

Der Inzuchtgrad in Nachkommenschaften von Samenplantagen

Von K. STERN

(Eingegangen am 14. 5. 1958)

Aus der notwendig beschränkten Klonzahl der Samenplantage können in ihren Folgegenerationen gewisse Inzuchteffekte resultieren. Aus diesem Sachverhalt werden manchmal Schlußfolgerungen gezogen, die zu einer negativen Bewertung der Samenplantagen überhaupt führen. Im folgenden soll nun versucht werden, Anhaltswerte für den bei verschiedener Klonzahl zu erwartenden Inzuchtgrad zu finden. Weiter sind die zuständigen Kalkulationsmethoden soweit erläutert, als sie zur Schätzung weiterer, hier nicht behandelter Sonderfälle benötigt werden.

Für den „random drift of genes“ oder „Sewall-Wright-Effekt“, wie das Phänomen der Inzucht in Populationen endlichen Umfangs bezeichnet wird, gibt es mehrere mathematische Beweise, von denen nachfolgend die beiden einfachsten skizziert werden sollen. Der erste geht auf S. WRIGHT zurück, der durch Anwendung seiner Pfadkoeffizientenmethode erstmalig ein in weitem Rahmen verwendbares Verfahren zur Schätzung des Inzuchtgrades in regulären und irregulären Inzuchtplänen bot (WRIGHT 1921). Es ist jedoch an dieser Stelle nicht möglich, die etwas umfangreichen Ableitungen der Pfadkoeffizientennäherung zu bringen. Man findet sie z. B. bei WRIGHT (1934 u. a.), LI (1955) oder STERN (1957).

Bei der Anwendung dieses Verfahrens auf das Problem der Inzucht in Populationen endlichen Umfangs geht man von den „mittleren Korrelationen“ innerhalb der zu untersuchenden Generationen aus. Definitionsgemäß ist diese Korrelation Null in der 0-ten Generation, d. h. bei uns in der Plantage selbst. Für die folgenden Generationen müssen zwei Fälle unterschieden werden.

a) Selbstung zugelassen und gleich häufig wie jede Kombination zwischen den Klonen

Zu den weiteren Voraussetzungen hinsichtlich der Gültigkeit von Wahrscheinlichkeitsrechnungen gehören hier

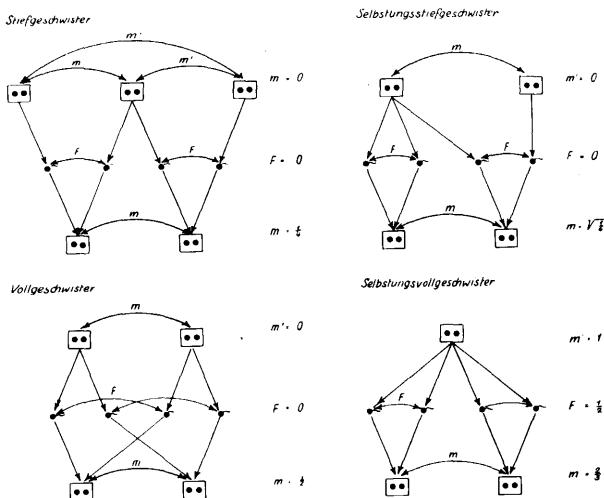


Fig. 1. — Verwandtschaftsgrade in der F_1 einer Samenplantage, wenn Selbstung möglich.

und später klarerweise Annahmen über die Panmixie, Überlebenswahrscheinlichkeiten etc. Die F , einer Plantage nun, in der diese Bedingungen erfüllt sind, besteht aus $1/N$ Selbstungsnachkommen und $(N-1)/N$ Nachkommen aus Fremdbefruchtung. Da m , die „Korrelation zwischen Zygoten“ (Fig. 1 und 2) für Vergleiche zwischen Selbstungsnachkommen des gleichen Klones den Wert 1 und für Fremdvergleiche den Wert 0 annimmt (abzuleiten aus der Annahme fehlender verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen den N Klonen), generell gilt für die Fremdbefruchtungen $m = 4a'^2b^2m'$, worin a' und b' die „Pfadkoeffizienten“ von Gamete zu Zygote bzw. von der Zygote zur Gamete der vorhergehenden Generation darstellen; vgl. Fig. 1 und 2), wird die „mittlere Korrelation zwischen den Gameten“

$$\bar{F} = \bar{b}^2m = \frac{1}{N} b^2 = \frac{1}{2N}.$$

In der F_2 und folgenden Generationen gilt jeweils

$$\bar{F} = \frac{1}{N} b^2 + \frac{N-1}{N} F,$$

gleichbleibenden Umfang N der Generationen vorausgesetzt.

In jeder Generation nimmt also der Inzuchtgrad, gemessen durch den „Inzuktionskoeffizienten“ F , gegenüber dem der vorhergehenden Generation um $\frac{1}{2N}$ zu.

b) Selbstung ausgeschlossen

Da auch hier wieder die 0. Generation als unkorreliert angenommen wird, ist in der F , noch kein Inzuchteffekt zu erwarten. Die möglichen Korrelationen m in der F , können, wenn man alle Individuen dieser Generation zueinander in Beziehung setzt, mit folgenden Wahrscheinlichkeiten angegeben werden:

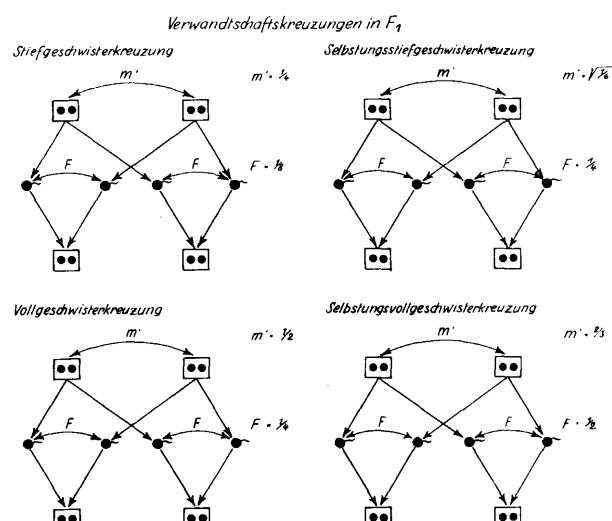


Fig. 2. — Verwandtschaftskreuzungen in der F_1 einer Samenplantage und daraus resultierende Inzucht in der F_2 , wenn Selbstung möglich.

$$\text{Vollgeschwister } w_{(V)} = \frac{1}{\frac{N(N-1)}{2}} \quad (m = 0,5)$$

$$\text{Stiefgeschwister } w_{(S)} = \frac{2(N-2)}{\frac{N(N-1)}{2}} \quad (m = 0,25)$$

$$\text{Unkorrelierte } w_{(U)} = 1 - w_{(V)} - w_{(S)}$$

Die mittlere Korrelation m in der F_1 ist dann also zu berechnen aus

$$m = 0,5 w_{(V)} + 0,25 w_{(S)} = \frac{1}{N}.$$

Da weiter jede einzelne Korrelation m einer möglichen Kreuzungsrichtung entspricht, kann man hieraus auch \bar{F} für die F_2 ableiten, ebenfalls als mittlere Korrelation, und man findet

$$\bar{F} = \frac{1}{2N}.$$

Der Inzuchtkoeffizient F nun ist bei WRIGHT definiert als ein Maß für die Proportion homozygoter Loci gegenüber der gleichen Proportion in der vorhergehenden oder einer der vorhergehenden Generationen. Bezeichnet man mit H_0 die Heterozygotenproportion der 0. Generation und mit H_1 diejenige der 1. Folgegeneration, so gilt

$$H_1 = H_0(1-F).$$

F wird deshalb von WRIGHT (1922) auch als Index für „fixation“ bezeichnet. Demgegenüber ist m ein Maß für den Verwandtschaftsgrad (ebenfalls in den Einheiten der Mendelvererbung) und wird deshalb auch als Koeffizient für „relationship“ angegeben.

Es scheint zweckmäßig, an dieser Stelle ein drittes, in der Anwendung sehr brauchbares Maß zu definieren, das ebenfalls auf WRIGHT (1922) zurückgeht:

$$P = 1 - F$$

wird als „Index für Panmixie“ benutzt.

In prinzipiell anderer Weise, aber ebenfalls recht einfach, definiert MALÉCOT (1948) den Inzuchtkoeffizienten. Er unterscheidet zunächst zwei Arten von Genidentität: Die Allele A_i und A_k am Locus a können identisch sein, entweder weil sie „gleiche Struktur“ besitzen, oder aber weil sie „identisch durch Abstammung“ (par descentance) sind, d. h. die Kopie des Allels A_j eines gemeinsamen Elters oder Ahnen. Diese Unterscheidung ist eine notwendige Grundlage der Inzuchtheorie MALÉCOTS.

Im Anschluß an diese Definition kann man in einfacherster Weise und durch reine Wahrscheinlichkeitskalkulation den Inzuchtgrad bei begrenztem Populationsumfang wie folgt herleiten: Die Population vom Umfang N besitzt an jedem Locus $2N$ allele Gene, von denen keines mit irgendeinem anderen der Population identisch „par descentance“ sein soll. Diese Voraussetzung entspricht etwa der S. WRIGHTS über die Korrelation $m = 0$ in der 0. Generation. Jedes der $2N$ allelen Gene besitzt also die relative Häufigkeit

$\frac{1}{2N}$. Bei uneingeschränkt zufallsmaßiger Genkombination (schon in der F_1 zu erwarten, wenn Selbstung zugelassen ist, anderenfalls erst in der F_2) ist die Wahrscheinlichkeit dafür, daß die beiden Allele an einem bestimmten Locus irgendeiner Zygote identisch durch Abstammung sind $(\frac{1}{2N})^2$. Bei insgesamt $2N$ allelen Genen wird die Erwartung für die ganze Population

$$F = (\frac{1}{2N})^2 \cdot 2N = \frac{1}{2N}$$

in völliger Übereinstimmung mit WRIGHTS Ergebnis.

MALÉCOTS Inzuchtmaß gibt also die Wahrscheinlichkeit dafür an, daß zwei Allele an irgendeinem Locus identisch durch Abstammung sind. Vom Blickpunkt der Mendelgenetik unterscheiden sich seine und WRIGHTS Definition des Inzuchtmaßes nur formal, nicht aber inhaltlich. Infolgedessen liefern auch beide Inzuchtmaße zahlenmäßig gleiche Werte. MALÉCOTS Verfahren rechnet ebenfalls mit einer Größe, die WRIGHTS Korrelation m vergleichbar ist und „coefficient de parenté“ genannt wird. Sie ist stets nur halb so groß wie der Verwandtschaftskoeffizient WRIGHTS und sollte zur Unterscheidung als „Abstammungskoeffizient“ bezeichnet werden.

Die generelle Gültigkeit von $F = \frac{1}{2N}$ für Populationen endlichen Umfangs wird auch von anderen Autoren bestätigt, so etwa von CROW (1954), KIMURA (1955) u. a.

Bei Verwendung des Panmixie-Index erhält man für beide Modelle (Selbstung zugelassen oder ausgeschlossen) einfache Beziehungen, aus denen sich der Inzuchtgrad der n . Generation herleiten läßt. Es ist

$$\text{bei zugelassener Selbstung } P_n = P_1 \left(1 - \frac{1}{2N}\right)^n,$$

$$\text{bei ausgeschlossener Selbstung } P_n = P_0 \left(1 - \frac{1}{2N}\right)^n.$$

Beide Gleichungen liefern für lange Generationsfolgen gegen 1 strebende Werte des Inzuchtkoeffizienten. LUDWIG und v. SCHELLING (1948) kommen, ebenfalls bei Verwendung der Pfadkoeffizientennäherung, zu anderen Resultaten. Es ist dies durch ihre Annahmen über den „Ehetyp“ begründet und widerspricht den oben angegebenen Beziehungen in keiner Weise.

Den Inzuchtmaßen WRIGHTS und MALÉCOTS an die Seite zu stellen ist der α -Koeffizient F. BERNSTEINS (1930), dessen Aussage inhaltlich mit der des Koeffizienten F voll übereinstimmt. Auf andere, gebräuchliche Inzuchtmaße kann an dieser Stelle nicht eingegangen werden. Es wird in diesem Zusammenhang vor allem auf die Inzuchtmönographie R. A. FISHERS (1949) verwiesen.

Es ist also möglich, den Inzuchtgrad in begrenzten, panmiktischen Populationen durch einfache Beziehungen darzustellen, wie die beiden Gleichungen für P_n zeigen. Bei ihrer Anwendung auf ein praktisches Problem fällt jedoch sofort auf, daß sie mit konstantbleibendem Populationsumfang N rechnen, wie dies für gewisse Aufgaben der Populationsgenetik auch durchaus zutreffend sein mag (begrenzter Lebensraum und deshalb in etwa konstantes N der betreffenden Population). Bei Anwendung auf die Nachkommenschaften von Samenplantagen jedoch könnte diese Bedingung nur artifiziell erfüllt werden, so z. B. bei fortgesetzter Selektion von N „besten“ Klonen als Eltern der jeweils nächsten Population, wie es MARQUARDT (1956) vorschlägt. Von diesem Sonderfall abgesehen aber wäre es erwünscht, Lösungen auch für von Generation zu Generation wechselndes N zu finden.

Geht man von der zweiten der obigen Gleichungen aus und schreibt statt der Potenz das Produkt voll aus,

$$P_n = P_0 \left(1 - \frac{1}{2N_1}\right) \left(1 - \frac{1}{2N_2}\right) \dots \left(1 - \frac{1}{2N_n}\right),$$

so hat man die Möglichkeit, auch über mehrere Generationen verschiedenen Umfangs hinweg einen Schätzwert für P_n zu finden. Da weiter $P_0 = 1$ festgesetzt wurde und sämtliche Termini vom Typ $\frac{1}{2N_1} \times \frac{1}{2N_2}$ und höherer Ordnung nach Ausmultiplizieren der Gleichung vernachlässigt werden können, ohne damit einen größeren Fehler

zu begehen, und schließlich, $F = 1 - P$, gilt offenbar für wechselnde Populationsumfänge

$$F_n \approx \frac{1}{2N_1} + \frac{1}{2N_2} + \dots + \frac{1}{2N_n} = \sum_{i=1}^n \left(\frac{1}{2N_i} \right).$$

Ebensogut kann man schreiben (WRIGHT 1940):

$$N = \frac{n}{\sum_{i=1}^n \left(\frac{1}{2N_i} \right)}$$

und erhält dann in N einen Wert, mit dem man direkt in die für konstantbleibendes N angegebenen Gleichungen eingehen kann.

Auch LI (1955) und KEMPTHORNE (1957) kommen zu dem Schluß, daß man anstelle des konstant angenommenen N das harmonische Mittel der N_i über die zu untersuchenden Generationen verwenden kann, ohne einen wesentlichen Fehler zu begehen. Eine hervorragende Eigenschaft des harmonischen Mittels aber ist es, stets näher am für das kleinere N anzunehmenden Wert zu liegen als am entsprechenden des größeren. Wie nicht anders zu erwarten, bestimmt also bei wechselndem Populationsumfang vor allem das kleinere N maßgeblich das Gesamtergebnis.

Aber auch innerhalb einer einzigen Generation bekannten Umfangs besitzt die rohe Größe N einen offenbar etwas problematischen Inhalt, denn sie wird nur selten mit der tatsächlich vorhandenen Individuenzahl identisch sein, und zwar nur dann, wenn die zur Reproduktion der Population beitragenden Gameten eine zufallsähnliche Stichprobe aus der von den N Zygoten zu bildenden, theoretischen Gametengesamtheit darstellen. Dies wird besonders aus der Ableitung MALÉCOTS deutlich, die hier vor allem auch deshalb der älteren S. WRIGHTS angeschlossen wurde.

Man kann diesen Sachverhalt auch folgendermaßen definieren: Der „effektive Populationsumfang“ ist dann identisch mit dem tatsächlich beobachteten, wenn die Varianz der je Individuum zur Reproduktion der Population beigeleiteten Gametenanzahl der aus der Poissonverteilung zu erwartenden, theoretischen entspricht.

Auch der Begriff des „effektiven Populationsumfangs“ geht auf S. WRIGHT zurück. Es handelt sich dabei also um denjenigen Teil der Population, der populationsgenetisch „effektiv“ ist, jedenfalls kann die erste, grobe Definition in dieser Weise formuliert werden.

Die Varianz der Gametenzahlen nun ist durch folgenden Ausdruck gegeben, in dem N_0 den zunächst als konstantbleibend angenommenen Populationsumfang bezeichnet.

$$\sigma_k^2 = \frac{\sum (k_i - \bar{k})^2}{N_0}$$

Bei konstantem N ist offenbar stets $\bar{k} = 2$.

Unter Verwendung der Varianz von k kann der effektive Populationsumfang — nun als rein rechnerische Größe — bestimmt werden aus

$$\bar{N} = \frac{4N_0 - 2}{2 + \sigma_k^2}$$

Mit Hilfe dieser von WRIGHT (1940) angegebenen Beziehung kann man also auch für den Fall ungleichmäßiger Beteiligung der N Individuen an der Reproduktion der Population eine generell gültige Näherung für den effektiven Populationsumfang finden.

Anwendung der Pfadkoeffizientennäherung auf das Problem des Inzuchtgrades in Plantagennachkommenschaften

Im folgenden sollen einige, im Zusammenhang mit der Samenplantage interessierende Fragen behandelt werden. Die Pfadkoeffizientenmethode wurde deshalb gewählt, weil sie das wohl am weitesten bekannte Verfahren und darüber hinaus in der Anwendung recht einfach ist. Zuvor soll nochmals die Problemstellung umrissen werden, um Irrtümern vorzubeugen: Durch die Verengung des effektiven Populationsumfangs in zunächst einer Generation auf die N Plantagenklone entstehen verwandtschaftliche Beziehungen unter den Individuen der Nachkommenschaft. Je kleiner N, um so enger werden diese Beziehungen sein und um so ausgeprägter wird auch der Inzuchtgrad (zunehmende „fixation“ oder größere Wahrscheinlichkeit der „identité par descendance“). Im wesentlichen handelt es sich dabei also um die gleichen Probleme, wie sie im Zusammenhang mit der „synthetischen Sorte“ bei fremdbefruchtenden Kulturpflanzen entstehen.

1. Der Inzuchtgrad bei idealer Panmixie

Die beiden grundlegenden Beziehungen zwischen Inzuchtgrad und Klonzahl waren für ausgeschlossene und zugelassene Selbstung bereits angegeben worden, darüber hinaus auch die Wahrscheinlichkeiten für Verwandtschaftspaarungen in der F_1 einer Plantage ohne Selbstung. Bei zugelassener Selbstung treten die folgenden Verwandtenpaarungen in der F_1 auf:

$$\begin{aligned} \text{Stiefgeschwister} & \quad w_{(S)} = \frac{4(N-1)(N-2)}{N^3} \\ \text{Vollgeschwister} & \quad w_{(V)} = \frac{2(N-1)}{N^3} \\ \text{Selbstgs.-Stiefgeschw. } w_{(SS)} & = \frac{4(N-1)}{N^3} \\ \text{Selbstgs.-Vollgeschw. } w_{(VV)} & = \frac{1}{N^3} \end{aligned}$$

Die Häufigkeit der Paarung nichtverwandter Individuen ergibt sich wieder aus der Subtraktion der Verwandtschaftspaarungen von 1. Aus Fig. 2 ist zu ersehen, was unter „Selbstungsvollgeschwistern“ usw. verstanden wird*).

Es mag überflüssig erscheinen, die Häufigkeiten der Verwandtenpaarungen verschiedenen Typs überhaupt aufzuführen, indessen geben sie dem Züchter eine Vorstellung davon, mit welchen Proportionen er „ingezüchtete“ Individuen in F_2 zu erwarten hat. Aus diesem Grunde wurden sie in Fig. 3 und 4 nochmals in Abhängigkeit von der Klonzahl aufgetragen.

2. Fortgesetzt eingeschränkter Populationsumfang bei idealer Panmixie

Die beiden Gleichungen

$$P_n = \left(1 - \frac{1}{2N}\right)^n P_0$$

$$P_n = \left(1 - \frac{1}{2N}\right)^n P_1$$

für fehlende bzw. zugelassene Selbstung bilden den Ausgangspunkt für die Untersuchung dieses Falles, wobei nun

*) An sich ist es natürlich überflüssig und möglicherweise sogar verwirrend, Wortzusammensetzungen dieser Art einzuführen. Aber aus Gründen der Anschaulichkeit mag es doch vertretbar sein. Wenn statt des in der Literatur verwendeten und eindeutigen Terminus „Halbgeschwister“ hier der etwas vage „Stiefgeschwister“ verwendet wurde, so deshalb, weil die Bezeichnung „Selbstungshalbgeschwister“ einen Widerspruch zu enthalten scheint.

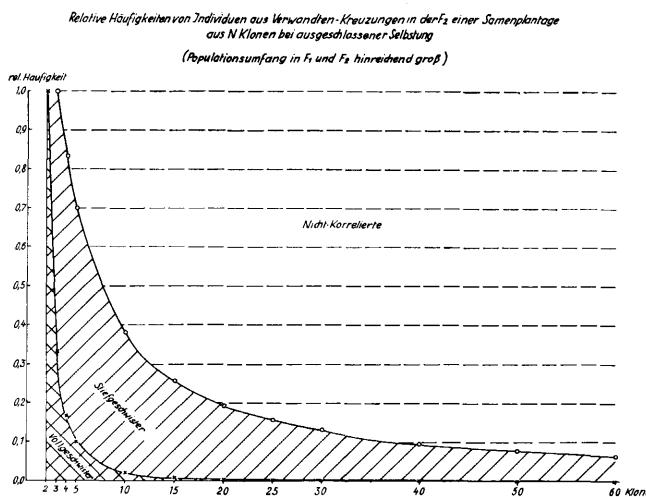


Fig. 3. — Relative Häufigkeiten von Nachkommen aus Verwandten-Kreuzungen in der F_2 einer Samenplantage bei ausgeschlossener Selbstzung.

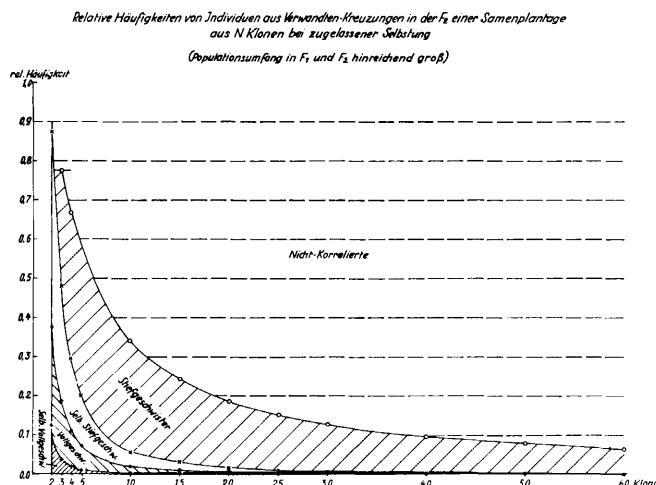


Fig. 4. — Relative Häufigkeiten von Nachkommen aus Verwandten-Kreuzungen in der F_2 einer Samenplantage aus N Klonen bei zugelassener Selbstzung.

zusätzlich die Annahme zu treffen ist, daß die Auswahl der Klone für die jeweils nächste Generation zufällig unter sämtlichen Klonnachkommenschaften durchgeführt wird. Falls einzelne Nachkommenschaften bei der Selektion bevorzugt oder benachteiligt werden, ist natürlich mit höheren Inzuchtgraden zu rechnen. Das dabei entstehende Problem kann jedoch nicht ohne zusätzliche Annahmen gelöst werden, die außerhalb des Rahmens dieser Arbeit liegen.

Fig. 5 zeigt die zunehmende „fixation“ (Abnahme des Heterozygotanteils, beginnend bei 50%) für verschiedene, konstantbleibende N. Der Fig. liegt das Modell ohne Selbstzung zugrunde.

3. Der Einfluß unterschiedlicher Selektionswerte einzelner Klone

Es kann sich hier nur darum handeln, den Einfluß unterschiedlicher Selektionswerte auf den mittleren Inzuchtkoeffizienten in ganz allgemeiner Art zu schätzen. Dabei kann man auf eine Unterscheidung der Ursachen, aus denen die unterschiedlichen Selektionswerte resultieren, verzichten, es mag sich um unterschiedliche Fertilität der

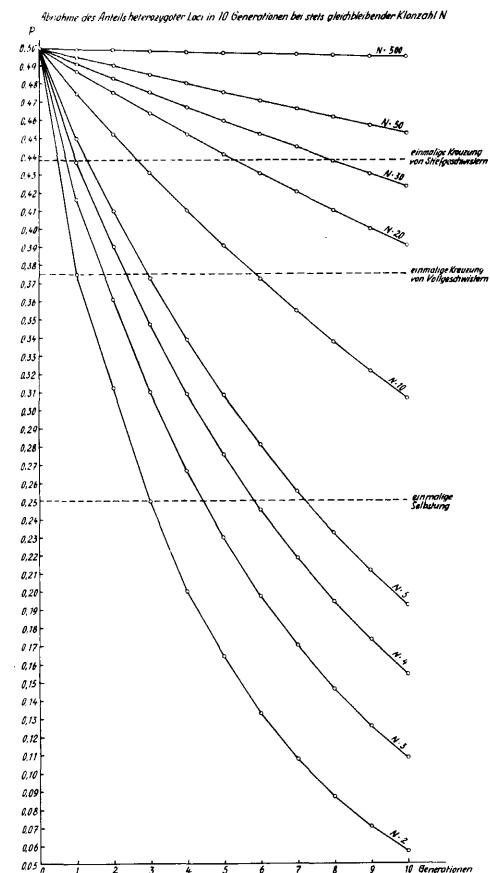


Fig. 5. — Abnahme des Anteils heterozygoter Loci in 10 Generationen bei gleichbleibender Klonzahl N.

Klone, unterschiedliche Überlebenswahrscheinlichkeiten der Nachkommen u. a. handeln. Entsprechend der beschränkten Zielsetzung ist das unterstellte Modell extrem vereinfacht und sieht lediglich eine Unterscheidung von der Selektion betroffener bzw. nicht betroffener Klone vor. Hinsichtlich der exakten Behandlung des Problems, insbesondere auch der Weiterführung der Untersuchungen über die F_2 hinaus, muß auf die reichhaltige Literatur zu diesem Thema verwiesen werden. Der von uns unterlegte Selektionswert hat eine inhaltlich zwar ähnliche, prinzipiell aber andere Bedeutung als der für einzelne Gene zu berechnende Selektionswert der Populationsgenetik. Er gibt bei uns lediglich an, daß die Nachkommenschaft (F_1) des Klons A um s% weniger zahlreich ist, als die der anderen Klone.

Auf die Angabe der bei dieser Art der Rechnung erhaltenen, etwas umständlichen Gleichungen für die Proportionen der Verwandtenpaarungen soll verzichtet werden. Das Ergebnis für „ausgeschlossene Selbstzung“ gibt Fig. 6. Man ersieht aus dieser Darstellung, daß bei geringeren Differenzen zwischen den Beiträgen der N Klone zur Nachkommenschaft der Plantage nur unwesentliche Steigerungen des mittleren Inzuchtkoeffizienten zu erwarten sind. Erst bei sehr großen Differenzen steigt auch dessen Wert steil gegen den Grenzwert an, der sich jeweils aus der Zahl nichtbetöffener Klone herleiten läßt.

Das gleiche Ergebnis würde man natürlich erhalten, wenn man die eingangs angegebene Gleichung zur Ermittlung des effektiven Populationsumfangs unter Berücksichtigung der Gametenvarianz benutzen würde: Kleinere Unterschiede von Klon zu Klon haben keinen merklichen Einfluß auf den mittleren Inzuchtkoeffizienten.

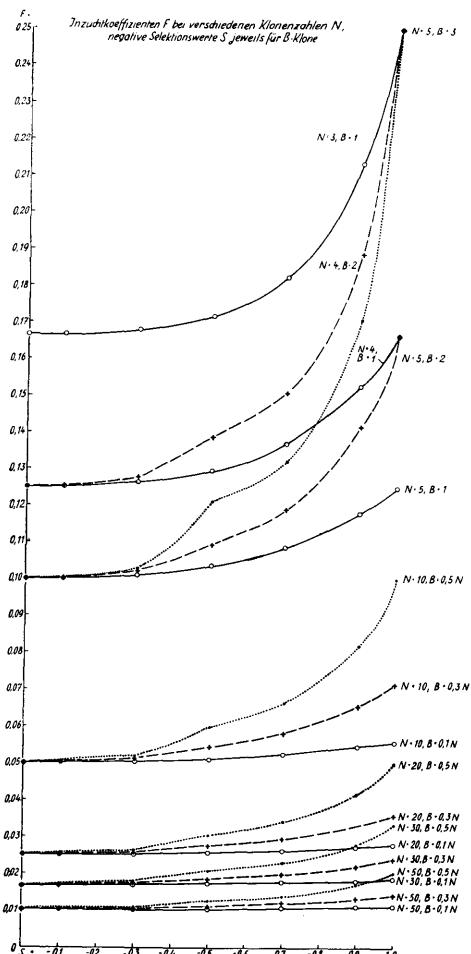


Fig. 6. — Inzuchtkoeffizienten F bei verschiedenen Klonzahlen N, negative Selektionswerte jeweils für B Klone.

4. Der Einfluß von Fremdpolleneinflug in die Plantage

In die Plantage einfliegender Fremdpollen muß eine Auflockerung der mittleren Korrelation zur Folge haben. Nimmt man an, daß der befruchtenden Pollenwolke ein bestimmter Anteil plantagenfremden Pollens gleichmäßig beigemischt ist und bezeichnet ihn mit X (X zwischen 0 und ∞), so erhält man für den Fall ohne Selbstung:

$$w_{(V)} = \frac{1}{\frac{N(N-1)}{2}(1+2X+X^2)}$$

$$w_{(S)} = \frac{2(N-2) + 2X(N-1) + X^2(N-1)/2}{\frac{N(N-1)}{2}(1+2X+X^2)}$$

Die Grenzwerte für $X = 0$ sind natürlich die eingangs angegebenen Proportionen und für $X \rightarrow \infty$, wenn also ausschließlich plantagenfremder Pollen zur Befruchtung gelangt, wird $w_{(V)} = 0$ und $w_{(S)} = 1/N$. Im letzteren Falle wird, da F für Nachkommen aus Stieffgeschwisterpaarung $1/s$, $\bar{F} = \frac{1}{8N}$, ein Wert, auf den noch zurückzukommen sein wird.

Aus Fig. 7 ist ersichtlich, daß schon relativ geringe Fremdpollenanteile genügen, um den mittleren Inzuchtkoeffizienten erheblich zu senken. Gegen den Grenzwert $\bar{F} = \frac{1}{8N}$ läuft dann die Kurve sehr langsam aus. Ihre Tendenz ist also der für den vorhergehenden Absatz gefundenen prinzipiell entgegengesetzt.

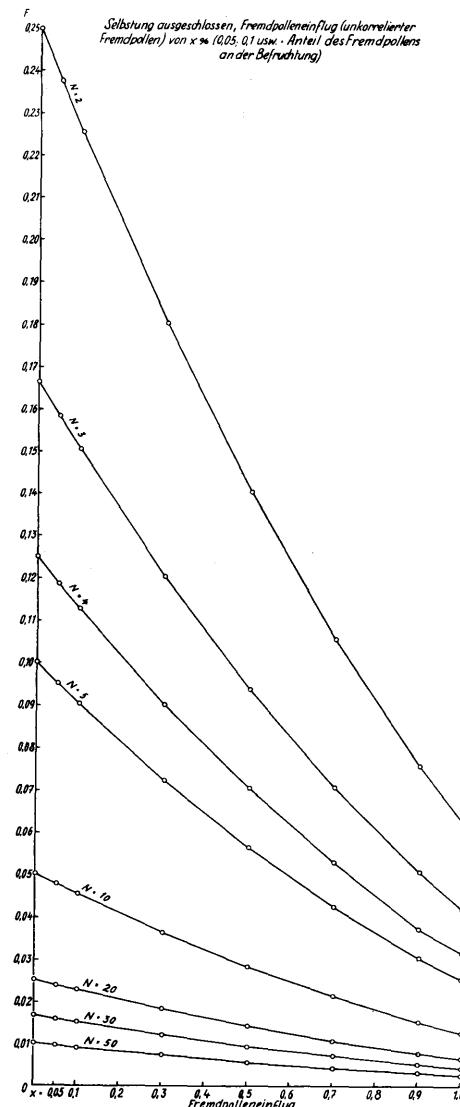


Fig. 7. — Selbstdung ausgeschlossen, Fremdpolleneinflug (unkorrelierter Fremdpollen) von x% (0,05, 0,1 usw. % Anteil des Fremdpollens an der Befruchtung).

5. Der Inzuchtgrad bei Beerntung einer begrenzten Zahl von Samenbäumen in Beständen

Dieser Fall steht nicht in unmittelbarem Zusammenhang mit der Samenplantage. Er ist jedoch gelegentlich in der Literatur erwähnt worden und soll deshalb hier behandelt werden. S. WRIGHT (1921) hat ihn am Beispiel einer Herde aus N_f weiblichen und N_m männlichen Tieren bereits grundsätzlich gelöst und gibt die folgende Näherungsgleichung für \bar{F} an:

$$\bar{F} = \frac{N_m + N_f}{8N_m N_f} \approx \frac{1}{8N_m} + \frac{1}{8N_f}$$

Da in Viehherden die Zahl der männlichen Tiere gemesen an der der weiblichen unverhältnismäßig klein sein mag, kann man dort den zweiten Quotienten vernachlässigen, und es verbleibt

$$\bar{F} = 1/8N_m$$

In unserem Falle ist es gerade umgekehrt, da eine relativ geringe Zahl von Müttern der ausschlaggebende Faktor ist. Da es sich weiter meistens um zwittrige Arten handelt, schreibt man also besser

$$\bar{F} = 1/8N,$$

eine Beziehung, die bereits im vorhergehenden Abschnitt als Grenzwert gefunden wurde. Wir wissen aus der Ableitung dieses Abschnitts auch, daß er in weitem Bereich auch dann gültig ist, wenn die Voraussetzungen nicht ganz erfüllt sind, von denen man exakterweise auszugehen hätte.

Der Inzuchteffekt nach N Samenbäumen in hinreichend großen Beständen ist also nur $\frac{1}{4}$ so groß wie nach einer Samenplantage aus N Klonen und schon bei nur 5 oder 10 Bäumen unerheblich. Fig. 8 gibt einen graphischen Vergleich beider Fälle.

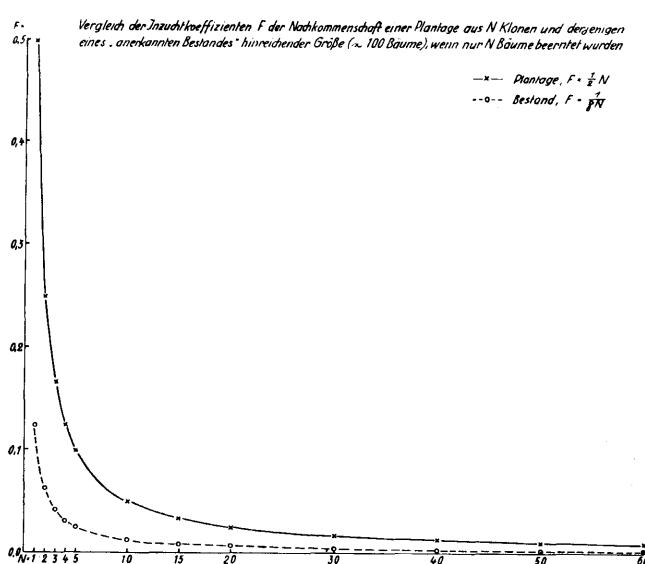


Fig. 8. — Vergleich der Inzuchtkoeffizienten F der Nachkommen einer Plantage aus N Klonen und derjenigen eines „anerkannten Bestandes“ hinreichender Größe (≈ 100 Bäume), wenn N Bäume beerntet wurden.

Schlußfolgerungen

In den vorstehenden Abschnitten wurden die wesentlichsten Unterlagen für die Kalkulation des Inzuchtgrades in Plantagennachkommenschaften gegeben. Die für den Forstpflanzenzüchter in diesem Zusammenhang entstehende Frage ist die, welchen Inzuchtgrad er in Hinblick auf künftige züchterische Maßnahmen oder natürliche wie artifizielle Reproduktion der aus Plantagensaatgut erwachsenen Bestände noch tolerieren zu können glaubt. Mit Rücksicht auf den Selektionserfolg, der in den allermeisten Fällen eine Funktion der Selektionsintensität ist, mag er bestrebt sein, mit wenigen, eben den „besten“ Klonen auszukommen. Andererseits aber weiß man noch so gut wie nichts über das zu erwartende Maß an Inzuchteffekten bei den einzelnen Holzarten in Abhängigkeit auch von kleineren F-Werten. Man wird also gut daran tun, mit gewissen Sicherheitszuschlägen zu rechnen, Sicherheitszuschlägen in Bezug auf die Klonzahl je Plantage.

Es scheint, daß bei angenähert vollständiger Panmixie 20 — 30 Klone, bei stark eingeschränkter Panmixie 30 — 40 und bei geplanter mehrfach zu wiederholender Selektion 40 — 50 Klone je Plantage ausreichende Sicherheit gewährleisten müßten (SCHRÖCK et al. 1954).

Von der Beerntung nur weniger Bäume in Samenbeständen hat man keine merklichen Inzuchteffekte zu erwarten.

A n m e r k u n g : Verf. ist der Deutschen Forschungsgemeinschaft für eine Beihilfe, Herrn Prof. S. WRIGHT für wertvolle Hinweise und Herrn D. SCHWEITZER für die Durchführung der Rechnungen zu Dank verpflichtet.

Zusammenfassung

Mit Hilfe der Literatur entnommener Schätzverfahren wurde der Inzuchtgrad in Nachkommenschaften von Samenplantagen aus N Klonen berechnet. Es wird angenommen, daß bei nahezu idealer Panmixie 20 — 30 Klone, bei stark eingeschränkter Panmixie 30 — 40 und bei in mehreren Generationen zu wiederholender Selektion von jeweils N Klonen 40 — 50 Klone je Plantage ausreichen müßten, um merkliche Inzuchteffekte zu vermeiden.

Summary

Title of the paper: *The rate of inbreeding within the progenies of seed orchards.*

Using methods found in the literature, the rate of inbreeding in progenies of seed orchards of N clones was calculated. It is suggested that in the case of nearly ideal panmixis 20 to 30 clones, in the case of greatly restricted panmixis 30 to 40 clones, and in the case of the continued selection of N clones through several generations 40 to 50 clones will be sufficient for each seed orchard to avoid inbreeding effects.

Résumé

Titre de l'article: *Taux de consanguinité dans les descendances des vergers à graines.*

On a calculé le taux de consanguinité dans les descendances des vergers à graines constitués par N clones, d'après les méthodes fournies par la littérature. On pense que le nombre de clones suffisant dans chaque verger à graines pour éviter la réduction de vigueur due à la consanguinité (inbreeding effects) est le suivant:

- 20 à 30 dans le cas d'une panmixie presque idéale.
- 30 à 40 dans le cas d'une panmixie fortement réduite.
- 40 à 50 dans le cas d'une sélection continue de N clones sur plusieurs générations.

Literatur

- BERNSTEIN, F.: Fortgesetzte Untersuchungen zur Theorie der Blutgruppen. *Ztschr. ind. Abst. und Vererb. Lehre* 56, 233—273 (1930). — CROW, J. F.: Breeding structure of populations: Effective population number. In: *Statistics and mathematics in biology*, Iowa State Coll. Press 1954. — FISHER, R. A.: *The theory of inbreeding*. Oliver and Boyd, London and Edinburgh 1949. — KEMPTHORNE, O.: *An introduction to genetic statistics*. John Wiley, New York 1957. — KIMURA, M.: Random genetic drift in a multi-allelic locus. *Evolution* 9, 419—435 (1955). — LI, C. C.: *Population genetics*. Chicago Univ. Press 1955. — LUDWIG, W., und v. SCHELLING, H.: Der Inzuchtgrad in endlichen panmiktischen Populationen. *Biol. Zentralbl.* 67, 268—275 (1948). — MALÉCOT, G.: *Les mathématiques de l'hérédité*. Masson et Cie., Paris 1948. — MARQUARDT, H.: *Die theoretischen Grundlagen der Samenplantage*. *Forstarchiv* 27, 1—7, 25—30, 77—84 (1956). — SCHRÖCK, O., HOFFMANN, K., und KOORTZ, F. W.: *Forstliche Samenplantagen*. Neumann, Radebeul und Berlin 1954. — STERN, K.: Die Pfadkoeffizientenmethode und ihre Anwendung in der Züchtung. *Ztschr. f. Pflanzenz.* 38, 337—358 (1957). — WRIGHT, S.: Systems of mating. *Genetics* 6, 111—178 (1921). — WRIGHT, S.: Coefficients of inbreeding and relationship. *Amer. Nat.* 56, 330—338 (1922). — WRIGHT, S.: Evolution in mendelian populations. *Genetics* 16, 97—159 (1931). — WRIGHT, S.: The method of path coefficients. *Ann. math. stat.* 5, 161—215 (1934). — WRIGHT, S.: Breeding structure of populations in relation to speciation. *Amer. Nat.* 74, 232—248 (1940).