verteilt sind.

Zusammenfassung

Die Inzucht-effektive Populationsgröße ist in einer 70 Jahre alten Population von Kiefern in 3 aufeinanderfolgenden Jahren zu je 0.46, 0.55 und 0.61 Anteilen der realen Populationsgröße geschätzt worden. Um den Unterschied zwischen männlichem und weiblichem Blühen der Bäume zu messen, ist die folgende Formel hergeleitet worden:

$$1/n_e = 1/(4 n'_e) + 1/(4 n''_e) + M/(2 n_e)$$

Hierin ist n_e die totale Inzucht-effektive Populationsgröße, n'_e der männlich-effektive Teil, n''_e der weiblich-effektive Teil und M ein Maß für Monözie, welches Werte zwischen 0 (Diözie) und 1 (ideale Monözie) annimmt. Der Grad an Monözie wurde innerhalb der 3 Jahre zu 70%, 82% und 78% gemessen. Die Korrelation zwischen den männlich Blühenden während jener 3 Jahre war bemerkenswert stark; gleiches wurde für weibliches Blühen gefunden. Andererseits jedoch war die Korrelation zwischen männlichem und weiblichem Blühen sowohl innerhalb desselben Jahres als auch über die 3 Jahre schwach.

Der obigen Gleichung liegt das Modell einer Samenplantage zugrunde, die mit je mehreren Pfropflingen von n -Klonen begründet wurde. Es wird angenommen, daß die Pfropflinge zufallsmäßig auf die Pflanzplätze der Samenplantage verteilt sind.

Die Autoren danken der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die durch eine Sachbeihilfe die obige Untersuchung ermöglicht hat. Sie danken ferner Herrn Oberforstmeister Sellhorn, Leiter des Niedersächsischen Forstamts Oerrel, der seit mehreren Jahren die Untersuchungen des Lehrstuhls für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung über das Breeding System der Kiefer in seinem Forstamt unterstützt.

Literatur

1. Crow, J. F.: Breeding structure of populations. II. Effective population number. Statistics and Mathematics in Biology, pp. 543–556. Ames, Iowa: Iowa State Coll. Press 1954. — 2. Crow, J. F., Morton, N. E.: Measurement of gene frequency drift in small populations. Evolution **9**, 202–214 (1955). — 3. Crow, J. F., Kimura, M.: An Introduction to Population Genetics Theory. New York–Evanston–London: Harper & Row 1970. — 4. Kimura, M., Crow, J. F.: The measurement of effective population number. Evolution **17**, 279–288 (1963). — 5. Stern, K.: Ueber die Abhängigkeit des Blühens der Sandbirke von Erbgut und Umwelt. Silvae Genetica **12**, 26–31 (1963). — 6. Wright, S.: Evolution in Mendelian populations. Genetics **16**, 97–159 (1931). — 7. Wright, S.: Size of population and breeding structure in relation to evolution. Science **87**, 430–431 (1938).

Eingegangen am 21. Juli 1971

Angenommen durch W. Seyffert

Professor Dr. K. Stern
H. R. Gregorius
Lehrstuhl für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Universität Göttingen
Büsgenweg 2
D-34 Göttingen-Weende (Germany/BRD)