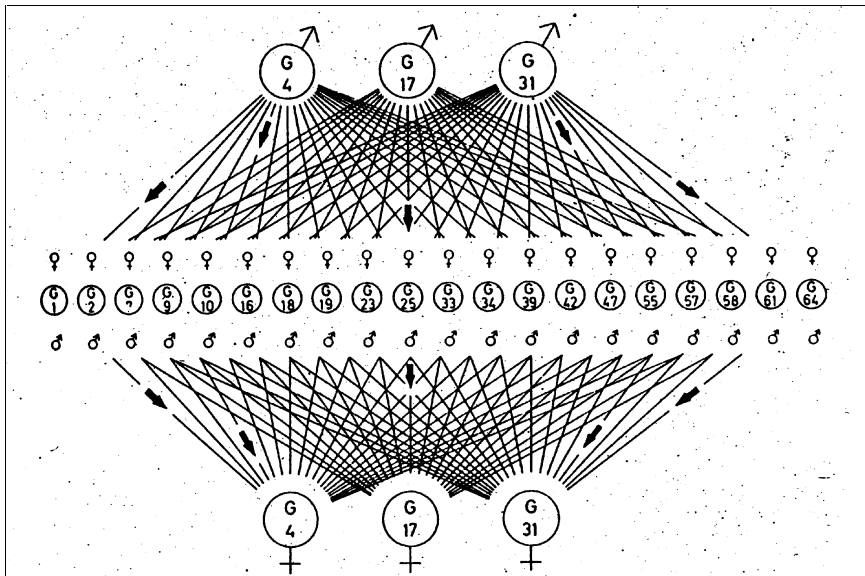
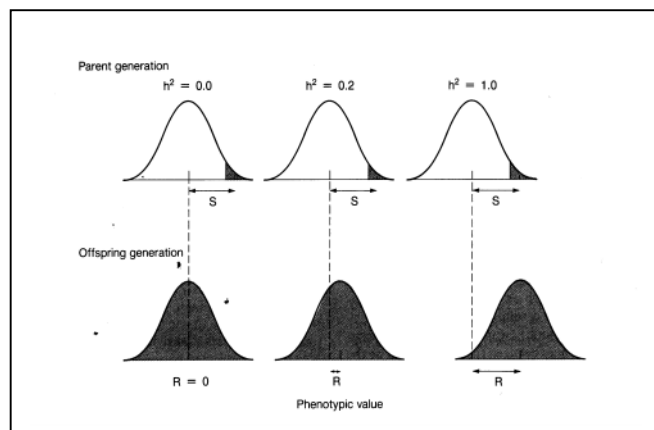
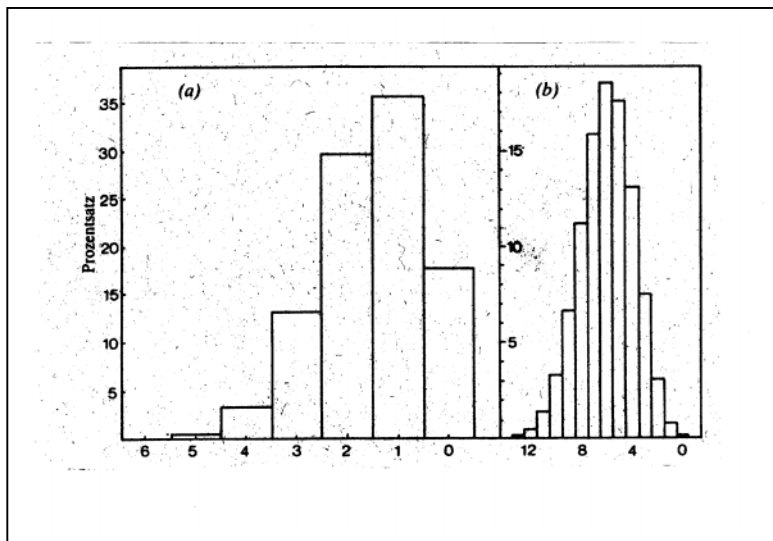


Teil E



Quantitative Genetik



Womit beschäftigt sich die Quantitative Genetik?

Es gibt zwei verschiedene Arten von phänotypischen Merkmalen:

1. Diskrete oder qualitative Merkmale:

- die Ausprägung der Merkmale lässt sich in klar **abgrenzbare Klassen** einteilen
- die verschiedenen Ausprägungen können **gezählt** werden

Beispiele: Form der Früchte, Farbe der Blüten in Mendel's Versuchen, Genmarker wie bspw. phänotypische Bande von Alloenzymen

2. Kontinuierliche, metrische oder quantitative Merkmale

- Die Ausprägung der Merkmale variiert **graduell**, so dass eine Einteilung in klar abgrenzbare Klassen nicht möglich ist
- Die verschiedenen Ausprägungen können **gemessen** werden

Beispiele: Körpergröße, Gewicht, Baumhöhe, Durchmesser

Die quantitative Genetik beschäftigt sich mit der Vererbung graduell anstatt grundsätzlicher Differenzen zwischen Individuen, mit quantitativen Differenzen anstatt qualitativen (FALCONER 1984)

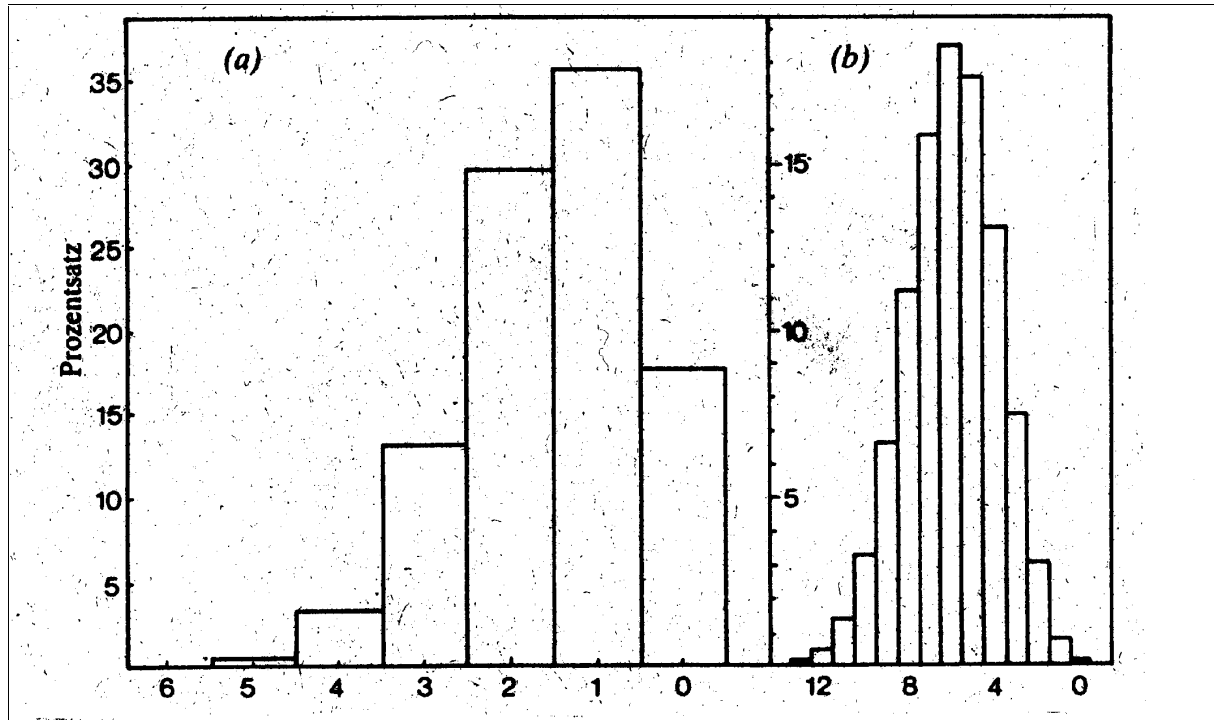
Ursachen für die graduelle Variation von Merkmalen

Wie kommt es, dass Merkmale kontinuierlich variieren? Es gibt zwei Gründe: Einerseits **segregieren viele Gene**, die das Merkmal beeinflussen. Das Merkmal ist also ein **polygenes Merkmal**. Zum anderen wird das Merkmal durch nicht genetische Ursachen (**Umweltwirkungen**) beeinflusst.

Um dies zu illustrieren, betrachten wir die folgende vereinfachte Situation:

Wir nehmen an, dass wir 6 ungekoppelte d.h. frei rekombinierbare Genorte haben, jeder mit zwei Allelen der Häufigkeit $p = q = 0.5$. Ferner nehmen wir an, dass an jedem Genort ein Allel dominant ist und dass jedes dominante Allel genau 1 Masseinheit zu einem bestimmten Merkmal beiträgt (ihre Wirkung ist also additiv). Wenn die Segregation dieser Gene die einzige Ursache für die Variation des Merkmals wäre (d.h. keine Umweltwirkung), dann würde man bei der Messung des Merkmals 7 Klassen finden, je nachdem ob ein Genotyp das dominante Allel an 0, 1, 2, ... oder 6 Genorten besitzt. Wenn unsere Messung ausreichend genau wäre, dann sollten wir die 7 Klassen unterscheiden und jedes Individuum eindeutig einer dieser Klassen zuordnen können, wie dies in der folgenden Abbildung dargestellt ist. Hätten wir es mit mehr als 6 segregierenden Genen zu tun, jedes einzelne mit einem kleineren Effekt, so würde die phänotypische Ausprägung des Merkmals in noch mehr Klassen mit noch kleineren Differenzen zwischen den Klassen zerfallen (wie in der rechten Hälfte der folgenden Darstellung illustriert). Es wird also zunehmend schwieriger, die einzelnen Klassen voneinander unterscheiden zu können. Wir können für Merkmale, die durch viele Gene bestimmte werden, nicht mehr länger eine Diskontinuität der Merkmalsausprägung erkennen, sondern die Variation gleicht einer kontinuierlich Verteilung in der Form einer Normalverteilung. Zusätzlich werden die Merkmalsklassen noch durch eine echt kontinuierliche, nicht genetisch bedingte Variation verändert, die Umweltvariation. Dadurch wird die genetisch bedingte Diskontinuität vollständig verwischt. **Der einzige Unterschied zwischen Genen von**

qualitativen Merkmalen, wie sie Mendel studiert hat, und solchen von metrischen (quantitativen) Merkmalen liegt also in ihrer Anzahl und in der Grösse ihres Effektes auf die phänotypische Ausprägung des Merkmals. Ein Gen, dessen Wirkung nicht gross genug ist, um eine Diskontinuität in der Merkmalsausprägung hervorzurufen, kann nicht individuell studiert werden. Gene mit grosser Wirkung auf die Ausprägung eines Merkmals nennt man auch «Major Gene», solche mit kleiner Wirkung «Minor Gene».



Erwartete Verteilung aufgrund der gleichzeitigen Segregation von je 2 Allelen an a) 6 Genorten b) 24 Genorten. Annahme: Vollständige Dominanz an allen Genorten und alle Genfrequenzen betragen 0.5. Jedes dominante Allel erhöht das gemessene Merkmal um eine Einheit im Fall a) und um ¼ Einheit im Fall b). Auf der Ordinate ist die erwartete prozentuale Häufigkeit der Individuen in jeder Klasse aufgetragen. (aus FALCONER 1984)

Es ist offensichtlich, dass bei quantitativen phänotypischen Merkmalen die Beziehung zwischen Phänotyp und Genotyp nicht so einfach herzustellen ist wie bei qualitativen Merkmalen, die Mendel studiert hat. Um die Beziehung zwischen Genotyphäufigkeiten einerseits und quantitativen Differenzen andererseits abzuleiten, muss ein anderes Konzept verwendet werden, das **Konzept des Wertes**. Wird das Merkmal an einem Individuum gemessen, so ist der beobachtete Wert der **Phänotypwert**. Alle Beobachtungen in einer Population basieren auf der Messung solcher Phänotypwerte. Um die genetischen Eigenschaften einer Population zu analysieren, muss dieser Phänotypwert in Komponenten aufgeteilt werden, die auf die unterschiedlichen Ursachen zurückzuführen sind.

Der **Genotyp** ist die für ein Individuum spezielle Zusammensetzung seiner Gene. Als **Umwelt** bezeichnet man alle nicht genetischen Ursachen, die seinen Phänotypwert beeinflussen. Der Phänotypwert kommt also durch folgende einfache Beziehung zustande:

$$P = G + U \quad (+G \times U)$$

P: Phänotypwert G: Genotypwert U: Umweltabweichung

Den Ausdruck $G \times U$ wollen wir vorerst vernachlässigen. Er steht für die sogenannte Genotyp-Umwelt-Interaktion; dies heisst nichts anderes, als dass die Umweltabweichungen der verschiedenen Genotypen in verschiedenen Umwelten ungleich sind. Während die Umweltabweichung bei gewissen Genotypen in verschiedenen Umwelten ziemlich gleich ist, kann sie sich bei anderen je nach Umwelt stark unterscheiden.

Man kann sich die obige Beziehung so vorstellen, dass der Genotyp einen bestimmten Wert auf das Individuum überträgt und die Umwelt eine positive oder negative Abweichung davon verursacht (die je nach Genotyp und Umwelt verschieden ist). Diese Feststellung bedeutet auch, **dass wir aufgrund des Phänotyps nichts über den Genotyp aussagen können**, der dahintersteht, weil wir die Umweltabweichung nicht kennen. Eine Möglichkeit, etwas über den Genotypwert eines Individuums in Bezug auf bestimmte Merkmale zu erfahren, ist, seine Nachkommen mit den Nachkommen anderer Individuen zu vergleichen. Dies kann bspw. mittels **Nachkommenschaftsuntersuchungen** erfolgen, bei der die Nachkommenschaften der Individuen auf einer Versuchsfläche angepflanzt und gemessen werden. Da alle Nachkommen (theoretisch) dieselbe Umwelt haben, kann man so den Genotypwert von der Umweltabweichung trennen. Wenn also das Individuum A statistisch gesichert Nachkommen mit besserer Höhenwuchsleistung hervorbringt als Individuum B, so kann man folgern, dass Individuum A in Bezug auf das Merkmal Höhenwuchsleistung genetisch bessere Nachkommen erzeugt. Eine exakte Trennung zwischen Genotyp und Umwelt ist allerdings nur mit einem **Klontest** möglich, wobei genetisch identische Einheiten, sogenannte Klone (die durch vegetative Vermehrung produziert werden und deshalb erbgleich sind) verwendet werden. Das folgende Beispiel soll dies illustrieren:

Beispiel: Bestimmung von Genotypwert und Umweltabweichung:

Von 100 Pappel-Individuen werden je 20 Stecklinge vegetativ vermehrt. Die 20 Stecklinge sind also genetisch alle identisch und bilden einen sogenannten Klon. Die Stecklinge aller Klone werden zufällig angeordnet auf einer Versuchsfläche angepflanzt und deren Höhe wird nach 5 Jahren gemessen. Die so gewonnenen Daten werden anschliessend einer Varianzanalyse unterzogen, mit welcher die beiden Komponenten der Variation (die genetisch bedingte (V_G) und die umweltbedingte (V_U) Variation) bestimmt werden können. Die Varianzanalyse ergibt in diesem fiktiven Beispiel folgendes Ergebnis:

Quelle der Variation	Freiheitsgrade	Quadratsummen Mittel	Erwartete Quadratsummen
zwischen den Klonen	99	65.0 (QS_K)	$V_U + r V_G$ ($r = \text{Anzahl Stecklinge}$)
zwischen den Stecklingen	1900	5.0 (QS_S)	V_U (da genetisch identisch)

Die Varianzanalyse ermöglicht es, die Gesamtvariation in Komponenten zu zerlegen. Die wichtigste Grösse ist dabei die Varianz (auch Quadratsummen-Mittel (QS) genannt):

Die Varianz ist die mittlere, quadrierte Abweichung \bar{x} vom Mittelwert \bar{x} , also
$$s^2 = \frac{\sum (x - \bar{x})^2}{n - 1}$$

Kommen wir zurück zu unserem Beispiel. Die Variation zwischen den 20 Stecklingen eines Klones kann nur durch die Umweltabweichung bedingt sein, weil alle Stecklinge genetisch identisch sind. Daher entspricht die errechnete Varianz QS_S von 5.0 der umweltbedingten Variationskomponente V_U , die damit bekannt ist. Die genetisch bedingte Komponente V_G der Merkmalsvariation kann damit nun ebenfalls bestimmt werden als:

$$QS_K = V_U + r V_G \Rightarrow V_G = \frac{QS_K - V_U}{r} = \frac{65.0 - 5.0}{20} = 3.0$$

Die gesamte phänotypische Variation V_P des Merkmals Höhe setzt sich, wie wir gesehen haben, zusammen aus der genetisch bedingten Variation V_G und der umweltbedingten Variation V_U d.h. $V_P = V_G + V_U$. Weil V_U und V_G nun bekannt sind, lässt sich der genetisch bedingte Anteil an der

Gesamtvariation des Merkmals Höhe bestimmen als
$$h^2 = \frac{V_G}{V_P} = \frac{V_G}{V_G + V_U} = \frac{3}{3+5} = 0.375$$

Dies bedeutet, dass 37.5 % der Gesamtvariation des Merkmals Höhe genetisch bedingt und 62.5 % umweltbedingt sind. Den Wert h^2 nennt man **Heritabilität** oder Erblichkeit des Merkmals. Wir kommen später im Detail darauf zurück.

Durchschnittseffekt, additiver genetischer Wert, Zuchtwert

Interessant ist als nächstes die Frage, wie die Eltern den genetischen Wert des Merkmals an die Nachkommen weitergeben. Dies lässt sich nicht anhand des Genotypwertes beantworten, weil die Eltern ihre Gene und nicht ihren Genotypen an die nächste Generation weitergeben und der Genotyp in jeder Generation aufs neue gebildet wird. Wir brauchen daher ein Mass des Wertes von Genen anstelle des Genotypwertes. Dies würde uns gestatten, den Individuen einen Zuchtwert beizumessen, d.h. den **Wert seiner Gene zu beurteilen**, die es an seine Nachkommen weitergibt. Dieses Mass nennt man **Durchschnittseffekt** oder **additiver genetischer Wert**. Der additive Wert der Gene eines Individuums bestimmt den mittleren Genotypwert seiner Nachkommen aus verschiedensten Paarungen. Wie lassen sich nun aber den Genen der Eltern Werte zuweisen für Merkmale, die polygen bestimmt sind und für die kein Zusammenhang zwischen Genotyp und Phänotyp hergestellt werden kann? Auf der folgenden Seite werden wir sehen, wie dies möglich ist und wie man Individuen einen Zuchtwert beimesen kann.

Einschub: Was versteht man unter dem additiven genetischen Wert eines Individuums?

Quantitative Merkmale werden durch viele Gene (bzw. Allele an vielen Genorten) hervorgebracht. Eine wichtige Frage dabei ist nun, wie die Allele der einzelnen Genorten zusammenwirken, um das Merkmal hervorzubringen. Additiv nennt man die Wirkung, wenn der Genotypwert bei mehreren beteiligten Genorten die Summe der Werte der einzelnen Genorte darstellt d.h. wenn sich die Wirkung der einzelnen Genorte addiert. Ist zum Beispiel der Wert des Genotyps $A_1A_1 = a_A$ und jener des Genotyps $B_1B_1 = a_B$, dann ist der Genotypwert für die Kombination $A_1A_1B_1B_1$ bei additiver Wirkung entsprechend $a_A + a_B$.

Es gibt, wie wir später sehen werden, Abweichungen von der additiven Wirkung, die entstehen, wenn Genpaare zu Genotypen zusammengefügt werden. Diese Abweichungen rühren von Dominanz oder partieller Dominanz zwischen den Allelen an einem Genort her, man nennt diese Abweichungen daher auch Dominanzabweichung. Da diese Abweichung durch das Zusammenfügen der Allele zu Genotypen entsteht, sind sie für jede einzelne Paarung zwischen zwei Individuen verschieden, weil sie von der spezifischen Allelbesetzung abhängen. Unter dem additiven Wert eines Individuums versteht man dagegen die mittlere Wirkung (Leistung) seiner Allele an den für das Merkmal bestimmenden Genorten, wenn es mit einer Vielzahl von anderen Individuen gekreuzt wird. Der additive genetische Wert reflektiert demnach die durchschnittliche Leistung der Gene des Individuums. Man nennt es additiv, weil der Durchschnittswert aus vielen Paarungen die additive Genwirkung widerspiegelt, während die Abweichungen ja für jede Paarung verschieden und spezifisch sind. Den additiven Wert eines Individuums kann man, wie wir gleich sehen werden bestimmen und damit voraussagen, welchen mittleren Phänotypwert die Nachkommen eines Individuums haben werden, unabhängig davon, mit wem es sich paart. Dominanzabweichungen, die durch das Zusammenfügen verschiedener Allele an den verschiedenen Genorten entstehen und die für jede Paarung verschieden sind, lassen sich nicht voraussagen, da sie von der Allelbesetzung der jeweils beteiligten Eltern abhängen, die wir nicht kennen. Wir werden später noch sehen, wie man die Dominanzabweichungen ebenfalls bestimmen und für züchterische Zwecke nutzen kann.

Der additive Wert der Gene eines Individuums wird indirekt durch den Genotypwert seiner Nachkommen bestimmt, wenn seine Gene mit den Genen von verschiedenen anderen Individuen kombiniert werden. Man nennt diesen Wert deshalb auch die **allgemeine Kombinationseignung** des Individuums. Die Kombinationseignung ist also ein **Ausdruck für den additiven Wert der Gene** des Individuums, genauer für die mittlere Wirkung (Leistung) seiner Gene, wenn sie mit den Genen von anderen Individuen der Population kombiniert werden. Die allgemeine Kombinationseignung ist entsprechend definiert als der durchschnittliche Wert des Merkmals bei den Nachkommen, wenn es mit einer Anzahl anderer Individuen gekreuzt wird. Üblicherweise gibt man die Kombinationseignung relativ an d.h. als Abweichung vom Mittelwert sämtlicher Nachkommen aus sämtlichen Kreuzungen. Anhand des folgenden Beispiels sollte diese zunächst vielleicht etwas abstrakt wirkende Grösse besser verständlich werden:

Beispiel: Bestimmung des additiven genetischen Wertes von Individuen (allg. Kombinationseignung, Zuchtwert):

Nehmen wir an, wir wollen den additiven genetischen Wert von 8 Bäumen in Bezug auf das Höhenwachstum bestimmen. Wir verwenden dazu ihre Kreuzungsnachkommenschaften. Vier der Bäume dienen als weibliche, vier als männliche Kreuzungspartner. Jeder männlicher Partner wird mit jedem weiblichen Partner gekreuzt und die Nachkommen aus allen Kreuzungen werden getrennt auf einer Versuchsfläche ausgebracht. Nach einer Anzahl von Jahren wird die Höhe sämtlicher Nachkommen gemessen. Die ermittelten durchschnittlichen Werte der Nachkommenschaft jeder Kreuzung sind in der folgenden Tabelle angegeben:

♀ - Kreuzungs- partner	♂ - Kreuzungs- partner				Mittelwert [AK]
	1	2	3	4	
5	9	17	12	14	13 [±0]
6	10	16	12	10	12 [- 1]
7	11	20	10	15	14 [+1]
8	14	15	6	17	12 [- 1]
Mittelwert	11	17	10	14	13
[AK]	[- 2]	[+4]	[- 3]	[+1]	Test-Mittel

Die **allgemeine Kombinationseignung** berechnet sich nun für Baum 2 bspw. wie folgt:

$$AK_{\text{Baum 2}} = \text{Mittlerer Wert von Baum 2} - \text{Testmittel} = 17 - 13 = +4$$

Die entsprechenden Werte der allg. Kombinationseignung aller Bäume sind in Klammern angegeben. Baum 2 besitzt folglich Gene mit einem überdurchschnittlichen additiven Wert in Bezug auf das Höhenwachstum, wogegen Baum 3 Gene mit einem unterdurchschnittlichem Wert besitzt. Zu erkennen ist auch, dass sich die Mittelwerte der Nachkommenschaften eines Baumes je nach Kreuzungspartner unterscheiden. Dies ist die Wirkung der Dominanzabweichung. Wir werden später daher nochmals auf dieses Beispiel zurückkommen.

Der **Zuchtwert** eines Individuums beträgt **zweimal seine allgemeine Kombinationseignung**. Der Zuchtwert des Individuums ist deshalb doppelt so gross, weil es ja nur die Hälfte seiner Gene an die Nachkommen weitergibt, die andere Hälfte in den Nachkommen stammt von anderen Individuen der Population, die den Wert 0 beitragen (wir vergleichen ja mit dem Mittelwert aller Kreuzungen!). Für Baum 2 beträgt also der Zuchtwert bspw.

$$\text{Zuchtwert}_{\text{Baum 2}} = 2 AK_{\text{Baum 2}} = 2 \times 4 = 8$$

Der Zuchtwert ist nützlich für Züchtungszwecke, weil er den genetischen Wert der Individuen charakterisiert. Für die Züchtung werden vor allem jene Bäume ausgewählt, die einen hohen Zuchtwert in Bezug auf das Merkmal, welches züchterisch verbessert werden soll, aufweisen. Auf diese Weise lässt sich die mittlere Ausprägung des Merkmal in den Nachkommen verbessern, weil Bäume, die einen überdurchschnittlichen additiven Wert haben, bei der generativen Vermehrung, überdurchschnittliche Nachkommen produzieren. Wir werden gleich noch sehen, warum generativ unterstrichen ist.

Dominanzabweichung und Interaktionsabweichung [Epistasie]

Es gibt, wie wir bereits erfahren haben, Abweichungen von der additiven Genwirkung, die durch zwei Phänomene hervorgerufen werden. Eines dieser Phänomene haben wir bereits kennengelernt; es ist die sogenannte Dominanzabweichung. **Dominanzabweichungen sind die Folge von Interaktionen zwischen den Allelen eines Genortes.** Wir haben in der Populationsgenetik gesehen, dass es verschiedene Wirkungsmodi gibt. Neben der additiven Wirkung von Allelen (die Wirkung der beiden Allele addiert sich d.h. der Wert eines heterozygoten Individuums liegt genau zwischen denjenigen der beiden Homozygoten) gibt es auch dominante und partiell dominante und über- oder unterdominante Wirkungsmodi. Dominanzabweichungen kommen durch solche nicht additiven Wirkungen zwischen den Allelen jener Genorte zustande, die das Merkmal bestimmen. Sie repräsentieren damit den Effekt des Zusammenfügens von Genpaaren bei der Bildung des Genotyps, der nicht durch die Effekte der beiden einzeln betrachteten Allele abgedeckt ist. Entsprechend sind Dominanzabweichungen spezifisch für jeden Genotyp bzw. für jede Paarung zweier Individuen und sie lassen sich nicht vorhersagen.

Eine weitere Abweichung von der additiven Genwirkung wird durch Interaktionen zwischen den Genorten hervorgerufen. Man nennt diese Erscheinung **Interaktionsabweichung** oder **Epistasie**. Damit bezeichnet man die Erscheinung, dass die an der Kontrolle polygener Merkmale beteiligten Gene nicht unabhängig voneinander wirken, sondern sich gegenseitig beeinflussen. Man muss sich das so vorstellen, dass die Wirkung eines Allels an einem Genort von der Allelbesetzung an den anderen Genorten abhängt. Das folgende Beispiel soll dies illustrieren:

Beispiel: Durch zwei epistatische Genorte kontrollierte Gefiederfärbung beim Haushuhn:

Beim Haushuhn bewirkt ein dominantes Allel C an einem Genort die Pigmentierung des Gefieders. Die Allel-Besetzung an einem anderen Genort mit einem ebenfalls dominanten Allel I kann jedoch die Manifestation des C-Allels unterdrücken. Die beiden Genorte sind also epistatisch. In Abwesenheit von Epistasie würden bei simultaner Betrachtung dieser beiden Genorte die neun möglichen Genotypen wegen der Dominanz vier Phänotypen ausprägen:

- ccii -> Phänotyp 1*
- Ccii, CCii -> Phänotyp 2*
- Ccli, CCli, Ccli, CCli -> Phänotyp 3*
- ccli, ccli -> Phänotyp 4*

Die oben beschriebene Epistasie reduziert die Anzahl Phänotypen aber auf lediglich zwei, wie folgende Darstellung zeigt:

		Genotyp am Genort I	
		II oder li	ii
Genotyp am Genort C	cc	weiss	weiss
	CC oder Cc	weiss	gefärbt

Aus HATTEMER et al. 1993

Wie bei der Dominanzabweichung hängt die Interaktionsabweichung von der Kombination der Gene bzw. Allele im Genotyp ab d.h. sie ist ebenfalls spezifisch für jeden Genotyp bzw. jede Paarung zwischen zwei Individuen. Sie kann also ebenfalls nicht vorhergesagt werden.

Die oben beschriebenen Abweichungen von der additiven Genwirkung beziehen sich also immer auf eine bestimmte Kreuzung zwischen zwei Individuen. Man bezeichnet diese Abweichungen von der additiven Wirkung deshalb als **spezifische Kombinationseignung**. Darunter versteht man die Abweichung vom Wert, der aufgrund der allgemeinen Kombinationseignungen von zwei Individuen bei deren Nachkommen erwartet wird. Diese Abweichung kann positiv oder negativ sein. Wir wollen dies anhand des bereits gezeigten Beispiels zur Bestimmung der allgemeinen Kombinationseignung genauer betrachten:

Beispiel: Bestimmung der speziellen Kombinationseignung

♀ - Kreuzungs-partner	♂ - Kreuzungs-partner				Mittelwert [AK]
	1	2	3	4	
5	9	17	12	14	13 [±0]
6	10	16	12	10	12 [- 1]
7	11	20	10	15	14 [+1]
8	14	15	6	17	12 [- 1]
Mittelwert	11	17	10	14	13
[AK]	[- 2]	[+4]	[- 3]	[+1]	Test-Mittel

Die Abweichungen von der additiven Genwirkung zeigen sich darin, dass die mittleren Werte der Nachkommenschaften eines Baumes sich unterscheiden, je nachdem, mit welchem Baum er gekreuzt wurde. Diese Abweichungen resultieren aus der Dominanz- und Interaktionsabweichung, die wir auch als spezifische Kombinationseignung (SK) bezeichnen. Die spezifische Kombinationseignung lässt sich beispielsweise für die Kreuzung zwischen Baum 3 und 6 wie folgt berechnen:

1. Berechnung der allgemeinen Kombinationseignung für die beiden Eltern:
 $AK_{Baum\ 3} = 10 - 13 = -3$ und $AK_{Baum\ 6} = 12 - 13 = -1$
2. Berechnung des erwarteten Wertes aufgrund der allgemeinen Kombinationseignung der beiden Eltern: Erwarteter Wert = (Test - Mittel) + ($AK_{Baum\ 3}$) + ($AK_{Baum\ 6}$) = $13 + (-3) + (-1) = 9$
3. Berechnung der Differenz zwischen dem beobachteten Wert und dem erwarteten Wert:
 $SK_{3 \times 6} = \text{beobachteter Wert} - \text{erwarteter Wert} = 12 - 9 = +3$

Alternativ kann man auch vom beobachteten Wert 12 der Kreuzung 3 x 6, welcher 1 Einheit unter dem Test-Mittel liegt, die AK-Werte der beiden Eltern subtrahieren d.h. $SK_{3 \times 6} = (-1) - (-3) - (-1) = +3$.

Aufgrund der beiden AK-Werte von Baum 3 [-3] und Baum 6 [-1] würde man bei rein additiver Vererbung einen Wert erwarten, der 4 Einheiten unter dem Test-Mittel liegt, in Wahrheit jedoch beobachtet man einen Wert, der nur 1 Einheit unter dem Test-Mittel liegt d.h. die Differenz von 3 Einheiten ist auf Abweichungen von der additiven Wirkung zurückzuführen, die in diesem Fall positiv sind.

Die spezifische Kombinationseignung wird zu einem grossen Teil durch Dominanz von Allelen an den beteiligten Genorten verursacht. Weil die spezifische Kombinationseignung durch Interaktionen zwischen den spezifischen Allelen der Genortes und zwischen den beteiligten Genorten verursacht wird, kann ihr Wert nicht vorhergesagt werden. Sie ist zudem Kreuzungsspezifisch. **Daraus ergibt sich auch, dass dieser nicht additive Teil der geneti-**

schen Variation bei der generativen Vermehrung, beispielsweise in Samenplantagen, züchterisch nicht genutzt werden kann, weil bei der freien Bestäubung innerhalb einer solchen Plantage die verschiedensten Kombinationen von Kreuzungen, alle mit unterschiedlichen nicht additiven Varianzen entstehen. Kreuzungen mit besonders guter spezielle Kombinationseignung, d.h. mit einer besonders günstigen Kombination von Allelen und einer positiven epistatischen Wirkungen können züchterisch dennoch auf zweierlei Weise genutzt werden. Material von der Nachkommenschaft besonders günstiger Kreuzungen kann **vegetativ** bspw. durch Stecklinge oder durch Gewebekultur vermehrt werden. Die günstige Genotypkombination bleibt so erhalten, da das Material genetisch identisch ist. Es handelt sich in diesem Fall um **Klone**. Dies ist der Grund, warum weltweit heute sehr viel Klonmaterial für Pflanzungen verwendet wird, weil dadurch auch der nicht additive Teil der genetischen Varianz züchterisch genutzt werden kann. In Australien und Neuseeland wurden 1991 jährlich bspw. mehr als 10 Mio. vegetativ vermehrter Pflanzen von *Pinus radiata* gepflanzt; in den USA waren es rund 6 Mio. Die Tendenz zur Verwendung von Klonmaterial ist weltweit stark steigend. **Klonwirtschaft** birgt allerdings erhebliche Risiken, weil die genetische Vielfalt dadurch stark eingeschränkt wird und die Anpassungsfähigkeit solcher Populationen entsprechend vermindert ist. Auch wenn Klonegemische d.h. verschiedene Klone verwendet werden, ist die genetische Vielfalt im Vergleich zu natürlichen Populationen dennoch sehr stark vermindert. In den Nachfolgenerationen treten zudem erhebliche Inzuchterscheinungen auf, wenn sie natürlich verjüngt werden sollen.

Eine zweite Möglichkeit, die in Bezug auf das Risiko allerdings nicht besser zu beurteilen ist, ist die Produktion von Saatgut bzw. von Pflanzen **aus gezielter Kreuzung (mittels kontrollierter Bestäubung)** zwischen Eltern, die eine möglichst gute spezielle Kombinationseignung aufweisen. Oftmals wird dieses Saatgut, welches ja nur in beschränkter Menge vorliegt, ausgesät und von den entstehenden Pflanzen werden anschliessend Stecklinge produziert. Damit lässt sich die Menge der Nachkommen speziell geeigneter Kreuzungen um einen Faktor 200 oder mehr steigern.

Komponenten der Varianz

Damit haben wir nun die folgenden Komponenten, welche die Varianz eines phänotypischen Merkmals bestimmen:

$$V_P = V_G + V_U (+ G \times U) \text{ bzw.}$$

$$V_P = V_A + V_D + V_I + V_U (+ G \times U)$$

- V_P : Phänotypische Varianz = Totalvarianz
- V_G : Genotypische Varianz
- V_U : Umweltbedingte Varianz
- $G \times U$: Genotyp-Umweltinteraktion (*siehe später*)
- V_A : Additive genetische Varianz d.h. Anteil der genetischen Varianz, die unabhängig von den Kreuzungspartnern an die Nachkommen weitergegeben wird
- V_D : Dominanzabweichung bzw. genetische Varianz, welche die Abweichung zur additiven Genwirkung bezeichnet, Genotyp spezifisch
- V_I : Interaktionsabweichung bzw. genetische Varianz, welche durch epistatische Wirkung von Genen verursacht wird, Genotyp spezifisch

Heritabilität

Der Anteil der phänotypischen Variation eines Merkmals, welcher durch genetische Unterschiede zwischen den Individuen hervorgerufen wird, wird als Heritabilität bezeichnet. **Heritabilität ist also ein Ausdruck für das Ausmass, mit welchem Eltern Eigenschaften an ihre Nachkommen weitergeben bzw. wie stark Merkmale erblich bedingt sind. Die Heritabilität kann lediglich geschätzt und nicht genau bestimmt werden (siehe unten).**

Die Heritabilität beschreibt den Anteil an der gesamten phänotypischen Variation, der genetisch bedingt ist, und zwar gibt es zwei Möglichkeiten, diesen genetischen Anteil auszudrücken:

- **Heritabilität im weiteren Sinne:** Dieses Mass beschreibt den Anteil der gesamten genetischen Variation an der gesamten phänotypischen Variation d.h.

$$h^2 = \frac{V_G}{V_P} = \frac{V_A + V_D + V_I}{V_A + V_D + V_I + V_U}$$

Beide Komponenten der genetischen Variation d.h. die additive und die nicht additive Komponente werden also berücksichtigt.

Die Werte können zwischen 0 und 1 liegen. Man kann sie auch als Prozentwerte auffassen. Ein Wert von 0 bedeutet, dass alle Variation durch die Umwelt bedingt ist, ein Wert von 1 hingegen, dass alle Variation genetische Ursachen hat. Für züchterische Zwecke ist diese Grösse weniger geeignet, weil der nicht additive Anteil an der genetischen Variation nicht an die Nachkommen weitergegeben werden kann, es sei denn via vegetative Vermehrung.

- **Heritabilität im engeren Sinne:** Dieses Mass beschreibt den Anteil der additiven genetischen Variation an der gesamten phänotypischen Variation d.h.

$$h^2 = \frac{V_A}{V_P} = \frac{V_A}{V_A + V_D + V_I + V_U}$$

Die Werte können zwischen 0 (keine additive Varianz) und 1 liegen (keine umweltbedingte oder nicht additive Varianz). Die Heritabilität im engeren Sinne ist immer kleiner als die im weiteren Sinne.

Ein wichtiger Aspekt der Heritabilitätsschätzung ist die Tatsache, dass die ermittelten Werte sich lediglich auf eine Population in einer bestimmten Umwelt und zu einer bestimmten Zeit beziehen. Zu beachten ist, dass für die Schätzung von h^2 die Komponente V_U verwendet wird. Die umweltbedingte Variation ist aber je nach Umwelt verschieden und die Umwelt beeinflusst deshalb die Schätzung der Heritabilität. Beispielsweise würde die Schätzung der Heritabilität für das Merkmal Höhe, die einmal an Pflanzen im Gewächshaus und einmal im Freiland durchgeführt wird, nicht exakt dieselben Werte ergeben. Da die Umweltvariation im Gewächshaus kleiner ist als im Feld, sind die geschätzten Heritabilitäten im Gewächshaus höher als diejenige im Freiland. Die Höhe im Gewächshaus wird zudem möglicherweise nicht exakt durch die gleichen Gene beeinflusst wie diejenige im Freiland. Als dritte Schwierigkeit für die Schätzung der Heritabilität muss die Tatsache berücksichtigt werden, dass sich Heritabilitäten oft mit dem Alter der Individuen ändern, weil die Umweltbedingungen im Laufe des Alterns ändern und weil die genetische Kontrolle der Merkmale sich ebenfalls mit dem Alter verändert. Die Änderungen in Abhängigkeit des Alters sind allerdings geringfügig, so dass Heritabilitätsschätzungen dennoch sinnvoll für die Züchtung verwendet werden können.

Heritabilitätsschätzungen basieren in der Regel auf **Klontests** (wie bereits in einem Beispiel gezeigt) oder auf **Nachkommenschaftsprüfung**. Dabei wird aufgrund von Kreuzungsnachkommenschaften, die in Versuchsflächen angebaut werden, die additive genetische Varianz bestimmt, die für die Schätzung der Heritabilität im engeren Sinne verwendet werden kann.

Verschiedene Merkmale weisen ganz unterschiedliche Heritabilitäten auf. Einige Merkmale wie die Rohdichte des Holzes sind bei allen Baumarten und über verschiedene Umwelten unter starker additiver Kontrolle. Andere Merkmale hingegen, wie etwa die Höhe, sind weniger stark genetisch kontrolliert und werden stark durch die Umwelt beeinflusst. Die Kenntnis der Heritabilität eines Merkmals ist vor allem für die züchterische Arbeit wichtig, wie wir später noch sehen werden. Aber auch für die waldbauliche Arbeit liefert sie wertvolle Hinweise. Merkmale mit hoher Heritabilität lassen sich durch die Gestaltung der Umwelt nur wenig beeinflussen. Alle waldbaulichen Anstrengungen sind in diesem Fall wenig erfolgreich. Beispielsweise weist Drehwuchs eine hohe Heritabilität auf. Waldbaulichen Massnahmen, wie etwa Dichthaltung der Bestockung, führen also kaum zu einer Verbesserung dieses Fehlers. Hingegen können Merkmale mit geringer Heritabilität durch günstige Umweltgestaltung positiv beeinflusst werden.

Beispiele für die Heritabilität im engeren Sinne von verschiedenen Merkmalen:

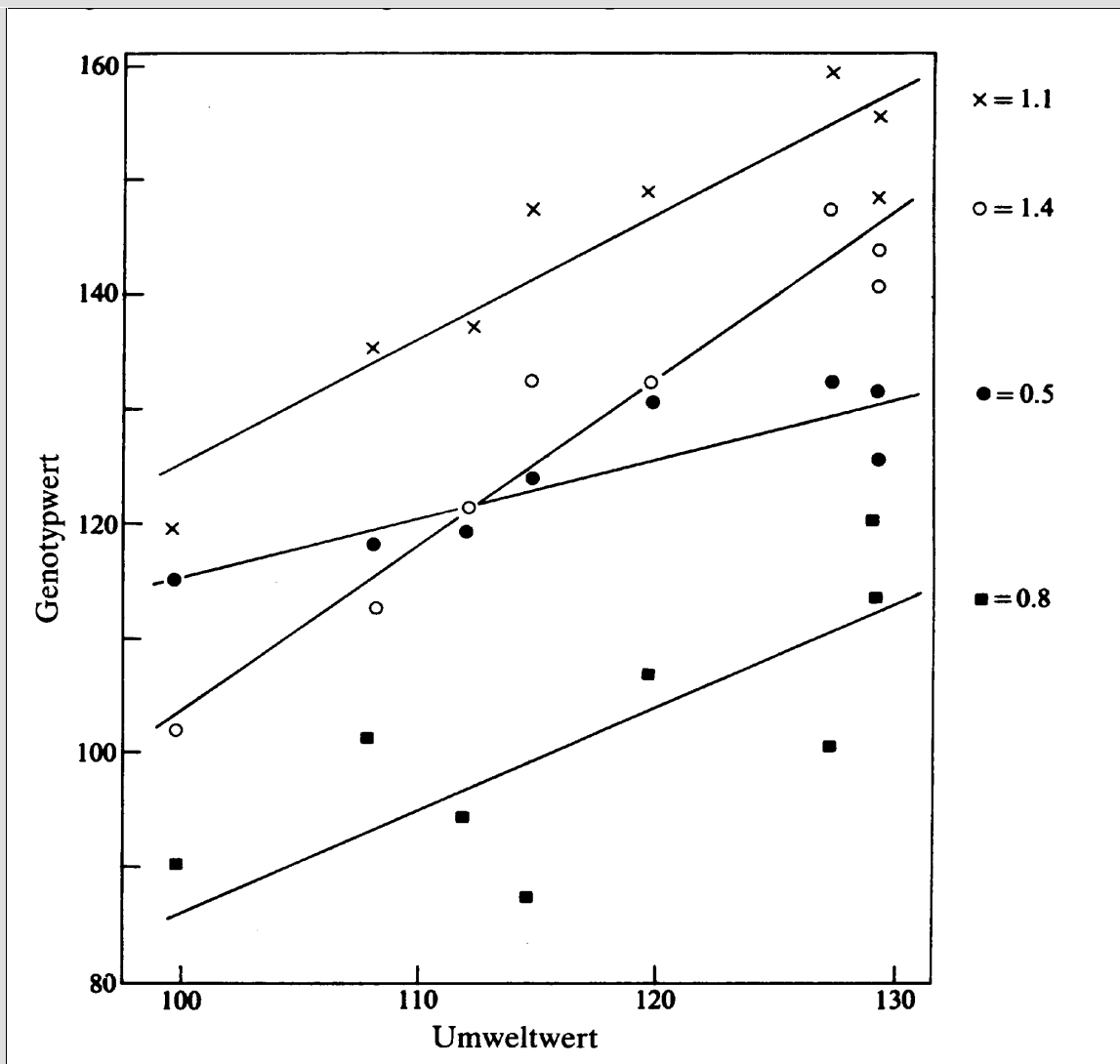
Individual Tree Narrow-Sense Heritability Estimates in Forest Trees		
Trait	Heritability	Reference
Height		
Douglas fir	0.10–0.30	Campbell (1972)
Loblolly pine	.44	Matziras and Zobel (1973)
Loblolly pine	0.14–0.26	Stonecypher et al. (1973)
Slash pine	0.03–0.37	Barber (1964)
Longleaf pine Age 5	0.18	Snyder and Namkoong (1978)
Age 7	0.12	Snyder and Namkoong (1978)
Yellow poplar	0.42–0.84	Kellison (1970)
Black walnut Age 1	0.55	McKeand (1978)
Age 8	1.25	McKeand (1978)
Sweetgum Age 2	0.25	Ferguson and Cooper (1977)
Age 11	0.08	Ferguson and Cooper (1977)
Wood Specific Gravity		
Loblolly pine	0.76–0.87	Goggans (1961)
Loblolly pine	0.41	Chuntanaparb (1973)
Scots pine	0.46–0.56	Personn (1972)
Slash pine	0.50	Goddard and Cole (1966)
<i>Eucalyptus deglupta</i>	0.44	Davidson (1972)
<i>Eucalyptus viminalis</i>	0.55	Otegybe and Kellison (1980)
Form		
Loblolly pine—stem straightness	0.14–0.21	Stonecypher et al. (1973)
Loblolly pine—crown form	0.08–0.09	Stonecypher et al. (1973)
Slash pine—pruning height	0.36–0.64	Barber (1964)
Douglas fir—stockiness	0.26	Silen (1978)

Aus ZOBEL und TALBERT 1984. Beachte: Der Wert 1.25 ist unmöglich -> ungenaue Schätzung, Fehler!

Genotyp-Umwelt-Interaktion

Bei verschiedenen Genotypen wird die Ausprägung eines Merkmals in verschiedenen Umwelten unterschiedlich beeinflusst. Die Genotypen reagieren unterschiedlich empfindlich auf eine Umweltveränderung. Diese Tatsache nennt man Genotyp-Umweltinteraktion. Solche Interaktionen erkennt man insbesondere daran, dass sich die Rangordnung der Genotypen in verschiedenen Umwelten verändern. Nachfolgend ist ein Beispiel für eine Genotyp-Umweltinteraktion dargestellt:

Beispiel: Genotyp-Umwelt-Interaktion am Beispiel der Pflanzenhöhe von *Nicotiana rustica*:



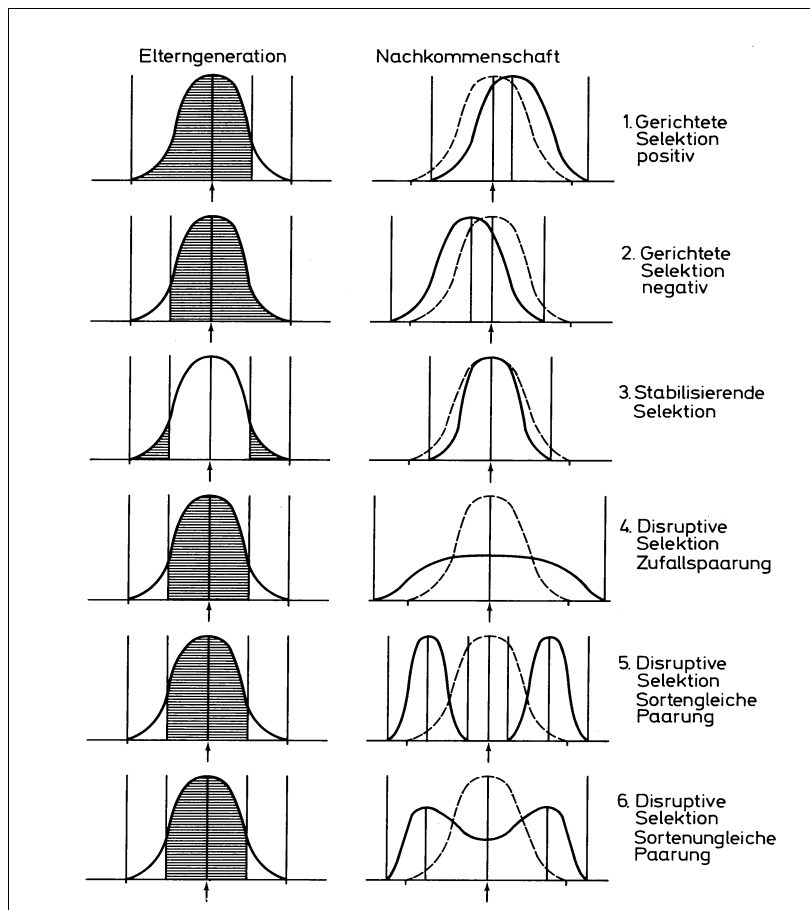
Aus FALCONER 1984

Alle 4 Genotypen zeigen verschiedene Höhen in verschiedenen Umwelten. Genotyp 1.1 und 0.8 zeigen keine G x U-Interaktion, weil ihre Kurven parallel verlaufen. Die anderen beiden Genotypen hingegen verhalten sich in den Umwelten verschieden. Insbesondere Genotyp 0.5 vermag weniger gut auf die günstigeren Umwelten zu reagieren als die anderen Genotypen. Er verändert sogar seinen Rang. Am besten reagiert Genotyp 1.4 auf günstige Umweltverhältnisse.

Selektion an quantitativen Merkmalen

Quantitative Merkmale werden durch mehrere Gene vererbt (polygen). Jedes dieser Gene trägt, je nachdem mit welchen Allelen es besetzt ist, in unterschiedlicher Weise einen kleinen Teil zur Ausprägung des Merkmals bei. In grossen Populationen sind quantitative Merkmale zufallsverteilt (durch die Vielzahl der unterschiedlichen Genotypen mit den verschiedensten Kombinationen von Allelen an den kontrollierenden Genorten) und man findet daher meist **eine Normalverteilung der Merkmalsausprägung** in der Population. Die natürliche Selektion setzt am Phänotyp an, der teilweise vom Genotyp abhängig ist (je nach Heritabilität!). Selektion kann verschieden wirksam werden, je nachdem welche Teile der Population bevorzugt werden:

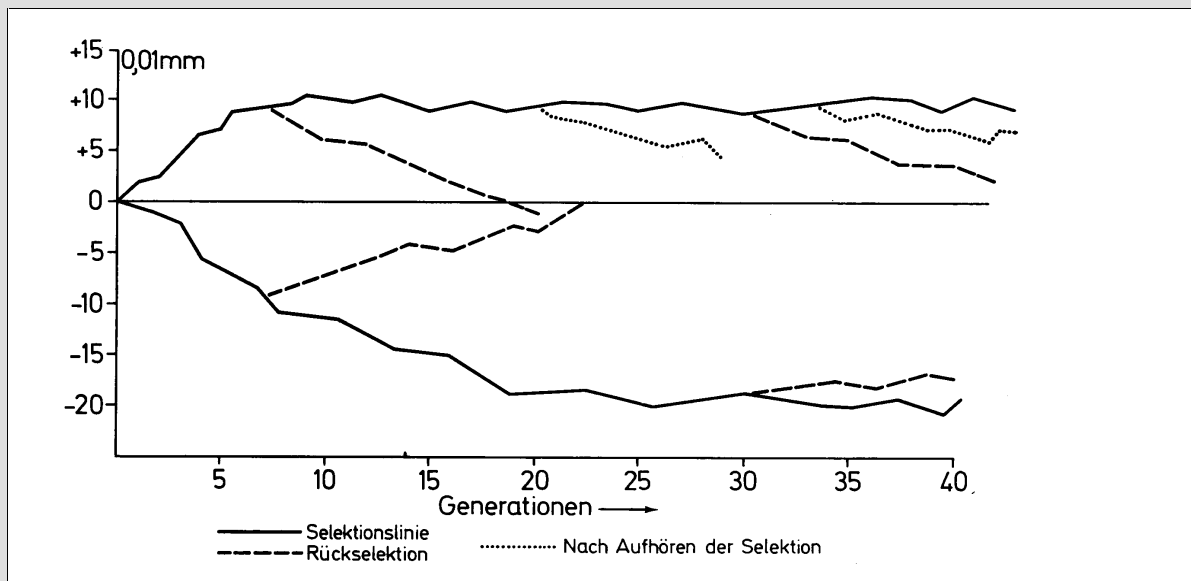
- **Gerichtete Selektion:** Individuen mit einer Merkmalsausprägung am linken oder rechten Rand der Verteilung sind benachteiligt bzw. bevorzugt. In diesem Fall kommt es zu einer Verschiebung des Mittelwertes und die Selektion wirkt in eine Richtung (positiv oder negativ). Deshalb nennt man sie gerichtete Selektion.
- **Stabilisierende Selektion:** Individuen mit einer Merkmalsausprägung an beiden Rändern der Verteilung haben einen Nachteil. In diesem Fall wirkt die Selektion also gegen die beiden Extremtypen, was zu einer Stabilisierung des Genpools um den Mittelwert führt, der konstant bleibt.
- **Disruptive Selektion:** Individuen mit einer Merkmalsausprägung im mittleren Bereich der Verteilung haben einen Nachteil. In diesem Fall werden die Extremtypen bevorzugt. Dies führt zu einer Erhöhung der genetischen Variation, weshalb man disruptive Selektion auch als **diversifizierende Selektion** bezeichnet.



Gerichtete Selektion

Gerichtete Selektion führt zu einer **Verschiebung des Populationsmittelwertes** von Merkmalen. Die natürliche Selektion wirkt auf fitnessrelevante d.h. für das Überleben entscheidende Merkmale. Durch die gerichtete Selektion steigt der Mittelwert dieser Merkmale an bzw. der Anteil fitter Individuen in Bezug auf diese Merkmale nimmt zu, was zu einer Anpassung der Population an ihre Umwelt führt. Gerichtete Selektion kann auch künstlich eingesetzt werden bspw. bei der Forstpflanzenzüchtung. Verändert werden dabei in der Regel jedoch nicht fitnessrelevante, sondern ökonomisch interessante Merkmale durch positive Selektion. Durch die künstliche Selektion soll der Mittelwert solcher interessierender Merkmale in der Zuchtpopulation im Vergleich zur Ausgangspopulation erhöht werden. Wir werden auf die Züchtung und ihre Methoden später noch näher eingehen. Gerichtete Selektion kann in beide Richtungen erfolgen (positiv oder negativ). Mit zunehmender Dauer (Generationen) wird die gerichtete Selektion immer weniger effizient und der Mittelwert der Population erreicht schliesslich ein sogenanntes **Selektionsplateau**, auf dem er dann verharrt. Bei Aufhören der Selektion kehrt die Population häufig zu ihrem ursprünglichen Wert zurück, wenn nicht alle beteiligten Genorte für das vorteilhafte Allel fixiert sind (nur noch diese Allele sind vorhanden). Auf die Ursachen, warum die Population wieder zum ursprünglichen Wert zurückkehrt, kann hier nicht näher eingegangen werden.

Beispiel für gerichtete Selektion:



Selektionserfolg für erhöhte bzw. erniedrigte Thoraxlänge bei *Drosophila melanogaster*. Als 0-Wert dient die Kontrollpopulation. Die Abweichungen sind als Vielfaches der Einheit 0.01 mm angegeben. Aus SPERLICH 1988.

Stabilisierende Selektion

Bei dieser Art der Selektion werden die Extremtypen der Population eliminiert und der **Mittelwert der Population bleibt folglich konstant**. Hingegen verringert sich die **Streuung des Merkmals**. Die Verringerung der Streuung ist nicht unbedingt eine Folge der Abnahme der genetischen Variation, wie man annehmen könnte. Sind heterozygote Individuen nämlich besser gepuffert d.h. weniger empfindlich gegenüber Umweltschwankungen, was häufig der Fall ist, dann weisen sie auch eine geringere Streuung in Bezug auf fitnessrelevante Merkmale auf. Die Streuung der Merkmale kann also zurückgehen, wenn heterozygote Individuen

einen Selektionsvorteil haben, während die genetische Variation erhalten bleibt (weil heterozygoten Individuen zwei Allele tragen, die sie wieder zu gleichen Teilen an die nächste Generation weitergeben, bleibt die genetische Variation in diesem Fall erhalten).

Disruptive (diversifizierende) Selektion

Bei disruptiver Selektion sind die Extremtypen von der Selektion begünstigt. Dies führt zu einer **Zunahme der Streuung**, weshalb man auch von diversifizierender Selektion spricht. Das Ergebnis hängt vom Paarungssystem ab. Interessant ist vor allem der Fall, wenn positiv assortative Paarung vorliegt. In diesem Fall führt die disruptive Selektion zu einer Trennung des Genpools. Disruptive Selektion kann also als ein Modell für die Artbildung betrachtet werden. Für Details wird hier auf FALCONER oder SPERLICH verwiesen.

Künstliche Selektion

Gerichtete Selektion wird vom Menschen schon sehr lange ausgeübt, um Merkmale von Tieren und Pflanzen für seine Zwecke zu verändern. Zumeist wird positive gerichtete Selektion angestrebt, d.h. **Individuen mit besonders günstiger Merkmalsausprägung werden ausgelesen und weitervermehrt, um so das Populationsmittel des Merkmals in der Folgegeneration zu verbessern**. Künstliche Selektion wird seit Jahrtausenden verwendet, um beispielsweise die Fruchtgrösse oder den Fruchtertrag von Pflanzen zu erhöhen. Aber auch viele andere Merkmale sind durch Selektion künstlich verändert worden. Auch heute noch spielt die **Auslesezüchtung**, wie man diese Art der Züchtung nennt, noch immer eine wichtige Rolle. Die meiste Züchtungsarbeit bei Waldbäumen etwa erfolgt mittels positiver Auslesezüchtung.

Künstlich ist die vom Menschen betriebene Selektion deshalb, weil sie sich von der natürlichen Selektion klar unterscheidet. **Die natürliche Selektion greift an Merkmalen an, die für das Überleben bzw. die Fitness wichtig sind** oder mit ihr in Zusammenhang stehen. Sie versucht dadurch, die mittlere Populationsfitness anzuheben und die Population an ihre Umwelt anzupassen. Der Massstab der menschlichen Selektion ist nicht die Steigerung der Fitness sondern **die Verbesserung ökonomisch interessanter Merkmale**. Als Folge davon **kann die künstliche Selektion die Fitness und damit die Überlebensfähigkeit der Population reduzieren**. Dies ist insbesondere der Fall bei starker Selektion, weil dadurch die genetische Variation stark eingeschränkt wird und Allele infolge von Drift verloren gehen, so dass die Anpassungsfähigkeit der Zuchtpopulation stark reduziert ist. Beispiele aus der landwirtschaftlichen Züchtung zeigen die Gefahren künstlicher Selektion ganz klar auf. Viele der Zuchtprodukte (Getreide, Mais etc.) sind trotz kurzer Lebensdauer von lediglich rund 4 Monaten nur noch lebensfähig, wenn ihre Umwelt durch den Einsatz von Herbiziden und Pestiziden kontrolliert wird. **Für Waldbäume sind die Gefahren einer Einengung der genetischen Basis durch Züchtung noch viel grösser als bei Kulturpflanzen, weil Bäume sehr langlebig sind, eine hohe zeitliche und räumliche Umweltvariabilität überstehen müssen und weil sich ihre Umwelt, im Gegensatz zur Landwirtschaft, nicht steuern oder kontrollieren lässt.**

Die Verbesserung quantitativer Merkmale durch Auslesezüchtung

Die Verbesserung von quantitativen Merkmalen mittels Züchtung wird durch künstliche Selektion realisiert. Grundsätzlich werden bei der Auslesezüchtung nur bestimmte, ausgelesene Genotypen zur Vermehrung bzw. Produktion der Nachkommen zugelassen. Es sind dies vor allem solche Genotypen, deren phänotypischer resp. genotypischer Wert weit überdurchschnittlich ist. Damit eine solche Auslese möglich ist, muss das Merkmal in der Population Variation aufweisen. Je mehr Variation ein Merkmal zeigt, um so grösser ist die Wirkung der künstlichen Selektion, wie wir später noch sehen werden. Künstliche Selektion, die sich nur der additiven genetischen Variation bedient (d.h. welche die Zuchtprodukte auf generati-

vem Weg erzeugt) hat zum Ziel, die Häufigkeit günstiger Allele zu erhöhen. Die additiven Effekte dieser günstigen Allele können so in den Nachkommen eine dauernde Verbesserung des Merkmals hervorbringen.

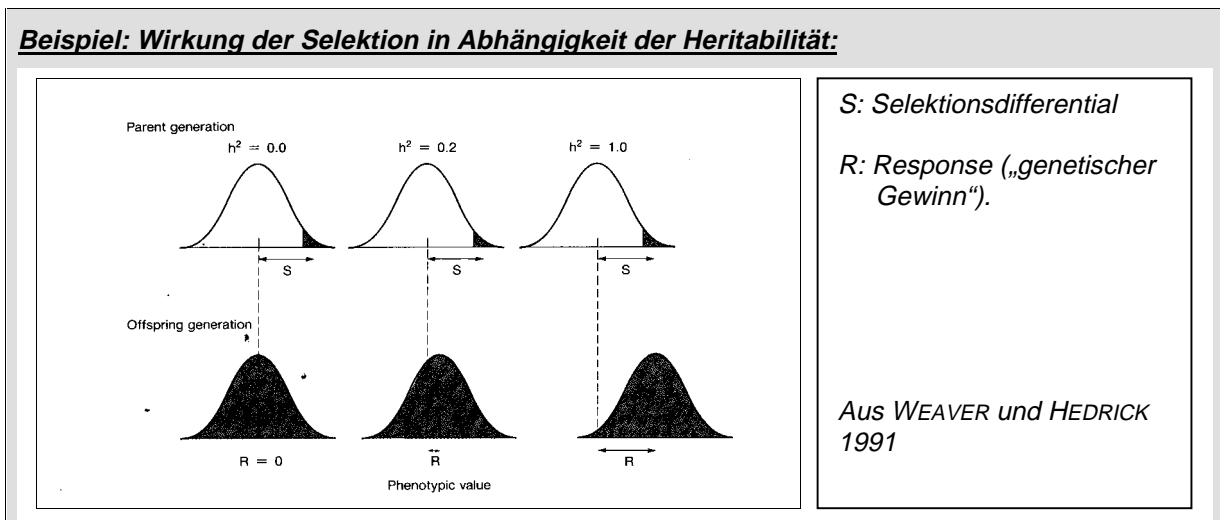
„Genetischer Gewinn“

Die erreichte Verbesserung des Merkmals wird von Züchtern als „genetischer Gewinn“ bezeichnet und normalerweise ausgedrückt als Zunahme des Mittelwertes des Merkmals im Vergleich zur vorhergehenden Generation. Der Begriff „genetischer Gewinn“ muss allerdings kritisch gewertet werden. Ein genetischer Gewinn entsteht nur in Bezug auf das züchterisch bearbeitete Merkmal. Weil durch die Selektion andere Genorte und deren Allelhäufigkeiten beeinflusst werden, und weil dies oft eine negative Beeinflussung ist (bspw. indem sich die genetische Variation verringert), kann in Bezug auf den Gesamtgenpool der Population nicht von einem Gewinn gesprochen werden. Selektion führt immer zu einer Reduktion der genetischen Variation. Ist sie sehr stark, dann kann sie gar zu zufälligen Verlusten von Allelen führen (Drift). Beides hat eine reduzierte Fitness und eine verminderte Anpassungsfähigkeit der Population zur Folge. Dies ist mit Sicherheit kein Gewinn, weshalb der bei den Züchtern weit verbreitete Begriff als sehr fraglich zu betrachten ist. Daran ist immer zu denken, wenn im Folgenden von „genetischem Gewinn“ die Rede ist. Daher ist dieser gebräuchliche Begriff im Folgenden in Anführungszeichen gesetzt. Wir werden auf die Risiken der Züchtung noch zu sprechen kommen.

Welche Faktoren bestimmen den „genetischen Gewinn“ einer züchterischen Massnahme?

Die Wirkung der künstlichen Selektion ist eine Funktion der Heritabilität des Merkmals, der Variation des Merkmals in der Ausgangspopulation und der Selektionsintensität. Wir wollen diese drei Faktoren im Folgenden etwas näher betrachten.

Hohe **Heritabilität** bedeutet, dass ein grosser Anteil der phänotypischen Variation eines Merkmals genetisch bedingt ist. Folglich hat der Züchter bei der Auslese von phänotypisch überdurchschnittlichen Individuen eine höhere Wahrscheinlichkeit, dass die phänotypisch überlegenen Individuen seiner Wahl auch genotypisch überlegen sind. Umgekehrt ist die Selektionswirkung bei phänotypischer Auslese von Merkmalen mit kleiner Heritabilität gering, weil ein grosser Teil des Phänotypwertes durch die Umwelt bedingt ist und weil deshalb die Wahrscheinlichkeit, dass überdurchschnittliche Genotypen in der Auswahl enthalten sind, relativ klein ist. Die folgende Darstellung soll dies illustrieren:

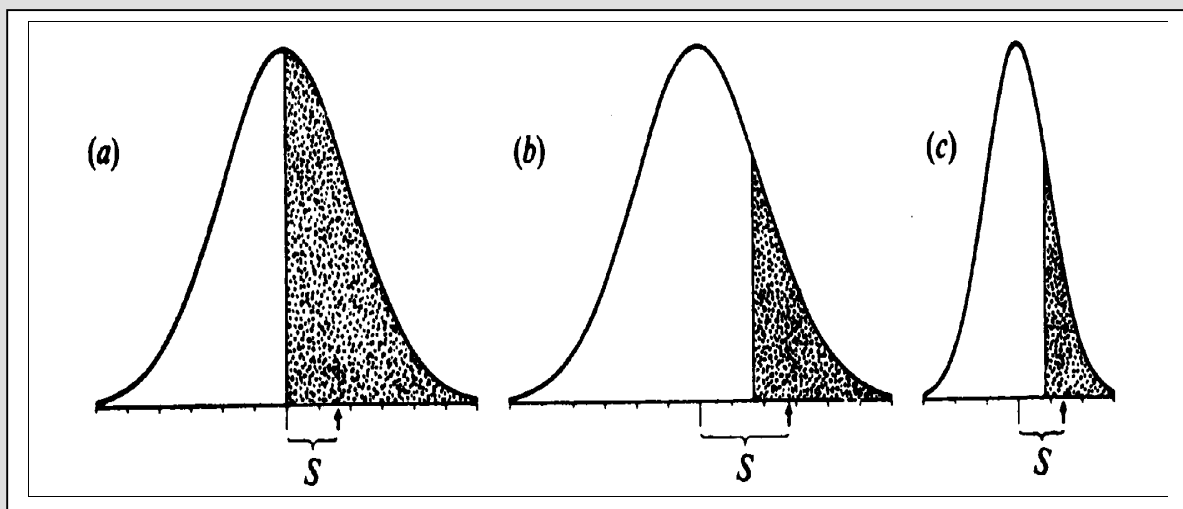


Die **Variation des Merkmals in der Ausgangspopulation** ist ebenfalls wichtig für den „genetischen Gewinn“, der realisiert werden kann, weil er das Selektionsdifferential S bestimmt. Unter Selektionsdifferential versteht man die Differenz zwischen dem mittleren Wert des Merkmals in der Ausgangspopulation und dem mittleren Wert des Merkmals im ausgewählten Teilkollektiv, welches als Zuchtpopulation dient, ausgedrückt als

$$S = \bar{X}_{\text{ausgewähltes Kollektiv}} - \bar{X}_{\text{Ausgangspopulation}}$$

Häufig wird es in Einheiten der Standardabweichung des Merkmals angegeben. S ist von zwei Faktoren abhängig: Vom Teilkollektiv bzw. vom Anteil der Population, die als Zuchtpopulation ausgewählt wird (Selektionsintensität) und von der Variation des Merkmals (Standardabweichung). Wenn das Merkmal in der Ausgangspopulation eine grosse Variation zeigt, dann kann das Selektionsdifferential gross sein, wenn dies nicht der Fall ist, dann ist S klein und die Wirkung der Selektion ist geringer. Folgendes Beispiel soll dies illustrieren:

Beispiel. Selektionsdifferential und Variation des Merkmals:



Alle Individuen im punktierten Bereich werden als Zuchtpopulation ausgewählt. Fall a: 50 % selektiert, $S = 1.6$ Einheiten der Standardabweichung; Fall b: 20 % selektiert, $S = 2.8$ Einheiten der Standardabweichung; Fall c: 20 % selektiert, $S = 1.4$ Einheiten der Standardabweichung. Das Selektionsdifferential S ist bei gleicher Selektionsintensität also kleiner, wenn die Varianz des Merkmals geringer ist. Dies reduziert den möglichen „genetischen Gewinn“. Aus FALCONER 1984.

Dritte wichtige Einflussgrösse ist die **Selektionsintensität** d.h. der Ausschnitt aus der Ausgangspopulation, der für die Zuchtpopulation ausgewählt wird. Je kleiner der prozentuale Anteil der ausgewählter Individuen ist, um so intensiver ist die Selektion und um so höher ist der „genetische Gewinn“, weil das Selektionsdifferential grösser wird, wie wir oben gesehen haben.

Der „genetische Gewinn“ lässt sich nach der folgenden Formel abschätzen:

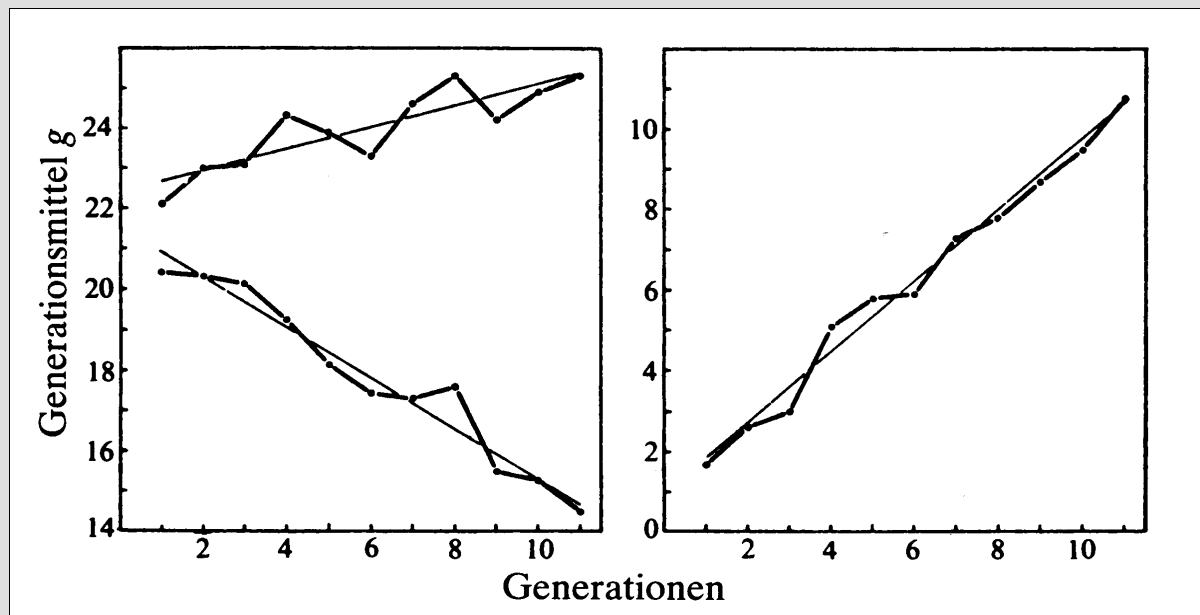
$$G = h^2 S \quad \text{mit } G : \text{„genetischer Gewinn“}, h^2 : \text{Heritabilität des Merkmals und } S : \text{Selektionsdifferential}$$

wobei für Zuchtpopulationen, die auf generativem Wege Nachkommen produzieren, die **Heritabilität im engeren Sinne** verwendet wird, weil ja nur der additive Anteil der genetisch bedingten Variation an die Nachkommen weitergegeben wird.

Ergebnisse künstlicher Selektion

Künstliche Selektion kann je nach den vorher beschriebenen Faktoren sehr **grosse Wirkung** zeigen. Die heute existierenden Hunderassen, die alle durch Selektion aus dem Wolf entstanden sind, belegen dies eindrücklich. Auch wenn wir die Selektionserfolge bei den Nutzpflanzen betrachten, so sind erhebliche Steigerungen im Fruchtertrag oder in der Fruchtqualität realisiert worden. Mit reiner Auslesezüchtung kann man phänotypische Merkmale also sehr stark verändern. Wir werden später noch sehen, in welcher Grössenordnung der „genetische Gewinn“ bei der Forstpflanzenzüchtung etwa liegt. Hinter der Veränderung phänotypischer Merkmale verbirgt sich eine ebenso starke Veränderung der Allelfrequenzen an den für das Merkmal beteiligten Genorten. Zusätzlich jedoch sind auch gekoppelte Gene von der Selektion betroffen sowie Gene, die Merkmale kodieren, die mit dem züchterisch veränderten Merkmal korreliert sind. Schliesslich führt starke Selektion auch zu zufälligen Veränderungen als Folge von Drifteffekten.

Ein Beispiel für die Wirkung künstlicher Selektion:



Dargestellt ist der Selektionserfolg für das Körpergewicht (Gramm) von Mäusen über 11 Generationen. Auf der linken Seite ist die Entwicklung des Körpergewichtes nach positiver und negativer Selektion, auf der rechten Seite die Entwicklung des Unterschiedes zwischen den beiden Selektionslinien dargestellt. Der mittlere „genetische Gewinn“ pro Generation beträgt 0.27 g für die positive und 0.62 g für die negative Selektion. Nach nur 11 Generationen Selektion ist ein Unterschied im mittleren Körpergewicht von 10 g entstanden, das sind rund 50 % des Ausgangsgewichtes!!
Aus FALCONER 1984.

Auslesezüchtung bei forstlichen Baumarten

Auslesezüchtung arbeitet mit der vorhandenen Variation der Merkmale, die sie verändern will. **Die Arbeit des Züchters besteht also darin, diese Variation zu erkennen, ihren genetischen Hintergrund aufzuklären und genetisch überdurchschnittliche Individuen auszulesen, die dann Nachkommen hervorbringen, die ein besseres Populationsmittel aufweisen als die Ausgangspopulation.** Es gibt verschiedene Intensitäten, die bei der Auslese angewendet werden können, wie die folgende Übersicht zeigt:

1. Auswahl von Herkünften mit phänotypisch überdurchschnittlicher Leistung (**Provenienzwahl**)
2. Auswahl von phänotypisch überdurchschnittlichen **Samenerntebeständen** innerhalb geeigneter Herkünfte
3. Auswahl von phänotypisch überdurchschnittlichen **Samenbäumen** innerhalb geeigneter Herkünfte bzw. Samenerntebestände
4. Auswahl von phänotypisch überdurchschnittlichen Plusbäumen in einer Herkunftsregion und Anlage von **Samenplantagen**
5. Auswahl genetisch geprüfter Plusbäume und Anlage einer **Hochzuchtsamenplantage**
6. Auswahl von Kreuzungspartnern mit einer überdurchschnittlich guten speziellen Kombinationseignung und gezielte Bestäubung dieser Kreuzungseltern zur Erzeugung von generativen Nachkommen mit überdurchschnittlichen Eigenschaften
7. Auswahl überdurchschnittlicher Kreuzungsnachkommen und vegetative Vermehrung (**Klongemische**)

Die **Selektionsintensität** und damit der realisierbare „genetische Gewinn“ nimmt von 1 nach 7 zu. Bei den Verfahren 1 bis 4 basiert die Auslese lediglich auf einer **phänotypischen Auswahl**. Zwar steigt die Chance (je nach Heritabilität mehr oder weniger!), dass bei der Auswahl überdurchschnittlicher Phänotypen auch ein höherer Anteil an guten Genotypen ausgewählt wird, der Selektionsgewinn ist jedoch deutlich kleiner, als wenn der additive genetische Wert der ausgelesenen Individuen bekannt und überdurchschnittlich ist, da ein Teil des Phänotyps ja durch die Umwelt bedingt ist. Das Verfahren 5 basiert auf der Prüfung dieses additiven Wertes; in den Zuchtpopulationen (Hochzuchtsamenplantagen) werden nur Individuen mit überdurchschnittlicher Kombinationseignung verwendet. Die Verfahren 6 und 7 nutzen zusätzlich auch noch den nicht additiven Teil der genetischen Variation und erzielen deshalb den höchstmöglichen Selektionsgewinn.

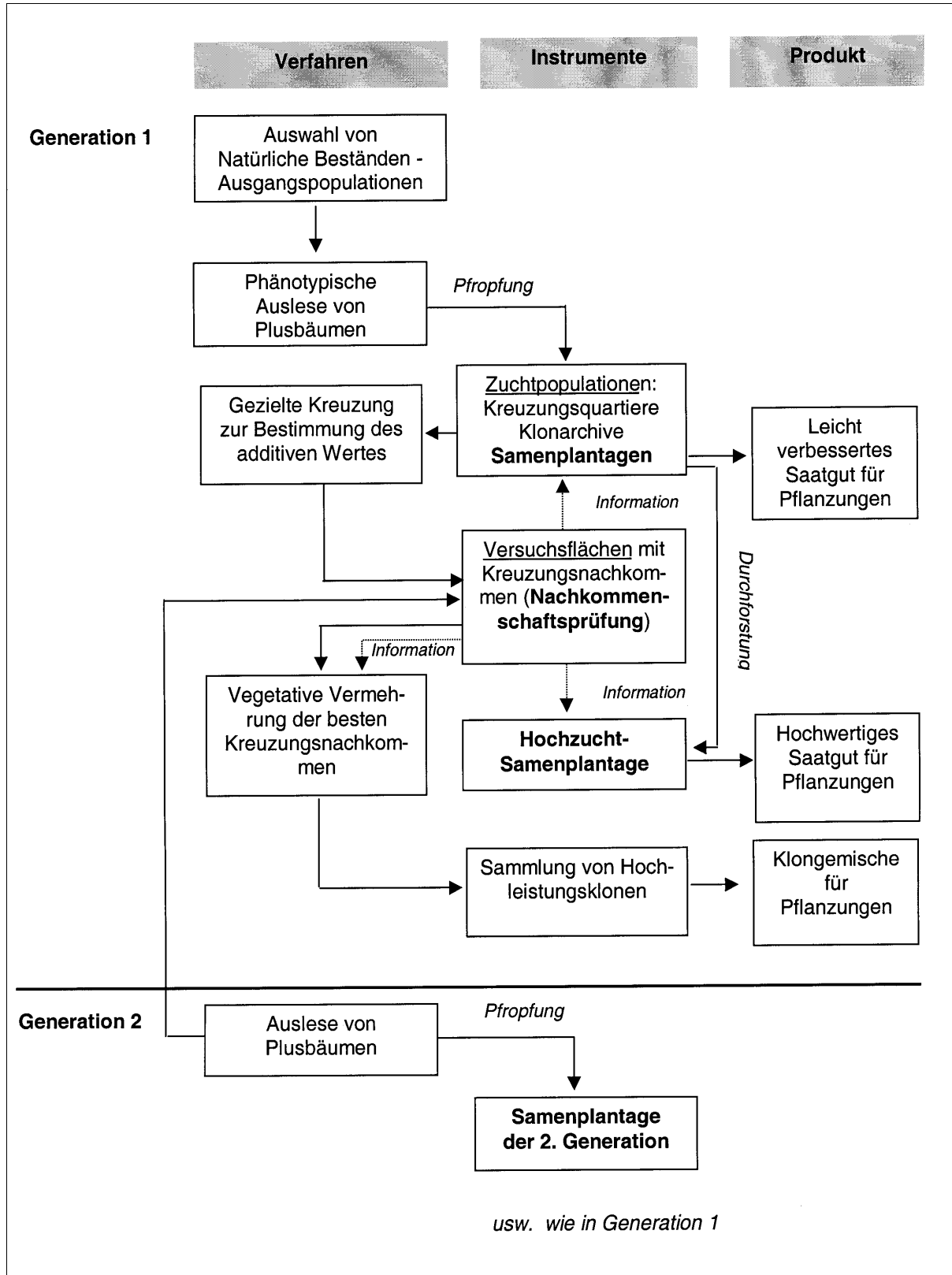
Wenn man von forstlichen Züchtungsprogrammen spricht, dann meint man in der Regel nur jene Verfahren, welche den additiven Wert der ausgewählten Individuen bestimmen d.h. eine sogenannte **Nachkommenschaftsprüfung** durchführen und nur Material in den Zuchtpopulationen verwenden, dessen additiver Wert bekannt ist. Die Verfahren 1 bis 4 rechnet man nicht zur eigentlichen Forstpflanzenzüchtung; sie gehören eher in den Bereich der Provenienzwahl und der normalen Saatgutgewinnung, obgleich auch mit diesen Verfahren ein gewisser züchterischer Effekt erzielbar ist.

Ablauf und Elemente eines Züchtungsprogrammes

Züchtungsprogramme zur Verbesserung bestimmter Merkmale bei Baumarten folgen generell einem bestimmten Ablauf und benutzen in der Regel dieselben Verfahren und Instrumente (*siehe Darstellung auf der folgenden Seite*), wobei gewisse Varianten möglich sind. Kleinere Zuchtprogramme verfügen in der Regel über keine Kreuzungs- und Klonarchive, sondern sie arbeiten lediglich mit einer Samenplantagen, die sowohl für die züchterische Arbeit d.h. für die Kreuzungsarbeit zum Zwecke der Nachkommenschaftsprüfung als auch für die Produktion von verbessertem Nachzuchtmaterial dient. Kleinere Zuchtprogramme benutzen in der Regel die Information über den additiven Wert der Plusbäume dazu, die bereits existierende Samenplantage zu durchforsten d.h. die Klone mit ungenügenden Zuchtwerten zu entnehmen, während grössere Zuchtprogramme neue Hochzuchtsamenplantagen mit besserer Anordnung der Klone begründen. Kleinere Zuchtprogramme beschränken sich in der Regel auf die generative Vermehrung d.h. sie verzichten auf die Produktion von Klonen aus den besten Kreuzungsnachkommen. In der Regel werden Züchtungsprogramme über

mehrere Generationen fortgesetzt, weil sich der genetische Gewinn“ dadurch kumulieren lässt.

Verfahren und Instrumente eines klassischen forstlichen Züchtungsprogrammes:



Züchtungsziele

Züchtung verfolgt **wirtschaftliche Ziele**. Die Ziele können sehr verschieden sein. Hauptsächlich wird mit der forstlichen Züchtung aber eine Steigerung des Ertrages angestrebt d.h. Höhen- und Volumenwachstum sollen verbessert werden. Es gibt hingegen auch Programme, die sich hauptsächlich auf die Verbesserung der Schafform (Geradschaftigkeit, Astigkeit) oder die Veränderung der Holzeigenschaften (Zellstoffproduktion) konzentrieren und solche, die die Resistenzeigenschaften gegenüber Pathogenen zu verbessern suchen. Gewisse Programme streben eine kombinierte Auslese an d.h. sie versuchen gleichzeitig mehr als ein Merkmal zu verbessern. In der Regel wird bei allen Programmen angestrebt, neben verbesserten Merkmalen gleichzeitig auch angepasstes und widerstandsfähiges Material zu erhalten. Weil durch die Auslese aber die ursprüngliche Variation immer eingeschränkt wird, steigt in jedem Fall unweigerlich auch das Risiko einer ungenügenden Anpassungsfähigkeit und Widerstandsfähigkeit. Ein weiteres Züchtungsziel kann auch sein, Pflanzenmaterial für Sonderstandorte zu entwickeln, auf denen das herkömmliche Material nicht oder nur ungenügend gedeiht, um so die Produktionsfläche erweitern zu können. Ferner kann Züchtung auch zum Ziel haben, phänologische Merkmale zu verändern bspw. einen späteren Austrieb zu erreichen, um Schäden durch Frost zu verringern oder zu vermeiden. Auch dadurch lassen sich die Einsatzmöglichkeiten für eine Art auf ein weiteres Standortsspektrum ausdehnen.

Beispiel: Züchtungsziele für verschiedene Baumarten in Frankreich (IDF 1994)

	Peupliers	Merisier	Chêne rouve	Chênes indigènes	Hêtre	Cyprés	Cèdres	Sapin de Céphalonie	Pin maritime	Pin laricio	Pin sylvestre	Douglas	Epicéa commun	Mélèzes	Sapin pectiné	
Critères de sélection pour chaque espèce																
ADAPTATION																
- Générale aux conditions pédoclimatiques	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••
- Particulières :																
froid																
gelées tardives			•	•	•	•	•	•		•			•		•	•
sécheresse estivale						•	•	•	•					•	•	•
calcaire								•								•
RÉSISTANCE																
- Maladies	(1)	(2)	(3)			(4)									(4)	
- Insectes	•								(5)		(6)					
CROISSANCE																
- Croissance initiale	••	••	•	•	••	••	••	••		•	•	•				•
- Vigueur générale (hauteur, diamètre)	••	•	•	••	•	•	•	•	••	••	••	••	••	••	••	••
FORME																
- Rectitude du fût	•	••			•				••		••	••			••	
- Branchaison :																
diamètre des branches	•	••	••		•											••
angle des branches	•	•	•	•	••	••				•	•	•				
défauts de fourchaison	•	••	••		••	••				••	••	••				
QUALITÉ DU BOIS																
- Densité			•	•					•	•	•	•	••	•	•	
- Absence de bois de réaction		•														
- Absence de fibre torse			•			•										
<ul style="list-style-type: none"> • : caractère pris en compte dans la sélection •• : caractère prioritaire dans la sélection (1) : rouilles, chancre, marssonina (2) : cylindrosporiose (3) : encre (4) : chancre (5) : matsucoccus (6) : défoliateurs 																

Züchtungserfolge – „genetische Gewinne“

Forstliche Züchtung kann erhebliche Erfolge erzielen. Der Erfolg hängt von den vorher beschriebenen Voraussetzungen und Kriterien ab, er lässt sich daher nicht generell beziffern. Stellvertretend sollen hier deshalb einige Beispiele angeführt werden, um das Potential forstlicher Züchtungsarbeit aufzuzeigen:

- Bei Nachkommenschaften aus kontrollierten Aspen-Kreuzungen liess sich eine relative Steigerung der Wuchsleistung um 27 % erzielen, wenn die Zahl der Genotypen durch mehrfache aufeinanderfolgende Auslese von 1'100 Stück auf 75 reduziert wurde (WEISSGERBER 1988)
- Bei Fichte konnte eine Verbesserung der Wuchsleistung um 60 % erzielt werden durch Auslese und Reduktion des Ausgangskollektives von 62'400 Stück auf 303 Bäume (WEISSGERBER 1988)
- Züchtungsprogramme in Neuseeland mit *Pinus radiata* erbrachten in der 1. Genration je nach Vorgehen und Intensität Steigerungen im mittleren Volumen pro Baum zwischen 12 und 26 %. In Bezug auf die Volumenleistung pro Hektar waren maximale Steigerungen von 46 % zu verzeichnen. In Bezug auf die Geradschaftigkeit betrugen die „Gewinne“ zwischen 1 % und 23 % (SHELBOURNE et al. 1989)
- Für die Douglasie sind in französischen Züchtungsprogrammen folgende Steigerungen erzielt worden: Höhe im Alter 15: + 15 %; BHD im Alter 15: + 26 %; Verschiebung des Austriebes im Frühling (geringere Frostschäden): + 55 %; Geradschaftigkeit: + 28 %; Astwinkel: + 20 %; Holzdichte: + 12 % (BASTIEN 1994)

Beispiel: „Genetische Gewinne“ im französischen Züchtungsprogramm für *Pinus maritima*

Variétés polyvalentes créées à l'initiative de l'INRA et de l'AFOCEL pour le massif forestier aquitain et issues du programme de sélection récurrente sur la race landaise							
Appellation	Vergers de clones : St-Pée	Vergers de semis Sore, Cabanac, Lavercantière	Vergers de semis de Malente	Vergers polycross clones G ₁	Vergers polycross clones G ₂	Variété "bulk" G ₁ INRA	Vergers de pollinisation contrôlée
Caractéristiques	St-Sardos	Lavercantière	de Malente	clones G ₁	clones G ₂	INRA	contrôlée
Génération de la population de production	G ₀	G ₁	G ₂	G ₁	G ₂	G ₁	G ₀ + G ₁
Génération de la variété produite	G ₁	G ₂	G ₃	G ₂	G ₃	G ₁	G ₁ + G ₂
Début et fin d'installation ou production "bulk"	1962 1967	1967 1978	1978 1987	1986 1992	1994 1997	1986 1992	1987 -
Date approximative de production massive	1985	1995	2005	2010	2015	1988	1994
Surfaces en ha (vergers)	10	220	60	200	100	-	13
Quantité de graines en tonnes (verger) ou nombre de plants (bulk)	0,3	4	2	10	5	20 000	30 kg/ha
Gain génétique relatif sur le volume du fût	7 %	15 %	35 %	50 %	75 %	50 %	25 %
Gain génétique relatif sur l'écart à la verticalité basale du tronc	10 %	20 %	30 %	40 %	60 %	40 %	50 %

G₀: Phänotypische Auswahl 1. Generation; G₂: geprüfte 2. Generation, G₃: geprüfte 3. Generation; Vergers de semis: Sämlingsplantage; Vergers de clones: Klonplantage

Aus DUREL et al. 1994

Mit fortschreitender Generationenzahl wird sich der Züchtungserfolg noch steigern lassen. Allerdings nehmen auch die Risiken zu, weil die genetische Basis immer mehr verringert wird und weil der Verwandtschaftsgrad und das Inzuchtrisiko steigen.

Risiken der Züchtung

Quantitative Merkmale in Baumpopulationen zeigen eine Normalverteilung d.h. es gibt in jeder Population Individuen mit überdurchschnittlich, durchschnittlich und unterdurchschnittlich ausgeprägten Merkmalen. Die Auslesezüchtung verwendet für die künftigen Populationen lediglich jene Individuen, die in Bezug auf ein gewünschtes Merkmal überdurchschnittlich sind. **Zwangsläufig führt dies zu einer Reduktion der Individuenzahl und zu einer Reduktion der genetischen Variation nicht nur an jenen Genorten, welche das Merkmal kodieren, sondern auch an anderen Genorten.** Als Konsequenz der künstlichen Selektion vermindert sich also die genetische Variation und damit die **Stabilität** und die **Anpassungsfähigkeit** der Population, und zwar um so mehr, je stärker die künstliche Selektion ausgeübt wird. Züchterische Gewinne sind nicht ohne diese negativen Effekte zu haben. Züchtung beinhaltet also Risiken, die es zu beachten gilt. Dass diese Risiken erheblich sein können, zeigen **viele negative Beispiele** aus der land- und forstwirtschaftlichen Züchtung, wovon hier nur einige stellvertretend genannt sein sollen:

- Im letzten Jahrhundert basierte die Ernährung der irischen Bevölkerung praktisch ausschliesslich auf einem einzigen Kartoffel-Klon mit dem Namen „Lumpur“, der extrem empfindlich gegenüber einem *Phytophthora* Pilz war. 1841 wurde der grösste Teil der Anbaufläche von diesem Pilz befallen und die Ernte praktisch vollständig vernichtet. Die Folgen waren verheerend. Zwischen 1841 und 1851 verringerte sich die irische Bevölkerung infolge von Hungersnöten von 8.2 Millionen auf 6.6 Millionen Einwohner (ULLRICH 1976)
- Im US Bundesstaat Iowa bestand 1941 99 % der Anbaufläche von Gerste aus der reinen Linie „Richmond“, die gegen den Pilz *Puccinia graminis* resistent war, hingegen sich als sehr anfällig gegenüber dem Pilz *Puccinia coronata* erwies, so dass grosse Ertragsausfälle entstanden. Die Züchter reagierten und 1954 bestanden etwa 92 % der Anbaufläche aus einer Kreuzung zwischen der Linie „Richmond“ und „Victoria“, die gegenüber beiden *Puccinia* Arten resistent war, hingegen, wie sich zeigte, durch den Pilz *Drechsleria victoriae* stark befallen wurde. Deswegen wurden weitere Linien eingekreuzt und 1950 bestand 75 % der Anbaufläche aus der Kreuzung „Richmond x Victoria x Bond“ mit dem Namen „Clinton“. Bereits 1953 zeigte diese Kreuzung aber wieder Verluste von 30 % infolge von neu entstandenen Stämmen von *Puccinia coronata*. 1970 liessen sich 463 verschiedene Stämme von *Puccinia coronata* nachweisen. Dieses Beispiel zeigt sehr deutlich, wie rasch neue Schaderreger entstehen können und wie schnell grosse Schäden resultieren, wenn die genetische Basis schmal ist (ULLRICH 1976)
- Der Pappel-Anbau erfolgt seit den 50er Jahren ausschliesslich mit Hybriden zwischen *P. nigra* und *P. deltoides*. Besonders günstige Kreuzungsnachkommen wurden und werden vegetativ vermehrt und viele Flächen bestehen nur aus einem einzigen Klon, was gefährlich ist. Der Klon „Robusta“ bspw. erwies sich im Nachhinein als sehr anfällig gegenüber dem Pilz *Dothichizia*. Gemäss FRÖHLICH (1968) entstanden durch die Klonwirtschaft in Deutschland Ausfälle an Pappel von jährlich einigen 100' 000 DM, weil sich gewisse Pathogene auf bestimmte Klone spezialisierten und so grosse Schäden anrichteten.

Die schmale genetische Basis vieler Hohertragsorten in der Landwirtschaft hat auch heute noch zur Konsequenz, dass die ungenügende Anpassungsfähigkeit und Widerstandskraft durch starke Manipulation der Umwelt mittels Anbautechnik, Herbiziden, Pestiziden, und

Fungiziden künstlich ausgeglichen werden muss, damit die Sorten überleben und ihre Leistung erbringen können. Wir haben schon gesehen, dass die Risiken bei Waldbäumen ungleich grösser sind, weil sie langlebig sind, eine hohe Umweltvariabilität aushalten müssen und weil ihre Umwelt nicht manipuliert werden kann. Die Risiken der Züchtung müssen bei Waldbäumen also besonders beachtet werden! Züchtung hat auch unbestreitbare Vorteile. Ohne Züchtung könnte die Bevölkerung der Erde heute nicht ernährt werden. Züchtung verlangt hingegen einen sinnvollen Kompromiss zwischen angestrebtem Gewinn und Betriebssicherheit d.h. Widerstandsfähigkeit und Anpassungsfähigkeit der Zuchtpopulationen.