

# Populationsgenetik als Basis für die Selektion bei Nutzpflanzen<sup>1)</sup>

Von GÜNTER WRICKE<sup>2)</sup>

(Eingegangen im März 1974)

Einem wissenschaftlichen Vortrag zu Ehren von KLAUS STERN böten sich bei dem weitgespannten Arbeitsfeld unseres zu ehrenden Kollegen viele Ansatzpunkte. Einem zentralen Thema haben die stärksten Bestrebungen seiner wissenschaftlichen Tätigkeit gegolten: dem Bemühen, mehr Einsicht in die Struktur der natürlichen Populationen, wie sie durch die Evolution entstanden sind, zu erhalten und damit auch die Kräfte, die im Laufe der Evolution auf sie eingewirkt haben, zu verstehen. Er sah ganz klar, daß ein besseres Verstehen dieser Prozesse unerläßliche Voraussetzung für eine wirkungsvolle Arbeit eines Pflanzenzüchters, und hier besonders des Forstpflanzenzüchters, ist. Deutlich hat er weiter erkannt, wie wichtig für solche Forschung Methoden der theoretischen und experimentellen Populationsgenetik sind, an deren Weiterentwicklung er in den letzten 20 Jahren erfolgreich mitgearbeitet hat.

Den Arbeitsmethoden der Populationsgenetik, vor allem der theoretischen Populationsgenetik, haftet in den Augen vieler etwas Esoterisches an, nicht zuletzt wohl deswegen, weil sie die Gesetzmäßigkeiten, die sie erforscht, häufig mit Hilfe von mathematischen Formeln zu erfassen sucht. Daher sollen hierzu einleitend einige allgemeine Bemerkungen gemacht werden.

Es sei gleich zu Anfang mit Nachdruck betont, daß mathematische Formeln bei populationsgenetischen Untersuchungen nur ein Hilfsmittel sind, um biologische Gesetzmäßigkeiten darzustellen.

Die Populationsgenetik bedient sich dabei häufig, ebenso wie die Forschung auf anderen Gebieten, sogenannter Modelle, die mit Hilfe mathematischer Symbole formuliert werden. Diese sind es, welche oft das Mißtrauen von Biologen herausfordern. Aber hat nicht die allgemeine Genetik im eigentlichen Sinne mit einem Modell, dessen Parameter „nur“ Wahrscheinlichkeiten darstellen, das aber vielfach durch das biologische Experiment bestätigt wurde, begonnen? Ich meine die Vorstellung MENDELS, daß Erbheiten nach ganz bestimmten Regeln von Generation zu Generation weitergegeben werden und zu der Zusammensetzung der Population der nächsten Generation führen. Wir akzeptieren diese Regeln heute als fundamentale Naturgesetze.

Ein für die Populationsgenetik fundamentales Gesetz, das bald nach der Wiederentdeckung der MENDELSCHEN Gesetze aufgestellt und mathematisch formuliert wurde, ist das nach dem Engländer HARDY und dem Deutschen WEINBERG benannte Gesetz. Werden die Häufigkeiten zweier Allele A und a an einem Genort mit p und q bezeichnet, so finden sich in einer fremdbefruchtenden panmiktischen Population die 3 möglichen Genotypen mit den Frequenzen  $p^2 AA : 2 p q Aa : q^2 aa$ . Dieses Gesetz ist experimentell vielfach belegt. Es ist aber heute auch als nicht die ganze Wirklichkeit erfassend erkannt, weil es Selektion, Mutation, Migration, Drift und andere Kräfte gibt, die auf eine Population einwirken. Dennoch ist es als Modell gültig, dessen heuristische Bedeutung nicht unterschätzt werden darf. Es ist außerordentlich fruchtbar für die weitere Forschung

in der Populationsgenetik gewesen, weil es einmal ordnend gewirkt und zum anderen neue Fragen herausgefordert hat. Wir können feststellen, daß solche mathematisch formulierten Modelle über ihre allgemeine ordnende Bedeutung hinaus und ihre Funktion, neue Fragen zu provozieren, in der biologischen Forschung besonders nützlich sind, wenn die Veränderungen von Gen- und Genotypenfrequenzen und deren genetische Gesetzmäßigkeiten in Populationen untersucht werden sollen.

Je weiter die Forschung fortschreitet, um so besser erkennen wir die komplexe Struktur natürlicher Populationen und um so feinere Einsichten in die Zusammenhänge zwischen der genetischen Struktur und den Umweltfaktoren, die auf sie eingewirkt haben, werden sichtbar. Kompliziertere Zusammenhänge erfordern aber auch komplexere Modelle. Sie sind deshalb nicht weniger wirklichkeitsnah, sondern versuchen vielmehr die Wirklichkeit besser zu erfassen. Die Forschung auf diesem Gebiet voranzutreiben, war ein Hauptanliegen von KLAUS STERN, und er hat durch seine Arbeiten dazu beigetragen, die Struktur natürlicher Populationen und die Gesetzmäßigkeiten, unter denen sie entstanden sind, besser zu erkennen. Die Frage nach der optimalen Strategie einer Population unter den gegebenen Umweltverhältnissen in Raum und Zeit war ein zentrales Anliegen seines wissenschaftlichen Bemühens besonders der letzten Jahre. Das kommt deutlich in seinen letzten Publikationen, sowohl den Originalarbeiten als auch den hinterlassenen Buchmanuskripten zum Ausdruck. Mit Nachdruck hat er immer wieder darauf hingewiesen, daß das Erkennen dieser Gesetzmäßigkeiten für einen Forstgenetiker und Forstpflanzenzüchter eine besondere Bedeutung hat.

Gegenüber dem Züchter annueller Arten, mit denen es die landwirtschaftliche und gartenbauliche Züchtung im wesentlichen zu tun hat, ist die Forstpflanzenzüchtung insofern benachteiligt, als die lange Generationsdauer einen in der Zeiteinheit wesentlich geringeren Einfluß auf die Veränderung der vorhandenen Populationen zuläßt. Um so mehr ist es für den Forstpflanzenzüchter erforderlich, alle erreichbaren Quellen der Information über die Struktur natürlicher Populationen auszuschöpfen, um genauer zu verstehen, wie sie entstanden sind, und um die effektivsten züchterischen Maßnahmen zu treffen.

Man könnte vermuten, daß in Populationen, die eine Vielzahl von Generationen unter dem Einfluß der natürlichen Selektion gestanden haben, sich der jeweils beste, im DARWINSCHEN Sinne geeignetste Genotyp bereits angehäuft hat bzw. nur noch ausschließlich vertreten ist. Alle Gene würden nach dieser Auffassung homozygot für das günstigste Allel vorliegen. Das hieße, die Population wäre weitgehend homogen und unter der eben genannten Annahme auch weitgehend homozygot.

Schon die ersten Untersuchungen der erblichen Variabilität in natürlichen Populationen zeigten jedoch eine erhebliche genetische Varianz. Besonders eingehende experimentelle populationsgenetische Untersuchungen wurden an dem Haustier der Genetik, der Taufliege, *Drosophila*, durchgeführt. Vor allem die DOBZHANSKY-Schule in U.S.A. konnte zeigen, daß viele sogenannte Polymorphismen in den natürlichen Populationen dieser Art vorkommen und

<sup>1)</sup> Vortrag anlässlich einer Gedenkfeier der Forstlichen Fakultät der Georg-August-Universität Göttingen zu Ehren von KLAUS STERN.

<sup>2)</sup> Institut für Angewandte Genetik der Technischen Universität Hannover.

daß sie bevorzugt Eigenschaften betreffen, welche für die Anpassung der betreffenden Populationen von Bedeutung sind. Ein solcher genetisch bedingter Polymorphismus ist nichts anderes als das Vorkommen von zwei oder mehr distinkt voneinander unterschiedenen erblich bedingten Formen, wobei der seltenste Typ in einer so großen Häufigkeit vorkommt, daß er nicht nur durch das wiederholte Auftreten von gleichen Mutationen erklärt werden kann. Solche Polymorphismen treten auch in natürlichen Populationen höherer Pflanzen und damit auch in Populationen unserer Baumarten auf.

Als Beispiel sei der von KLAUS STERN in dem als Manuskript vorliegenden Buch: "Genetics of Forest Ecosystems" (STERN, K. und L. ROCHE) erwähnte Polymorphismus der Farbe der Strobili bei Fichten, Kiefern und Lärchen erwähnt, der Forstleuten wohl bekannt ist. Er steht höchstwahrscheinlich in Beziehung zur Sicherstellung des Samenetrags bei unterschiedlicher Witterung zur Blütezeit in den einzelnen Jahren.

Ich möchte aus Zeitgründen hier nicht die verschiedenen Einteilungen der Polymorphismen behandeln und die Frage, wie sie genisch und chromosomal entstehen. Vielmehr möchte ich kurz darauf eingehen, warum sie in der Population aufrechterhalten werden und welche selektiven Kräfte dies bedingen.

KLAUS STERN hat in einer Arbeit: "Nature's diversifying selection and its impact on orchard breeding" 3 Hauptgründe genannt:

- 1) Selektion in einer heterogenen Umwelt, wobei sich diese räumlich als auch zeitlich ändern kann
- 2) Höhere Fitness-Werte der Heterozygoten
- 3) Häufigkeitsabhängige Selektion

Nicht ohne Grund nennt KLAUS STERN als Forstgenetiker die Selektion in einer heterogenen Umwelt an erster Stelle. Besonders für langlebige Arten, wie für die meisten Forstpflanzen, ist es wichtig, variierende ökologische Bedingungen zu überstehen. Eine reich gegliederte oder auch sich zyklisch ändernde Umwelt bietet bestimmten Genotypen sogenannte Nischenvorteile. Oder anders ausgedrückt: Bei verschiedenen Umweltverhältnissen, wie sie unterschiedliche ökologische Nischen bieten, nehmen die in einer „random mating“-Population vorhandenen Genotypen wechselnde Fitness-Werte an. Das kann zu einem balancierten Polymorphismus führen: In der einen Umwelt haben beispielsweise die AA-Genotypen eines Genortes die höchste Fitness, eine andere Nische bietet den aa-Genotypen bessere Lebensbedingungen. Die Folge ist, daß neben den beiden Homozygoten auch die Heterozygote in der Population erhalten bleibt. Bei voller Dominanz und dem Vorhandensein von 2 Allelen — wie im angenommenen Fall — wäre die Population in bezug auf die von A—a abhängige Eigenschaft deutlich dimorph.

Als zweite Ursache zur Aufrechterhaltung eines Polymorphismus wurde der höhere Fitness-Wert des heterozygoten Genotyps genannt. Diese Erscheinung soll hier ausführlicher besprochen werden. Ein sehr instruktives Beispiel kann aus der menschlichen Population gegeben werden. Es ist der bekannte Fall der Sichelzellanämie, eine Form der hämolytischen Blutarmut. Diese Krankheit kommt in Malaria gefährdeten Gebieten vor. Bei den sogenannten Sichelern haben die Erythrozyten unter bestimmten Umweltbedingungen die Form einer Sichel. Diese Eigenschaft ist monogen rezessiv bedingt. Das Sichelzellen bewirkt den Einbau der Aminosäure Valin statt Glutaminsäure in Position 6 der  $\beta$ -Kette des Hämoglobins. Im Zusammenhang mit der hier vorliegenden Fragestellung ist

nun die Tatsache interessant, daß für dieses Gen heterozygote Genotypen einen Selektionsvorteil gegenüber den beiden Homozygoten besitzen, wenn ihre Träger von Malaria befallen werden. Eine Untersuchung der Genfrequenzen der menschlichen Populationen zeigt nun tatsächlich, daß das Sichelzellen gerade dort vorkommt, wo die Malariaerkrankung auftritt. In diesen Gebieten wirkt die natürliche Selektion nicht auf eine Verdrängung des schädlichen Allels aus der Population hin, sondern das im homozygoten Zustand die Anämie verursachende Gen ist im Gegenteil in solchen menschlichen Populationen weit verbreitet. Das liegt an dem höchsten Fitnesswert der Heterozygoten, die nicht nur das „gesunde“ Allel, sondern auch das „kranke“ enthält. Dieses Allel, das im homozygoten Zustand die schwere Anämie hervorruft, ist also notwendig, um den Genotyp mit dem höchsten Fitnesswert in der Population zu erzeugen. Deshalb wird es in der Population erhalten.

Allgemein stellt sich in solchen Fällen heterozygoter Überlegenheit ein Gleichgewicht ein, das nur abhängig ist von der an der Heterozygoten gemessenen selektiven Unterlegenheit der beiden Homozygoten. Haben die drei Genotypen AA, Aa, aa die Fitnesswerte 1-S, 1 und 1-s, so ist die Häufigkeit des „schädlichen“ Allels a im Gleichgewicht der Population gleich  $\frac{S}{S+s}$ . Selbst wenn homozygote Genotypen einen erheblichen selektiven Nachteil besitzen, werden ihre Gene bei höchsten Fitnesswerten der Heterozygoten durch die natürliche Selektion dennoch in der Population erhalten. Das gilt sogar, wenn der eine homozygote Genotyp voll letal ist.

Die Erscheinung der Heterozygotenüberlegenheit hat für die Selektion bei Nutzpflanzen eine erhebliche Bedeutung. Wir können sie als monogene Heterosis bezeichnen. Eine solche monogene Heterosis ist bei Pflanzen und Tieren vielfach gefunden worden.

Seit in biochemischen Untersuchungen festgestellt werden konnte, daß Enzyme in verschiedenen molekularen Formen vorliegen können, welche dieselbe oder sehr ähnliche katalytische Fähigkeiten besitzen, und diese durch verschiedene Allele eines oder mehrerer Genorte gesteuert werden, wird diese Erscheinung auch für populationsgenetische Untersuchungen genutzt. Mit Hilfe der Elektrophorese ist es relativ leicht möglich, solche Enzyme annähernd gleicher Funktion mit etwas unterschiedlicher molekularer Struktur zu identifizieren. Damit kann der Vererbungsgang solcher Isoenzyme, wie sie genannt werden, studiert werden. Es besteht somit die Möglichkeit, auch an höheren Pflanzen die Allelhäufigkeit für die Primärprodukte der Gene, die Enzyme, zu studieren.

Die Arbeitsgruppe um LEWONTIN in den U.S.A. hat umfangreiche Untersuchungen über solche Enzym polymorphismen in *Drosophila*-Arten durchgeführt. Aufgrund dieser Untersuchungen vorgenommene Schätzungen an *Drosophila pseudoobscura* ergaben, daß bis zu 50% aller vorhandenen Loci mit mehr als einem Allel in der Population vertreten sind. Bei Berücksichtigung der Zahl der Allele an den verschiedenen untersuchten Loci sowie deren Frequenzen ergibt sich, daß Einzelindividuen solcher Populationen im Durchschnitt bis zu 15% heterozygote Loci tragen. Diese Werte müssen sicherlich als Minimalwerte angesehen werden, da nicht jede Aminosäuresubstitution zu einer veränderten Wanderungsgeschwindigkeit im elektrischen Feld führt und daher mit Hilfe der elektrophoretischen Verfahren erfaßt werden kann.

Neuere Untersuchungen ergaben auch bei Forstpflanzen das Vorliegen von elektrophoretischen Varianten bei Esterasen, Phosphaten, Katalasen und Leucinaminopeptidasen. Die Bedeutung dieser Forschung für die Klärung populationsgenetischer Probleme kann nicht hoch genug eingeschätzt werden. Eine erste Genanalyse eines Esterasepolymorphismus durch vergleichende Untersuchungen am haploiden Endosperm als auch in diploiden Nadeln der Fichte wurde von BARTELS vorgenommen. An dem von KLAUS STERN geleiteten Institut sind in den letzten Jahren von BERGMANN umfangreiche elektrophoretische Untersuchungen an Esterasen und Leucinaminopeptidasen verschiedener Waldbaumarten durchgeführt worden. Hierbei wurde die genetische Analyse allein an dem bei Gymnospermen vorhandenen haploiden Endosperm vorgenommen. Auch in allen diesen Untersuchungen ergab sich ein hoher Anteil heterozygoter Loci.

Sehr eingehende Untersuchungen von ALLARD und Mitarbeitern in Kalifornien über Polymorphismen an vorwiegend selbstbefruchtenden Arten wie Limabohnen und Gerste, teilweise ebenfalls mit Hilfe von Isoenzymen, ergaben selbst bei diesen Arten unter normalen feldmäßigem Anbau eine so hohe erbliche Variabilität, welche bei der geringen Rate von Fremdbefruchtung (0,5% bis 2%) nur durch die Überlegenheit der Heterozygoten erklärt werden kann.

Die hohe Leistungsfähigkeit hochgradig heterozygoter Individuen ist in Tier- und Pflanzenzüchtung lange bekannt. Der Mais ist das klassische Beispiel für die sogenannte Hybridzüchtung, bei der durch Inzucht erbreine oder fast erbreine Linien hergestellt werden, die in den besten Kombinationen miteinander gekreuzt, „das Saatgut für die Hybrid-sorten ergeben. Wir können somit feststellen, daß heterozygote Individuen nicht nur in natürlichen Populationen eine häufig festgestellte Überlegenheit in ihren Fitnesswerten ergeben, sondern auch in den für den Menschen wertvollen Eigenschaften der Nutzpflanzen überlegen sind. Fitness und pflanzenbaulich wertvolle Eigenschaften sind sicherlich nicht gleichzusetzen, wenngleich nicht selten, z. B. zu den Ertrags-eigenschaften, eine mehr oder weniger enge Beziehung bestehen mag.

Wir waren in unseren Betrachtungen von dem häufig vorhandenen höheren Fitnesswert des heterozygoten Genotyps gegenüber beiden Homozygoten ausgegangen. Die höhere Leistungsfähigkeit hochgradig heterozygoter Genotypen, die wir auch als Heterosis bezeichnen, braucht nun allerdings nicht oder nicht nur auf höhere Leistung des jeweils heterozygoten gegenüber den beiden homozygoten Genotypen zurückzuführen sein. An solchen, den Pflanzenbauer interessierenden Eigenschaften, wie beispielsweise den Ertragsmerkmalen, sind in der Regel eine große Zahl von Genen beteiligt, die einzeln in ihrer Wirkung nicht mehr analysiert werden können, da sie stark umweltabhängig sind und daher phänotypisch eine kontinuierliche Merkmalsverteilung zeigen. Solche Eigenschaften mit kontinuierlicher, quantitativer Merkmalsausprägung werden kurz „quantitative Eigenschaften“ genannt.

Heterosis bei quantitativen Eigenschaften kann auch eintreten, wenn in bezug auf die betreffenden Gene keine Über- oder Superdominanz, sondern nur vollständige oder sogar nur partielle Dominanz vorliegt. Das hängt mit der Tatsache zusammen, daß eng benachbart auf den Chromosomen liegende Gene gemeinsam („gekoppelt“) weitergegeben werden, und solche Chromosomenstücke meistens sowohl leistungsfördernde als auch leistungsmindernde Gene enthalten. Heterosis kann aber auch durch das Zusammenwirken mehrerer Gene verursacht sein. Wir spre-

chen dann bei quantitativen Eigenschaften von epistatischen Effekten.

Nach einem Modell von COCKERHAM, das heute allgemein benutzt und anerkannt wird, ist die gesamte erbliche Varianz für eine quantitative Eigenschaft in 3 Teile aufteilbar:

in die

*additive* Varianz, die  
*Dominanz*-Varianz und die  
*epistatische* Varianz.

Die relative Zusammensetzung der Population in bezug auf diese 3 Hauptkomponenten erblicher Varianz kann wichtige Hinweise auf die zu erwartende Heterosis geben. Ihre Kenntnis ist daher für einen Pflanzenzüchter von großer Wichtigkeit. Mit Hilfe populationsgenetischer Verfahren zur Analyse solcher quantitativer Eigenschaften ist es möglich, Schätzungen dieser Komponenten in Erbversuchen durchzuführen. KLAUS STERN'S Habilitationsschrift: „Plusbäume und Samenplantagen, Grundzüge der Planung einer Auslesezüchtung bei den Hauptholzarten“, die als Broschüre 1960 in Sauerländer's Verlag erschienen ist, war die erste größere Zusammenfassung dieser Methoden in deutscher Sprache, gleichzeitig mit einem Ausblick für die Anwendung dieser Methoden in der Forstpflanzenzüchtung.

Hybridzüchtung wird auch in der Forstpflanzenzüchtung angewandt. Man findet sowohl in Herkunfts- als auch in Art-Kreuzungen Heterosis, die züchterisch genutzt werden kann. Ich möchte als Beispiel die Hybridzüchtung bei der Lärche erwähnen. Sibirische und ostasiatische Formen ergeben gekreuzt mit den europäischen Lärchen einen hohen Heterosiseffekt, der heute wirtschaftlich genutzt wird. LANGNER und STERN haben durch ihre wissenschaftlichen Arbeiten am Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung in Schmalenbeck wertvolle Beiträge zur Ausnutzung dieses Heterosiseffekts in der Züchtung geleistet. Sie waren es auch, die den Kontakt zu Pflanzenzüchtbetrieben gesucht haben, um in Zusammenarbeit mit diesen eine Selektion von Hybriden mit guter Kombinationsfähigkeit durch geeignete Topcrossverfahren vorzunehmen und damit der Forstwirtschaft nutzbar zu machen.

KLAUS STERN hat sich in einer 1964 im „Züchter“ erschienenen größeren Arbeit über Herkunftsversuche in der Forstpflanzenzüchtung ausführlich mit den Möglichkeiten und der Problematik der Hybridzüchtung für die Forstpflanzenzüchtung und damit für die praktische Forstwirtschaft befaßt. Da es sich bei diesen Hybriden um Artkreuzungen, zumindest aber um die Kreuzung entfernter Formen handelt, ist statt der erwarteten Heterosis in manchen Kombinationen auch mit Hybridschwäche zu rechnen. Diese Erscheinung ist in der Populationsgenetik bekannt und auch zu erklären.

Eine verminderte Leistung nach Kreuzung entfernter Herkünfte in der ersten und zweiten Generation ist abhängig von dem Grad der Koadaption in den Herkünften bzw. Arten und damit der Verträglichkeit der in den verschiedenen Herkünften entstandenen Genkomplexe. Um es mit anderen Worten und mehr quantitativ-genetisch auszudrücken: Es ist eine Frage nach dem Ausmaß und der Art der in den Populationen aus Herkunfts-kreuzungen auftretenden epistatischen Varianzen. Dies zeigt einmal mehr, wie wertvoll für den Forstpflanzenzüchter eine Kenntnis der Größe der verschiedenen Varianzen in den zu bearbeitenden Populationen ist; nämlich der additiven, der Dominanzvarianz und der epistatischen Varianz.

Auf die Möglichkeiten, die sich der experimentellen Populationsgenetik und damit auch der Züchtungsforschung durch das Studium der Variation von Isoenzymen eröffnen, wurde bereits aufmerksam gemacht. Solche Untersuchungen werden es uns in den nächsten Jahren erlauben, die während der Evolution wirksam gewordenen Kräfte besser verstehen zu lernen. In diesem Zusammenhang soll darauf hingewiesen werden, daß die Fortschritte in der Molekulargenetik auch dazu angeregt haben, Beziehungen zwischen dem Grad der genetischen Verwandtschaft mehr oder weniger weit entfernter Arten und den Unterschieden in ihrer Proteinzusammensetzung zu erforschen. Dabei erwies sich die Evolutionsrate verschiedener Proteine (besonders sind hier die Untersuchungen am Hämoglobin zu erwähnen) als relativ konstant. Das ist ein Hauptargument der in den letzten Jahren besonders in der theoretischen Populationsgenetik stark diskutierten „Neutralitätshypothese“, die besonders an die Namen KIMURA und CROW geknüpft ist. Nach der neueren Auffassung dieser Autoren hat die Zufallsdrift von Mutanten ohne selektiven Vorteil — Mutanten mit „neutralem“ Effekt — in der Evolution eine wesentlich größere Rolle gespielt, als bis dahin vermutet wurde; in bezug auf die Fitness neutrale bzw. nahezu neutrale Gene seien viel häufiger im Laufe der Evolution fixiert worden, als bisher angenommen worden war. Man wird die Ergebnisse der Forschung in den nächsten Jahren abwarten müssen, um zu sehen, ob sich diese Vermutungen bestätigen. Dieser Gesichtspunkt soll daher nicht weiter vertieft werden.

Was jedoch für die Züchtungsforschung unmittelbar von Bedeutung sein kann, ist die Benutzung der Isoallele als „Gen-Marker“. In der Züchtung annueller Arten fällt ein großes experimentell in den verschiedensten Richtungen bearbeitetes Material an. Besonders in den U.S.A. und hier besonders in der Maiszüchtung, ist von den Züchtungsforschern das bearbeitete Material über mehrere, manchmal bis zu 8 und 10 Zuchtzyklen erhalten worden. Hier ergibt sich die Möglichkeit, mit Hilfe elektrophoretischer Untersuchungen die Verteilung und damit die Veränderung der Isoallele für verschiedene Enzyme in den Populationen über die Selektionszyklen zu untersuchen und zu fragen, ob denn eventuell eine Beziehung besteht zwischen den erwünschten wirtschaftlichen Eigenschaften, auf die über 6—8 Zyklen gezüchtet worden ist, und der Zusammensetzung der Population in bezug auf die Gene verschiedener Enzymsysteme.

Biochemisch orientierten Forschern, welche einen guten Einblick in die verwickelten komplexen biochemischen Zusammenhänge haben, die zwischen den Primärprodukten der Gene, den Enzymen, und dem, was wir beispielsweise bei einer Getreidepflanze als Ertrag messen, bestehen, mögen sehr skeptisch sein, ob auf diesem Wege überhaupt irgendwelche Beziehungen gefunden werden können, die für die Ertragszüchtung nutzbar sind. Man sollte, dieser Einwand ist häufig zu hören, zunächst einmal die biochemischen Prozesse genau kennen, die zu den Ertragssubstanzen bei unseren Kulturpflanzen führen.

Ich meine jedoch, es sei ebenso sinnvoll, zu ergründen, ob in dem Material, das sich als ertragsreich erwiesen hat, ganz bestimmte Enzymmuster realisiert sind — zu ergründen, wie die Wirkung der Selektion auf dem Enzymniveau ist. Die bereits erwähnten Untersuchungen von ALLARD und Mitarbeitern hatten gezeigt, daß unter natürlichen Bedingungen des normalen landwirtschaftlichen Anbaues, ohne daß eine Auslese auf Ertrag betrieben wird, Isoenzympolymorphismen aufrecht erhalten werden. Auch BERG-

MANNs bereits erwähnte Arbeiten ergaben eine klinale Variation an einzelnen Loci. In einer Untersuchung von STUBER und MOLL an einem Maismaterial über 9 Zyklen eines Selektionsprogramms mit Vollgeschwisterfamilien, das einschließlich des unausgelesenen Ausgangsmaterials somit insgesamt mehr als 20 Generationen umfaßt, wurde an überlagertem Restsaatgut die Veränderung von 3 Peroxidasen und einem Phosphatase-Isoenzym untersucht. Die Veränderung der genotypischen Zusammensetzung in bezug auf diese Enzyme konnte nicht allein durch Drift erklärt werden. Bei allen 3 Peroxidasen war nach 7 Zyklen bereits das dominante Allel fixiert, für die beiden Allele der Phosphatase stellte sich ein Gleichgewicht ein. Die Population war auch nach 9 Selektionszyklen für die Phosphatase-Allele noch deutlich polymorph. Ihre Genfrequenzen betragen 0,6 und 0,4.

Die Veränderung der genotypischen Zusammensetzung in bezug auf die untersuchten Isoenzyme auf einen Endzustand hin — entweder die Fixierung eines Allels oder ein stabiler Polymorphismus — ist, wie bereits gesagt, nicht durch Drift, also durch zufällige Veränderungen der Genfrequenzen, zu erklären. Ob die untersuchten Enzyme direkt auf den Ertrag einwirken, kann auf der anderen Seite nicht mit Bestimmtheit gesagt werden. Zur Klärung dieser Frage sind weitere umfangreiche Untersuchungen erforderlich. Auf jeden Fall, so glaube ich, sind die ersten Ergebnisse dieser und anderer Untersuchungen so ermutigend, daß populationsgenetische Forschung mit Hilfe biochemischer Untersuchungsmethoden, die auf die Züchtung ausgerichtet ist, diesen Weg weiter beschreiten sollte. Voraussetzung hierfür ist neben der Möglichkeit, Isoenzyme bedingende Gene durch elektrophoretische Untersuchungen zu erfassen, das Vorliegen eines zuchtmethodisch bearbeiteten Materials, das an Hand von überlagertem Saatgut auf seine genotypische Zusammensetzung nachträglich untersucht werden kann.

Als dritter Hauptgrund für die Aufrechterhaltung der Polymorphismen in natürlichen Populationen war von STERN die häufigkeitsabhängige Selektion genannt worden. STERN erwähnt dabei FRANKELS „relational homeostasis“ als für Waldbäume in diesem Zusammenhang wahrscheinlich wichtigste Komponente. Was ist damit gemeint? In geschlossenen Pflanzenbeständen ist jedes Individuum auch ein Stück Umwelt für seine Nachbarn. Für langlebige Arten, wie es die meisten Forstpflanzen darstellen, ist das besonders verständlich und praktisch von großer Bedeutung. Um diese Zusammenhänge noch einmal zu verdeutlichen, möchte ich kurz ein Experiment an *Drosophila* anführen, das YARBROUGH und KEN-ISHI KOJIMA, der ebenfalls wie KLAUS STERN völlig unerwartet durch einen tragischen Unfall aus seiner fruchtbaren wissenschaftlichen Arbeit gerissen wurde, durchgeführt haben. Diese Autoren untersuchten die Häufigkeit der beiden Allele des Esterase-6-Locus an unterschiedlich zusammengesetzten Populationen von *Drosophila melanogaster*. Ganz gleich, wie die Ausgangshäufigkeit der beiden Allele war, es stellte sich immer ein Gleichgewicht mit denselben Häufigkeiten ein. Man könnte daraus schließen, es handle sich um einen typischen Fall von Heterozygoten-Überlegenheit. YARBROUGH und KOJIMA stellten jedoch fest, daß in diesem Gleichgewicht alle 3 Genotypen gleich viel Nachkommen produzierten, also den gleichen Fitnesswert besitzen. Das ist nicht so, wenn die Population in ihrer Zusammensetzung von ihrem Gleichgewicht entfernt ist. Offenbar handelt es sich in diesem Fall um eine häufigkeitsabhängige Selektion. Es besteht eine Art Konkurrenzverhalten zwischen den Genotypen

dergestalt, daß immer dann, wenn die Zusammensetzung der Population nicht in dem erwähnten Gleichgewicht ist, bestimmte Genotypen einen Konkurrenzvorteil haben, was schließlich wieder zu der Annäherung an das Gleichgewicht führt. Ein solcher Mechanismus ist somit in der Lage, ebenfalls einen Polymorphismus in der Population aufrecht zu erhalten. Seine Bedeutung für die Aufrechterhaltung von Polymorphismen in natürlichen Populationen ist wahrscheinlich heute nicht immer voll erkannt und gewürdigt.

So wie dieser Mechanismus den Forstgenetiker STERN in seinen Überlegungen zur genetischen Struktur natürlicher Populationen beschäftigt hat, so stand für den Forstpflanzenzüchter und für den Forstwirt STERN dasselbe Phänomen als Konkurrenz-Verhalten verschiedener Genotypen in züchterisch zu bearbeitenden Populationen im letzten Jahrzehnt mit im Vordergrund seiner wissenschaftlichen Arbeit. Er hatte erkannt, daß quantitativ-genetische Untersuchungen, die zu relevanten züchterischen Aussagen führen sollen, eine Berücksichtigung des Konkurrenzverhaltens, wie es bei den meisten Forstpflanzen zu erwarten ist, einschließen muß. Nur dann kann die Populationsgenetik gültige Verfahren für die Selektion an solchen Arten erarbeiten und ihre Aufgabe als *Basis für die Selektion bei Nutzpflanzen* erfüllen.

In den letzten Jahren sind diese Arbeiten an der langjährigen Wirkungsstätte STERNs, an dem Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung in Schmalenbeck, durch theoretische Untersuchungen von HÜHN fortgesetzt und ergänzt worden. HÜHNs Arbeiten fußen auf dem Ansatz von SAKAI und STERN. Seine Modelle sind inzwischen soweit entwickelt worden, daß experimentelle Untersuchungen auf breiter Basis durchgeführt werden können, um sie auf ihre Anwendbarkeit für die Selektion zu überprüfen.

Mit diesem weiteren Ausblick auf ein Gebiet, das künftige forstgenetische und forstpflanzenzüchterische Arbeit erfordert und das entscheidende Anregungen von KLAUS STERN empfangen hat, lassen Sie mich schließen.

KLAUS STERN hat sich mit seiner wissenschaftlichen Arbeit in die Geschichte der Genetik eingeschrieben.

### Literatur

ALLARD, R. W., A. L. KAHLER, and B. S. WEIR: The effect of selection on esterase allozymes in a barley population. *Genetics* 72, 489—503 (1972). — ALLARD, R. W., and S. K. JAIN: Population studies in predominantly self-pollinated species. II. Analysis of quantitative genetic-changes in a bulk-hybrid population of Barley. *Evolution* 16, 90—101 (1962). — BARTELS, H.: Genetic control of multiple esterase from needles and macrogametophytes of *Picea abies*. *Planta (Berl.)* 99, 283—289 (1971). — BERGMANN, F.: Genetische Untersuchungen bei *Picea abies* mit Hilfe der Isoenzym-Identifizierung. I. Möglichkeiten für genetische Zertifizierung von Forstsaatgut. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* 142, 278—280 (1971). — BERGMANN, F.: Genetische Untersuchungen bei *Picea abies* mit Hilfe der Isoenzym-Identifizierung. II. Genetische Kontrolle von Esterase- und Leucin-

aminopeptidase-Isoenzymen im haploiden Endosperm ruhender Samen. *Theor. Appl. Genetics* 43, 222—225 (1973). — BERGMANN, F.: Genetische Untersuchungen bei *Picea abies* mit Hilfe der Isoenzym-Identifizierung. III. Geographische Variation an 2 Esterase- und 2 Leucin-aminopeptidase-Loci in der schwedischen Fichtenpopulation. *Silvae Genetica* 22, 53—92 (1973). — COCKERHAM, C. C.: An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariances among relatives when epistasis is present. *Genetics* 39, 859—882 (1954). — CROW, J. F.: Molecular genetics and population genetics. *Proc. XI. Intern. Congr. Genetics* 3, 105—113 (1969). — CROW, J. F.: Darwinian and Non-Darwinian evolution. *Proc. of the Sixth Berkeley Symp. on Mathematical Statistics and Probability*, Vol. V., 1—22 (1971). — FRANKEL, O. H.: Variation and domestication. *Austr. J. Sci.* 22, 127—132 (1959). — HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen. Teile: I, II, III, IV u. V. *Silvae Genetica* 18, 186—192 (1969), *Silvae Genetica* 19, 22—31, 77—89, 151—164 (1970) und *Silvae Genetica* 20, 218—220 (1971). — KIMURA, M.: Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* 217, 624—626 (1968). — KIMURA, M.: The rate of molecular evolution considered from the standpoint of population genetics. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 63, 1181—1188 (1969). — LEWONTIN, R. C., and J. L. HUBBY: A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 54 II, 595—609 (1966). — SAKAI, K.-I.: Competition in plants and its relation to selection. *Cold Spring Harbor Symp. Qu. Biol.* 20, 137—157 (1955). — STERN, K.: Plusbäume und Samenplantagen; Grundzüge der Planung einer Auslesezüchtung bei den Hauptholzarten. Verlag Sauerländer, Frankfurt/M., 132 S. (1960). — STERN, K.: Herkunftsversuche für die Forstpflanzenzüchtung — erläutert am Beispiel zweier Herkunftsversuche mit Birken. *Der Züchter* 34, 181—219 (1964). — STERN, K.: Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen. I. Ein Modell für Konkurrenz zwischen Genotypen. *Silvae Genetica* 14, 73—104 (1965). — STERN, K.: Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen. II. Phänotypische Korrelationen zwischen Bäumen in gleichaltrigen Kiefern- und Fichtenbeständen und den sie umgebenden Gruppen von Konkurrenten. *Silvae Genetica* 15, 6—11 (1966). — STERN, K.: Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen. IV. Phänotypische Korrelationen zwischen Wachstumsleistungen in verschiedenen Altersstufen. *Theor. Appl. Genetics* 38, 66—73 (1968). — STERN, K.: Die Bedeutung von Polymorphismen für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung. *Allg. Forst- u. Jagdzeitung* 139, 199—204 (1968). — STERN, K.: Über die Ergebnisse einiger Versuche zur räumlichen und zeitlichen Verteilung des Pollens einzelner Kiefern. *Z. Pflanzenzüchtung* 67, 313—326 (1972). — STERN, K., and H. R. GREGORIUS: Schätzungen der effektiven Populationsgröße bei *Pinus silvestris*. *Theor. Appl. Genetics* 42, 107—110 (1972). — STERN, K.: Breeding Population and Productive Population in Forest Tree Breeding. *IUFRO Genetics-Sabao Joint Symposia*, Tokyo (1972). — STERN, K.: Nature's diversifying selection and its impacts on orchard breeding. *Forest Tree Improvement*, No. 4, 41—51, Akademisk Forlag, Kopenhagen (1972). — STERN, K.: Über eine Methode der Schätzung der Pollenimmigration in Beständen und Samenplantagen von Nadelbäumen. *Forstpflanzen — Forstsaaten* 12, 77—79 (1972). — STERN, K., and L. ROCHE: *Genetics of forest ecosystems*. Springer Verlag, Berlin — Heidelberg — New York, 1974. — STERN, K., and P. M. A. TIGERSTEDT: *Ökologische Genetik*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 1974 (im Druck). — STUBER, C. W., and R. H. MOLL: Frequency changes of isozyme alleles in a selection experiment for grain yield in maize (*Zea mays* L.). *Crop Science* 12, 337—340 (1972). — WEIR, B. S., R. W. ALLARD, and A. L. KAHLER: Analysis of complex allozyme polymorphism in a barley population. *Genetics* 72, 505—523 (1972). — YARBROUGH, K., and KOJIMA, K. I.: The mode of selection at the polymorphic esterase 6 locus in cage populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 57, 667—686 (1967).