

Genetischer Abstand zwischen Populationen

II. Die Bestimmung des genetischen Abstands zwischen europäischen Fichtenpopulationen (*Picea abies*) auf der Basis von Isoenzym-Genhäufigkeiten*)

Von FRITZ BERGMANN

Lehrstuhl für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Universität Göttingen, 34 Göttingen-Weende, Büsgenweg 2

(Eingegangen im Januar 1974)

Einführung

Die Evolution einer Art kann, vereinfacht dargestellt, als Aufspaltung einer „Urpopsulation“ in viele in die verschiedensten Richtungen auseinanderweichende und sich weiter aufgliedernde Folgepopulationen aufgefaßt werden, wobei Stärke und Richtung dieser Prozesse durch das Wechselspiel von genetischem System und Umwelteffekten bestimmt werden. Je nach dem Vorherrschen bestimmter Evolutionsfaktoren wird die genetische Differenzierung mehr oder weniger stark ausgeprägt sein, d. h. die Populationen sich mehr oder weniger stark voneinander entfernt haben. Intensive Selektion bei betonter Umweltethrogenität wird zusammen mit Isolation und genetischer Drift eine starke Divergenz zur Folge haben, während gleichförmige Umwelt, geringes Potential an genetischer Variabilität und vor allem stetiger Genaustausch eine gewisse Homogenität unter den Populationen bewahren können.

Tiefere Einblicke in diese an sich langwährenden Evolutionsprozesse erfordern jedoch genauere Kenntnisse von dem genetischen Differenzierungs-Muster einer Art, d. h. es ist notwendig, primär die genetische Ähnlichkeit oder Verschiedenheit zwischen den einzelnen Populationen zu bestimmen. Da jede natürliche Population durch ihre genetische Struktur bzw. genetische Zusammensetzung charakterisiert ist, basieren die genetischen Unterschiede zwischen Populationen allein auf Variationen ihrer Genotyp- bzw. Genhäufigkeiten. Es stellt sich also jetzt die Aufgabe, diese Variationen festzustellen und durch geeignete Meßgrößen zu klassifizieren. Vergleicht man nun zwei Populationen auf der Basis ihrer genetischen Zusammensetzungen (Kompositionen), so sind die vorhandenen Unterschiede in den Allelhäufigkeiten an einem oder sehr wenigen Genloci noch relativ leicht überschaubar und das Ausmaß ihrer Ähnlichkeit bzw. Verschiedenheit kann sofort festgestellt werden. Bei zunehmender Einbeziehung weiterer Genloci wird jedoch eine Abschätzung der allgemeinen Divergenz zwischen zwei Populationen immer schwieriger, so daß es zweckmäßig erscheint, alle nachweisbaren Differenzen in den Allelhäufigkeiten in einem einzigen Wert zusammenzufassen. Eine derartige Quantifizierung der genetischen Divergenz zwischen Populationen ist durch die Anwendung der genetischen Abstands-Maße möglich, deren Definition und Eigenschaften im vorhergehenden Teil I ausführlich beschrieben wurden (GREGORIUS 1974).

Im Rahmen unserer Untersuchungen über das genetische Variationsmuster der Fichte (*Picea abies*) in Europa wurde mit Hilfe eines dieser Maße der genetische Abstand zwischen verschiedenen nord- und mitteleuropäischen Herkünften bestimmt, wobei genetische Zusammensetzungen

in Bezug auf eine Reihe von Isoenzym-Genloci zugrunde lagen. Es sollte dabei festgestellt werden, inwieweit diese bislang fast ausschließlich an Hand von quantitativen morphologischen, anatomischen und physiologischen Merkmalen mit meist wirtschaftlicher Relevanz abgegrenzten Wuchsgebiete sich auch auf der Basis von Genhäufigkeits-Differenzierungen unterscheiden lassen und welcher Grad an genetischer Ähnlichkeit bzw. Verschiedenheit sie dann miteinander verbindet. Wenn auch mit diesen Daten aus einem kleinen Ausschnitt des Fichten-Genoms keine direkten phylogenetischen Erkenntnisse gewonnen werden können, so dürften sich doch Regionen mit größerer Übereinstimmung in der genetischen Konstitution dieser Isoenzym-Loci abzeichnen, was evtl. als erster Hinweis auf eine enge Beziehung zwischen den Genpools gedeutet werden kann.

In der hier vorliegenden Arbeit werden die genetischen Zusammensetzungen über 4 Isoenzym-Loci und die daraus resultierenden Abstands-Werte für 9 gezielt ausgewählte Fichtenherküfte dargestellt, von denen 4 aus dem skandinavischen und 5 aus dem deutschen Verbreitungsgebiet stammen. Die teils enge Nachbarschaft, teils aber auch große geographische Distanz zwischen diesen Populationen sollte dazu beitragen, den Grad der Divergenz in Abhängigkeit von der geographischen Entfernung aufzuzeigen. Die genetischen Abstände beziehen sich dabei auf Allelhäufigkeiten, die für je zwei Esterase (EST)- und Leucinaminopeptidase (LAP)-Loci bestimmt wurden, deren Isoenzym-Polymorphismen weitgehend geklärt sind (BERGMANN 1973 a, 1973 b) und die schon mehrfach eine geographisch bedingte Variation erkennen ließen (BERGMANN 1973 b, 1973 c).

Material und Methodik

Die geographische Lage der 9 skandinavischen und deutschen Herküfte ist in der folgenden Tabelle angegeben, die Herkunft Westerhof ist durch zwei Populationen vertreten, für die jedoch keine nochmals differenzierten Angaben gemacht wurden. Die beiden Bestände liegen etwa 8 km auseinander.

Herkunft	Gebiet	Geographische Daten		
		Br. °	L. °	Höhe
Kåbdal	Nordschweden	66° 11'	20° 03'	410 m
Sörliden	Nordschweden	65° 49'	19° 14'	450 m
Suomussalmi	Mittelfinnland	64° 50'	29° 35'	220 m
Juva	Südfinnland	61° 55'	27° 58'	100 m
Westerhof I	Harzvorland	51° 45'	10° 08'	200 m
Westerhof II				
Hanselehof	Schwarzwald	47° 52'	8° 18'	1250 m
Eschenmoos	Schwarzwald	47° 49'	8° 07'	1150 m
Zwiesel-Ost	Bayrischer Wald	49° 03'	13° 15'	900 m

Da die Isoenzym-Analysen aus bereits ausführlich dargelegten Gründen (BERGMANN 1971, 1973 a) am trockenen Endosperm ruhender Samen durchgeführt wurden, be-

*) Zum Andenken an Herrn Professor Dr. KLAUS STERN, dem ehemaligen Inhaber des Lehrstuhls f. Forstgenetik u. Forstpflanzenzüchtung d. Universität Göttingen.

stand das Untersuchungs-Material aus Samenproben, die teils von Kollegen freundlicherweise zur Verfügung gestellt wurden, teils aus eigenen Beerntungen stammten. Jede Fichtenherkunft wurde so durch eine Samenprobe von etwa 3000 Samen repräsentiert, die von vielen Bäumen (mehr als 50) geerntet sein sollen. Von jeder Herkunft wurden 200 Samen pro Enzym-System analysiert, da in Testversuchen festgestellt werden konnte, daß diese Stichprobe ausreicht, um repräsentative Werte der Allelhäufigkeiten für die jeweilige Population zu liefern. Der genetische Abstand zwischen Stichproben ist eine stetige Funktion ihrer Größe, daher wird bei großer Annäherung der Stichproben-Zusammensetzungen an die „wahren“ genetischen Zusammensetzungen auch der Abstand zwischen den Stichproben sich dem „wahren“ Abstand nähern. Die hier verwendeten Stichproben sind somit für eine befriedigende Schätzung des „wahren“ genetischen Abstands geeignet. Weitere Ausführungen hierzu sind im Teil I (GREGORIUS 1974) gegeben.

Die Einzelheiten zur Endosperm-Aufbereitung und Extraktion, zur gelelektrophoretischen Trennung und Identifizierung der EST- und LAP-Isoenzyme, sowie zur Allelhäufigkeits-Bestimmung sind an anderer Stelle ausführlich dargestellt (BERGMANN 1971, 1973 a, 1973 b).

Ergebnisse und Diskussion

A. Geographische Variation an den EST- und LAP-Loci

Entsprechend den Ergebnissen früherer Untersuchungen mit skandinavischen Herkünften (BERGMANN 1973 b, 1973 c), aus denen einige Daten für diese Abstands-Berechnung verwendet wurden, zeigen sich alle 4 Isoenzym-Loci auch in den hier analysierten Populationen polymorph, d. h. sie besitzen zumindest in einem Fall mehr als ein Allel. Eine Zusammenstellung der Allelhäufigkeiten an den je zwei EST-Loci (EST A, EST B) und LAP-Loci (LAP A, LAP B) wird in Tab. 1 gegeben. Abgesehen von dem Locus EST A, an dem in 4 Populationen jeweils ein Allel (EST A₂) fixiert erscheint, zeichnen sich die übrigen Isoenzym-Loci durch eine sich über alle 9 Herkünfte erstreckende beträchtliche Variabilität aus, die im Auftreten von 3 und mehr Allelen zum Ausdruck kommt.

Am EST A-Locus dominiert klar das Allel A₂, in einigen Fällen erscheint A₁, jedoch niemals mit einer größeren Häufigkeit als 0.24. Das Allel B₁ besitzt die größte Häufig-

keit am EST B-Locus, allerdings ist die Häufigkeits-Differenz zwischen den Allelen B₁ und B₂ in den skandinavischen Herkünften wesentlich größer als in den deutschen Fichtenherkünften. Eine ähnliche Verschiebung zwischen diesen beiden größeren Verbreitungsgebieten ist bei dem LAP A-Locus zu beobachten, an dem das Häufigkeitsverhältnis LAP A₁/A₂ in den nordischen Herkünften deutlich größer als 1 ist, während es in den deutschen Herkünften kleiner als 1 wird (Tab. 1). Ebenso kommt das Allel LAP A₃ in Skandinavien häufiger vor als in Deutschland. Das sog. Nullallel LAP A₄ (BERGMANN 1973 b) erscheint in fast allen Populationen, aber nur in sehr geringer Häufigkeit. Am Locus LAP B dominiert in den meisten Herkünften das Allel B₁, nur in den beiden nordschwedischen Populationen sind die Allele LAP B₁ und B₂ fast gleich häufig vorhanden. Eine weitere augenfällige Differenzierung zwischen der skandinavischen und deutschen Region kennzeichnet das Vorkommen der Allele LAP B₃ und B₄, von denen B₃ in allen skandinavischen, aber nur in einer deutschen Herkunft vertreten ist, B₄ demgegenüber jedoch nur in den deutschen Herkünften vorhanden zu sein scheint (Tab. 1). In den bisherigen Populations-Analysen konnte dieses Allel jedenfalls in keiner nordeuropäischen Herkunft nachgewiesen werden (BERGMANN 1973 b, 1973 c).

In einer ersten Zusammenfassung dieser Daten ist herzuheben, daß bereits die Genhäufigkeits-Verteilungen eine stärkere Differenzierung zwischen dem skandinavischen und deutschen Verbreitungsgebiet als innerhalb beider Gebiete zu erkennen geben; d. h. die 4 nordischen, wie auch die 5 deutschen Herkünfte weisen jeweils untereinander eine größere genetische Affinität auf, als sie zwischen Populationen beider Bereiche existiert. Im besonderen Maße gilt dies für Populationen, deren Wuchsgebiete benachbart sind oder die gar aus ein und demselben Wuchsgebiet stammen, wie die beiden Westerhof-Populationen (Tab. 1). Im folgenden soll nun gezeigt werden, wie mit Hilfe des genetischen Abstands eine Klassifizierung der genetischen Unterschiede zwischen Populationen ermöglicht wird.

B. Bestimmung des genetischen Abstands zwischen allen Populationen

Vor Anwendung eines der in der einschlägigen Literatur empfohlenen Abstands-Maße (siehe dazu Teil I v. GREGORIUS 1974) sollte geprüft werden, welche Forderungen

Tab. 1. — Verteilung der Allelhäufigkeiten an 4 Isoenzym-Loci in 9 Fichtenherkünften.

Fichten-Population	ISOENZYM - LOCI												
	EST A		EST B			LAP A				LAP B			
	A ₁	A ₂	B ₁	B ₂	B ₃	A ₁	A ₂	A ₃	A ₄	B ₁	B ₂	B ₃	B ₄
Kåbdal	0.24	0.76	0.69	0.29	0.02	0.45	0.39	0.13	0.03	0.43	0.49	0.08	-
Sörliden	0.16	0.84	0.65	0.33	0.02	0.48	0.32	0.14	0.06	0.45	0.48	0.07	-
Suomussalmi	-	1.00	0.75	0.25	-	0.50	0.27	0.15	0.08	0.63	0.33	0.04	-
Juva	-	1.00	0.74	0.26	-	0.53	0.35	0.09	0.03	0.59	0.35	0.06	-
Westerhof I	0.06	0.94	0.53	0.40	0.07	0.47	0.53	-	-	0.69	0.25	-	0.06
Westerhof II	0.08	0.92	0.53	0.43	0.04	0.44	0.56	-	-	0.68	0.21	-	0.11
Hanselehof	-	1.00	0.52	0.42	0.06	0.33	0.57	0.03	0.07	0.63	0.23	-	0.14
Eschenmoos	-	1.00	0.61	0.39	-	0.34	0.60	0.03	0.03	0.51	0.29	-	0.20
Zwiesel-Ost	0.13	0.87	0.56	0.44	-	0.41	0.57	-	0.02	0.65	0.26	0.06	0.03

man an dieses Maß stellt. Für unsere Untersuchungen erscheint es sinnvoll, primär nur die Differenzen der Allelhäufigkeiten zwischen 2 Populationen durch einen einzigen Wert auszudrücken, da die Gesamtheit dieser Differenzen die direkteste, wenn auch nicht geometrisch anschaulichste Beschreibung (siehe GREGORIUS 1974) einer Divergenz zwischen genetischen Zusammensetzungen darstellt. Haben zwei Populationen an einem Genlocus keine Allele gemeinsam, sollten sie den relativ größten genetischen Abstand aufweisen, besitzen sie entsprechende Allelhäufigkeiten, muß der Abstand gleich 0 sein. Die zwischen diesen Extremfällen liegenden Abstands-Werte können nun dadurch bestimmt werden, daß man die absoluten Differenzen zwischen den Allelhäufigkeiten über alle Allele summiert und diese Summe auf 1 normiert. Das auf dieser relativ einfachen Überlegung basierende Maß

$$d_0 = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n |X_i - Y_i|$$

(X_i und Y_i bezeichnen hier die Häufigkeit des i-ten Allels in den Populationen X und Y) besitzt einmal den großen Vorteil einer absoluten Linearität über die ganze Skala der Allelhäufigkeits-Verteilungen, zum anderen werden auch bei relativ vielen Allelen, wie sie z. B. für manche Isoenzym-Loci üblich sind, die selteneren Alleltypen im Gegensatz zu einigen anderen Abstands-Maßen nicht unterbewertet. Weitere Ausführungen hierzu, sowie die mathematischen Grundlagen werden in Teil I dieser Reihe gegeben (GREGORIUS 1974).

In Tab. 2 sind die auf den Allelhäufigkeiten der EST-Loci basierenden genetischen Abstands-Werte zwischen jeweils 2 der 9 Populationen aufgeführt. Beim Vergleich der Werte für EST A und EST B kann ein generelles Größenverhältnis nicht festgestellt werden: bei einigen Populationspaaren ergeben sich für den EST A-Locus, bei anderen für den EST B-Locus deutlich größere Abstands-Werte. Da am EST A-Locus verschiedentlich ein und dasselbe Allel fixiert ist, erscheint in einigen Fällen auch der Abstand 0. Die Messung des genetischen Abstands bezüglich mehrerer Genloci kann durch Summierung der spezifisch gewichteten Einzelabstände (Abstände für einzelne Loci) erfolgen. Dieser Gesamtabstand

$$d_0 = \sum_{j=1}^m a_j \cdot \frac{1}{2} \sum_{i=1}^{n_j} |X_{ij} - Y_{ij}|$$

Tab. 2. — Genetischer Abstand für die EST-Loci. In der oberen Reihe sind die Werte für EST A, in der mittleren für EST B und in der unteren für beide EST-Loci angegeben.

	Kåbdalis	Sörilden	Suomuss.	Juva	Wes.I	Wes.II	Hanseloh.	Eschenm.
Sörilden	0.08							
	0.04							
	0.06							
Suomuss.		0.24	0.16					
		0.06	0.10					
		0.15	0.13					
Juva		0.24	0.16	0.0				
		0.05	0.09	0.01				
		0.15	0.13	0.005				
Wes. I		0.18	0.10	0.06	0.06			
		0.16	0.12	0.22	0.21			
		0.17	0.11	0.14	0.13			
Wes. II		0.16	0.08	0.08	0.08	0.02		
		0.16	0.12	0.22	0.21	0.03		
		0.16	0.10	0.15	0.15	0.03		
Hanseloh.		0.24	0.16	0.0	0.0	0.06	0.08	
		0.17	0.13	0.23	0.22	0.02	0.02	
		0.21	0.15	0.12	0.11	0.04	0.05	
Eschenm.		0.24	0.16	0.0	0.0	0.06	0.08	0.0
		0.10	0.06	0.14	0.13	0.08	0.08	0.09
		0.17	0.11	0.07	0.07	0.07	0.08	0.05
Zwiesel-O.		0.11	0.03	0.13	0.13	0.07	0.05	0.13
		0.15	0.11	0.19	0.18	0.07	0.04	0.05
		0.13	0.07	0.16	0.16	0.07	0.05	0.09

ist bei gleicher Gewichtung ($a_j = \frac{1}{m}$) mit dem arithmetischen Mittel der Einzelabstände identisch, wobei X_{ij} die Häufigkeit des i-ten Allels am j-ten Locus in der Population X bezeichnet. Die so ermittelten genetischen Abstände für beide EST-Loci (unterste Reihe der 3 Werte in Tab. 2) lassen erkennen, daß geographisch benachbarte Populationen genetisch ähnlicher sind als Populationen aus entfernten Wuchsgebieten. Darüber hinaus deutet sich bereits eine vergleichsweise stärkere genetische Affinität für das deutsche Verbreitungsgebiet an, da die Abstands-Werte zwischen allen deutschen Herkünften im allgemeinen kleiner sind als die übrigen Werte zwischen nicht-benachbarten Populationen.

Diese regionale Differenzierung der genetischen Ähnlichkeit nimmt bei den Abstands-Werten der LAP-Loci (Tab. 3) so stark zu, daß sich nun 3 Gruppen von Populationspaaren unterscheiden lassen, die jeweils durch eine spezifische Größenordnung des genetischen Gesamtabstands (für beide LAP-Loci) charakterisiert sind. Da die Einzelabstände für LAP A und LAP B entsprechend den EST-Loci ebenfalls kein konstantes Größenverhältnis bilden, ist auch hier eine Bestimmung ihres Beitrags zum Gesamtabstand nicht möglich. Die größten genetischen Abstände existieren zwischen den skandinavischen und deutschen Herkünften (eingeklammerte Werte in Tab. 3), wesentlich geringere Abstands-Werte finden sich innerhalb der deutschen Populationen, wie auch zwischen den nordischen Herkünften. Der Gesamtabstand nun in Bezug auf die genetischen Zusammensetzungen aller 4 Isoenzym-Loci (Tab. 4) zeigt noch deutlich, daß die Aufgliederung in 3 Gruppen von Populationspaaren hinsichtlich des Wertebereichs erhalten bleibt. Wenn man annimmt, daß durch die Einbeziehung von immer mehr Genloci die Werte des genetischen Abstands den vorhandenen Grad an allgemeiner Divergenz zwischen Populationen immer besser kennzeichnen, so sollten an Hand dieser kleinen, aber nicht auf Variabilität hin ausgewählten Stichprobe von Genloci schon Aussagen über die genetischen Beziehungen der 9 Fichtenherkünfte möglich sein. Deutlich kommt bei den hier verwendeten Isoenzym-Loci zum Ausdruck, daß geographisch eng benachbarte Populationen die weitaus größte genetische Ähnlichkeit besitzen, was an den relativ geringsten Abstands-Werten zwischen den Herkünften Kåbdalis-Sörilden, Suo-

Tab. 3. — Genetischer Abstand für die LAP-Loci. In der oberen Reihe sind die Werte für LAP A, in der mittleren für LAP B und in der unteren für beide LAP-Loci angegeben.

	Kabdalis	Sörliden	Suomuss.	Juva	Wes.I	Wes.II	Hanseloh.	Eschenm.
Sörliden	0.07							
	0.02							
	0.05							
Suomuss.		0.12	0.05					
		0.20	0.18					
		0.16	0.12					
Juva		0.08	0.08	0.11				
		0.16	0.14	0.04				
		0.12	0.11	0.08				
Wes.I		0.16	0.21	0.26	0.18			
		0.32	0.30	0.12	0.16			
		0.24	0.26	0.19	0.17			
Wes.II		0.17	0.24	0.29	0.21	0.03		
		0.36	0.34	0.16	0.20	0.05		
		0.27	0.29	0.23	0.21	0.04		
Hanseloh.		0.22	0.26	0.30	0.26	0.14	0.11	
		0.34	0.32	0.14	0.18	0.08	0.05	
		0.28	0.29	0.22	0.22	0.11	0.08	
Eschenm.		0.21	0.28	0.33	0.25	0.13	0.10	0.04
		0.28	0.26	0.20	0.20	0.18	0.17	0.12
		0.25	0.27	0.23	0.23	0.16	0.14	0.08
Zwiesel-O.		0.18	0.25	0.30	0.22	0.06	0.03	0.08
		0.25	0.23	0.07	0.09	0.07	0.11	0.11
		0.22	0.24	0.19	0.16	0.07	0.07	0.10

Tab. 4. — Werte des genetischen Gesamtabstands in Bezug auf alle 4 Isoenzym-Loci.

	Kabdalis	Sörliden	Suomuss.	Juva	Wes.I	Wes.II	Hanseloh.	Eschenm.
Sörliden	0.05							
Suomuss.	0.16	0.12						
Juva	0.13	0.12	0.04					
Wes. I	0.21	0.18	0.17	0.15				
Wes. II	0.21	0.20	0.19	0.18	0.03			
Hanseloh.	0.24	0.22	0.17	0.17	0.08	0.07		
Eschenm.	0.21	0.19	0.17	0.15	0.11	0.11	0.06	
Zwiesel-O.	0.17	0.16	0.17	0.16	0.07	0.06	0.10	0.11

mussalmi-Juva, Westerhof I—II usw. zu erkennen ist. Auch innerhalb der Gruppen aus skandinavischen und deutschen Populationspaaren ist der genetische Abstand noch gering, doch scheint die Divergenz zwischen den schwedischen und finnischen Herkünften etwas ausgeprägter zu sein (Mittelwert der Abstände ohne Nachbarpopulations-Werte: 0.13 ± 0.019) als zwischen den deutschen Populationen (Mittelwert ohne Nachbarpopulations-Werte: 0.09 ± 0.021). Die allgemein größten Abstands-Werte (Mittelwert der Abstände: 0.18 ± 0.024) erscheinen innerhalb der Gruppe deutsch-skandinavischer Populationspaare (eingeklammerte Werte in Tab. 4), doch fällt dabei auf, daß die geographische Entfernung speziell zwischen den deutschen Herkünften keinen Einfluß auf den genetischen Abstand zu haben scheint, da die betreffenden Werte keine zur Distanz parallele Größenverschiebung (in Spaltenrichtung) zeigen. Ein demgegenüber deutlicher Gradient der Werte in Reihenrichtung läßt darauf schließen, daß der genetische Abstand jedoch von der jeweiligen Lage der skandinavischen Herkunft abhängig ist.

Aus den hier gefundenen Daten resultieren zwar keine unerwarteten Erkenntnisse, doch werden mit Hilfe des Vergleichs von Genhäufigkeits-Verteilungen einige Beziehungen verdeutlicht, die möglicherweise auch über diese mehr theoretischen Untersuchungen hinaus Bedeutung erlangen können. Schon bei quantitativen Merkmalskomplexen wurde ersichtlich, daß die in hiesigen Waldbau-Arten auftretenden Unterschiede durch eine mehr kontinuierliche Variation zustande kommen, was eine relativ

große genetische Ähnlichkeit zwischen benachbarten und eine zunehmende Divergenz zwischen weiter entfernten Populationen bedingt. Die zwischen verschiedenen nord- und mitteleuropäischen Fichtenherkünften analysierten genetischen Abstände bezogen auf 4 Isoenzym-Loci bestätigen diese Vorstellungen mit dem Nachweis sehr niedriger Werte innerhalb eng begrenzter Verbreitungsgebiete und relativ hoher Werte zwischen weit entfernten Regionen. Im einzelnen zeigt sich aber, daß die genetische Divergenz zwischen Populationen aus Westerhof, Schwarzwald und Bayerischem Wald nicht das Ausmaß erreicht, welches man aufgrund der geographischen Entfernung erwarten könnte, und das im Gegensatz hierzu zwischen den nord-schwedischen und finnischen Herkünften beobachtet werden kann. Unter der Voraussetzung einer natürlichen Entwicklung dieser Populationen in ihrem Wuchsgebiet, die durch die vorgenommene Auswahl weitgehend gegeben sein sollte, wird nun deutlich, daß zwischen dem skandinavischen und deutschen, in gewissem Maße aber auch zwischen dem schwedischen und finnischen Verbreitungsgebiet Isolierungsbarrieren existieren, welche die verschiedenen Genpools voneinander trennen halten. Wenn auch die Entstehung dieser unterschiedlichen Genpools noch unklar ist — sie mögen durch die spezifischen Umweltverhältnisse (Klima) der eiszeitlichen Refugien, wie auch der späteren Verbreitungsgebiete geprägt sein —, so läßt sich für die hier ausgewählten deutschen Fichten-Wuchsgebiete doch eine gewisse Übereinstimmung in den genetischen Zusammensetzungen zumindest dieser 4 Genloci feststellen.

Anmerkung

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft sei an dieser Stelle für eine Sachbeihilfe, den Herren Dr. P. KRUTZSCH, Schweden und Prof. MAX HAGMAN, Finnland für die freundliche Bereitstellung des Samenmaterials gedankt.

Zusammenfassung

Mit Hilfe eines der in Teil I vorgeschlagenen Abstandsmaße (d_0) wurde auf der Basis von Genhäufigkeitsverteilungen an 4 Isoenzym-Loci der genetische Abstand zwischen 9 nord- und mitteleuropäischen Fichtenherkünften bestimmt. Die resultierenden Werte lassen erkennen, daß, wie erwartet, zwischen geographisch benachbarten Populationen eine größere genetische Ähnlichkeit existiert als zwischen weit entfernten Herkünften. Allerdings zeigt sich, daß zumindest für diese Isoenzym-Gene die genetische Divergenz zwischen den deutschen Herkünften ein geringeres Ausmaß erreicht als beispielsweise die Divergenz zwischen schwedischen und finnischen Herkünften. Für diese regional bedingten Unterschiede könnten mehr oder weniger stark ausgeprägte Isolierungsbarrieren zwischen den Verbreitungsgebieten verantwortlich sein.

Schlagworte: Genetischer Abstand, Genhäufigkeitsverteilung, Fichtenherkünfte, Differenzierungsmuster.

Summary

The genetic distance between 9 spruce provenances (*Picea abies*) from the north and central European area was determined by the aid of a special measure (d_0)

proposed in part I of this investigation. The values obtained from this distance measure were related to the genetic composition of populations based on gene frequencies of 4 isozyme loci. The resulting data indicated that a far higher genetic similarity exists between closely located populations than between geographically widely separated provenances. While the greatest genetic distance was found between Scandinavian and German provenances different other distance values showed a marked genetic divergence between the Finnish and Swedish provenances, but only a smaller divergence between the selected German populations. It was discussed whether these regionally distributed differences in genetic affinity may depend on the effectiveness of isolating barriers.

Literatur

- 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 Leucinaminopeptidase-Isoenzymen im haploiden Endosperm ruhender Samen. Theoret. Appl. Genetics 43, 222–225 (1973 a). — BERGMANN, F.: Genetische Untersuchungen bei *Picea abies* mit Hilfe der Isoenzym-Identifizierung. III. Geographische Variation an 2 Esterase- und 2 Leucinaminopeptidase-Loci in der schwedischen Fichtenpopulation. Silvae Genetica 22, 63–66 (1973 b). — BERGMANN, F.: Geographic pattern of genetic variation at 4 isozyme loci in the Finnish spruce population (*Picea abies*). IUFRO Workshop & Joint Symp. on Norway Spruce Prov. at Biri, Norway 1973, (1973 c). — GREGORIUS, H.-R.: Genetischer Abstand zwischen Populationen. I. Zur Konzeption der genetischen Abstandsmessung. Silvae Genetica 23, 22–27 (1974).

Das frühe Blühen von aus Kalluskulturen herangezogenen Pflänzchen bei der Birke (*Betula pendula* Roth.)

Von OSSA HUHTINEN und ZEKI YAHYAOGLU

Lehrstuhl für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen

(Eingegangen im Dezember 1973)

Die vegetative Vermehrung mit Hilfe der Gewebekulturtechnik ist bei vielen Pflanzen mit gutem Erfolg auch für praktische Zwecke anwendbar. Die Fähigkeit zur Regenerierung von Organen und ganzer Pflanzen aus somatischen Geweben *in vitro* ist jedoch bei den meisten Forstpflanzen wesentlich geringer als bei manchen krautigen Pflanzen. Sie gelang in den letzten Jahren auch nur bei einigen seltenen Laubbäumen (JACQUIOT 1964, MATHES 1964, WOLTER 1968 und WINTON 1970). Diese wenigen Beispiele weisen jedoch eindeutig darauf hin, daß die somatischen Gewebe auch bei Bäumen totipotent sind, wie es bei vielen anderen Dicotyledonen und Monocotyledonen nachgewiesen worden ist (STEWARD 1970 und VASIL and VASIL 1972). Obgleich die vegetative Vermehrung durch Einzelzell- und Gewebekulturen heutzutage nur bei einigen Pflanzen zu praktizieren ist, kann man doch anhand bisheriger Arbeiten sehen, welche großen Möglichkeiten diese Methode für die klonale Vermehrung besonders wertvoller Individuen bietet, zumal es mit Hilfe dieser Technik möglich ist, unbed-

grenzte Mengen Nachkommen von einem Individuum in kurzer Zeit zu bekommen.

Während unserer Arbeit haben wir versucht, optimale äußere Bedingungen zu finden, unter denen die vegetative Vermehrung bei der Birke mit der Gewebekulturtechnik möglich und auch praktisch anwendbar wäre. Kambiale Gewebe der Birke wurden als dünne Querschnitte von Zweigen auf einem Murashige-Skoog-Medium kultiviert, wo sie recht gutes Kalluswachstum zeigten. Die Kalli, welche auf diese Weise von jungen Pflanzen isoliert worden waren, zeigten außer raschem Wachstum auch ein gutes Vermögen zur Differenzierung von Wurzeln und Sprossen, wenn die IES-Kinetin-Relation im Nährboden relativ hoch war (Abb. 1). Zur Induzierung der Kalluskulturen benötigt man bei der Birke nicht unbedingt sogenannte vegetativ kräftige oder juvenile Pflanzen, sondern es ist möglich, Kulturen auch mit Erfolg aus älteren und fast rein generativ reproduktiven Individuen heranzuziehen. Auch das physiologische Stadium der Pflanzen, von denen Kalluskultu-