

# Populationsgleichgewicht bei tetraploiden Diöcisten

J. Pohlmann

Arbeitsbereich Genetik, Institut für Allgemeine Botanik, Universität Hamburg (BRD)

## Population Equilibrium in Tetraploid Dioecists

**Summary.** Based on certain defined assumptions a general model for tetraploid populations with heterosomes is presented. With respect to their heterosomes, an equilibrium is attained in all populations, so that the frequencies of genotypes are dependent on the distribution of sexes in relation to the genotypes ( $z$ ) and the degree of heterosomy ( $h$ ). As the equilibrium is reached in only a few generations, natural populations ought to be in a balanced state.

**Zusammenfassung.** Die Modelluntersuchung an tetraploiden Populationen mit Heterosomen zeigt, daß es hinsichtlich der Heterosomen einen Gleichgewichtszustand gibt. Wenn man, wie im vorliegenden Fall, gleiche Fitness für alle Genotypen voraussetzt, hängt der Gleichgewichtszustand von der Verteilung der Geschlechter auf die einzelnen Genotypen ( $z$ ) und dem Grad der Heterosomie ( $h$ ) ab. Das Gleichgewicht wird bereits nach wenigen Generationen erreicht, so daß anzunehmen ist, daß sich natürliche Populationen im Gleichgewichtszustand befinden.

## Einleitung

Warmke und Blakeslee (1939 und 1940) haben aufgrund ihrer Untersuchungen der Geschlechtsvererbung bei tetraploiden *Silene* geschlossen, daß es stabile tetraploide diöcische Populationen geben könnte, und haben diese auch künstlich erzeugt. Löve (1942) berichtet über solche natürlich auftretenden diöcischen tetraploiden *Silene*. Sie vermutet aber gleichzeitig einen grundsätzlichen Unterschied hinsichtlich der Geschlechtsbestimmung zwischen polyploiden *Silene* und polyploidem *Rumex acetosa*, da bei letzterem Zwitter auftreten. Dies ist aber kein grundsätzlicher, sondern höchstens ein quantitativer Unterschied, denn auch bei tetraploiden *Silene* wurde ein gewisser Anteil Zwitter gefunden (Warmke und Blakeslee 1939). Dieser Anteil von Zwittern ist aber nicht konstant, und die Ausprägung ändert sich bei den einzelnen Individuen im Laufe eines Jahres (Pohlmann unveröff.). Auch die Gattung *Bryonia* ist im Zusammenhang mit der Frage nach der Geschlechtsausprägung bei polyploiden Diöcisten äußerst interessant, da sie im Mittelmeerraum durch diöcische und monöcische Arten vertreten ist, die als diploide, tetraploide und hexaploide Formen existieren (Bilge 1955, Contandriopoulos 1962, Pohlmann 1975). Auch wenn in dieser Gattung bislang keine morphologisch erkennbaren Heterosomen gefunden wurden, dürften nach allen bisherigen Kreuzungsergebnissen funktio-

nell unterscheidbare X- und Y-Chromosomen vorhanden sein, die im Gegensatz zur Ansicht von Linnert (1957) entsprechend den *Silene*- und *Rumex*-Heterosomen wirken. Für die geplante weitere experimentelle Untersuchung soll in der vorliegenden Arbeit theoretisch geprüft werden, ob tetraploide Populationen einen stabilen Gleichgewichtszustand hinsichtlich der Heterosomen erreichen, wo dieses Gleichgewicht bei verschiedener sexueller Ausprägung der einzelnen Genotypen liegt und wie schnell dieses Gleichgewicht von wahrscheinlichen Ausgangsformen her erreicht wird.

## Modellbildung

Zunächst soll in den Populationsmodellen die Paarung der Heterosomen und ihre Verteilung auf die einzelnen Geschlechtszellen untersucht werden. Es wird hier nur der Fall der Chromosomenspaltung betrachtet und die bei Tetraploiden sonst auch mögliche Chromatidspaltung (Seyffert 1960) nicht berücksichtigt, da sie wegen der Nichtpaarung der Differentialsegmente in diesem Zusammenhang ohne Bedeutung ist. Bei den Pflanzen mit 4 X-Chromosomen ( $X^4$ ) können bei regelmäßiger Verteilung nur Gameten mit 2 X-Chromosomen ( $X^2$ ) entstehen.  $X^3Y$ -Pflanzen müssen bei regelmäßiger Verteilung die beiden Gametensorten  $X^2$  und  $XY$  mit gleicher Häufigkeit liefern. Bei  $XY^3$ -Pflanzen entstehen entsprechend  $XY$ - und

$Y^2$ -Gameten in gleicher Häufigkeit.  $Y^4$ -Pflanzen werden im Rahmen dieser Untersuchung als letal betrachtet, da es bisher keinen Hinweis dafür gibt, daß diöcische Pflanzen mit einem X-Y-Geschlechtschromosomensystem ohne X-Chromosom existieren können. Bei den  $X^2Y^2$ -Pflanzen wird zunächst von einer Bivalentbildung ausgegangen, deren Ergebnis hinsichtlich der gebildeten Gameten aber ohne weiteres auch auf Tri- und Univalente sowie auf Tetravalente übertragbar ist. Als Bivalente können XX, XY und YY entstehen. Nimmt man an, daß die Paarungswahrscheinlichkeit nur von der Häufigkeit der beteiligten Heterosomen, nicht aber von ihrer Art abhängt, so ergeben sich die beiden möglichen Paarungstypen mit folgender Wahrscheinlichkeit:

XX und YY	XY und XY
1/3	2/3

Da die Paarungswahrscheinlichkeit zwischen X und Y höchstens gleich der zwischen X und X bzw. Y und Y ist, aber zumindest bei *Silene* wesentlich kleiner sein muß (Warmke und Blakeslee 1939), wird als Korrektur der Heterosomiegrad  $h$  eingeführt. Ist  $h = 0$ , dann liegt keine Heterosomie vor und die Chromosomen paaren wie oben angegeben. Ist  $h = 1$ , dann sind X- und Y-Chromosomen so verschieden, daß sie in Tetraploiden überhaupt nicht paaren. Für den Heterosomiegrad gilt also  $0 \leq h \leq 1$ . Unter Berücksichtigung von  $h$  ergeben sich für die Bivalentbildung bei den  $X^2Y^2$ -Genotypen dann die folgenden Wahrscheinlichkeiten:

XX und YY	XY und XY
$\frac{1/3}{1 - 2/3h}$	$\frac{2/3(1-h)}{1 - 2/3h}$

Werden diese Bivalente zufallsverteilt, so ergeben sich die folgenden Gametenhäufigkeiten:

$$\begin{aligned} X^2 & & XY & & Y^2 \\ \frac{1/6(1-h)}{1 - 2/3h} = t & \quad \frac{1/3 + 1/3(1-h)}{1 - 2/3h} = u & \quad \frac{1/6(1-h)}{1 - 2/3h} = t \\ \frac{1-h}{2(3-2h)} = t & \quad \frac{2-h}{3-2h} = u & & & \end{aligned}$$

Die relativen Häufigkeiten der Ausgangsgenotypen werden in der folgenden Weise bezeichnet:

$X^4$	$X^3Y$	$X^2Y^2$	$XY^3$
$a_0$	$b_0$	$c_0$	$d_0$

Dabei gilt  $a_0 + b_0 + c_0 + d_0 = 1$ .

Um die phänotypische Geschlechtsausprägung bei den einzelnen Genotypen zu kennzeichnen, werden die Weiblichkeitsfaktoren  $z_4, z_3, z_2$  und  $z_1$  eingeführt. Der Index stimmt mit der jeweiligen Anzahl von X-Chromosomen überein.  $z = 1$  bezeichnet einen Genotyp, der nur weibliche Blüten bildet, während  $z = 0$  ein rein männlich blühender Genotyp ist. Bei  $z = 0, 5$  liegt ein Zwitter bzw. Monöcist vor. In diesem Fall wird die Reproduktivität auf die beiden Geschlechter gleichmäßig verteilt, so daß eine solche Pflanze nur die Hälfte der Eizellen einer rein weiblichen und auch nur die Hälfte der Pollen einer rein männlichen Pflanze produziert. Bei den übrigen  $z$ -Werten verteilen sich die Reproduktivitäten entsprechend, so daß immer die  $z$ -fache Zahl an Eizellen wie bei einer rein weiblichen Pflanze und die  $(1-z)$ -fache Zahl an Pollen wie bei einer rein männlichen Pflanze gebildet werden. Da bei Genotypen mit 4 X-Chromosomen bisher nur ♀ Blüten bekannt sind, wird im folgenden  $z_4$  gleich 1 gesetzt.

Mit Hilfe der Ausgangshäufigkeiten, des Heterosomiegrades und der  $z$ -Werte lassen sich die Häufigkeiten der einzelnen Genotypen bei Eizellen und Pollen berechnen. Für die Eizelltypen gelten die folgenden drei Gleichungen:

$$X^2: k_0 = \frac{a_0 + \frac{z_3 b_0}{2} + z_2 c_0 t}{a_0 + z_3 b_0 + z_2 c_0 + z_1 d_0}$$

$$XY: l_0 = \frac{\frac{z_3 b_0}{2} + z_2 c_0 u + \frac{z_1 d_0}{2}}{a_0 + z_3 b_0 + z_2 c_0 + z_1 d_0}$$

$$Y^2: m_0 = \frac{z_2 c_0 t + \frac{z_1 d_0}{2}}{a_0 + z_3 b_0 + z_2 c_0 + z_1 d_0}$$

Für die drei Pollentypen ergeben sich entsprechend die folgenden relativen Häufigkeiten:

$$X^2: p_0 = \frac{\frac{(1-z_3)b_0}{2} + (1-z_2)c_0 t}{(1-z_3)b_0 + (1-z_2)c_0 + (1-z_1)d_0}$$

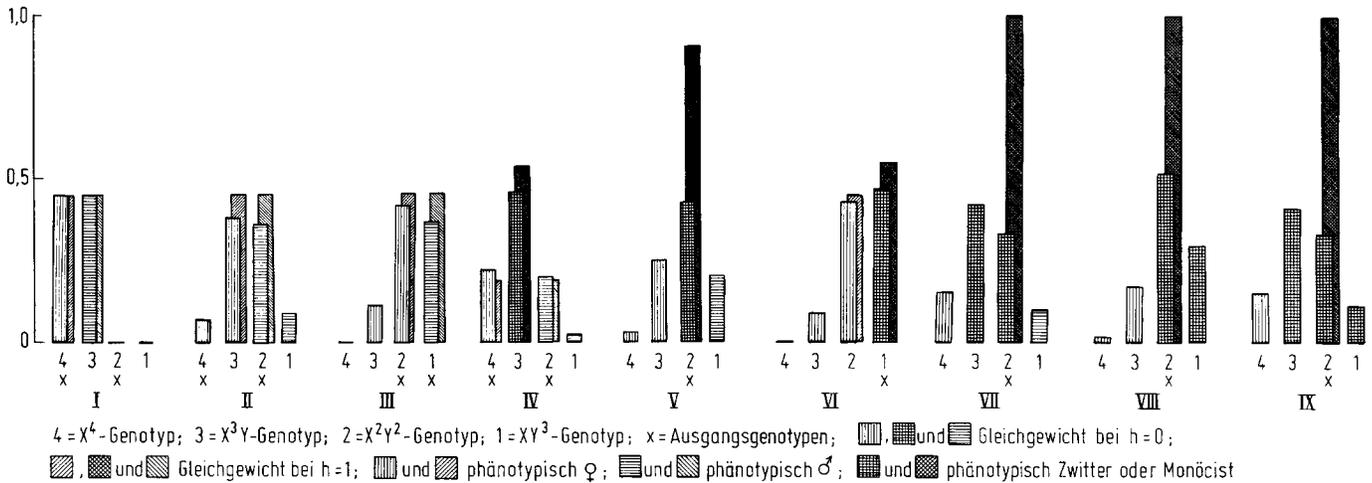


Abb. 1. Gleichgewichtshäufigkeiten in den 9 untersuchten Modellen

$$XY: q_0 = \frac{(1-z_3)b_0}{2} + \frac{(1-z_2)c_0}{2} + \frac{(1-z_1)d_0}{2}$$

$$Y^2: r_0 = \frac{(1-z_2)c_0}{2} + \frac{(1-z_1)d_0}{2}$$

Durch Zufallspaarung von Eizellen und Pollen entstehen die Individuen der Folgegeneration. Da aber davon ausgegangen wurde, daß die Y<sup>4</sup>-Genotypen nicht lebensfähig sind, müssen die Häufigkeiten noch mit dem Faktor  $\frac{1}{1-m_0r_0}$  korrigiert werden. Damit ergeben sich die nachstehenden Häufigkeiten für die erste Folgegeneration:

$$X^4: a_1 = \frac{k_0p_0}{1-m_0r_0}$$

$$X^3Y: b_1 = \frac{k_0q_0 + l_0p_0}{1-m_0r_0}$$

$$X^2Y^2: c_1 = \frac{k_0r_0 + l_0q_0 + m_0p_0}{1-m_0r_0}$$

$$XY^3: d_1 = \frac{l_0r_0 + m_0q_0}{1-m_0r_0}$$

Aus diesen Häufigkeiten lassen sich in gleicher Weise die Häufigkeiten der nächsten Generation und entsprechend alle weiteren bis zu einem Gleichgewichtszustand berechnen. Hierfür stellt sich die Frage, von welchen Genotypen die Population wahrschein-

lich ausgegangen ist. Am wahrscheinlichsten sind Ausgangsformen, die sich durch einfache Polyploidisierung aus den diploiden ableiten lassen. Dies sind bei den Tetraploiden die X<sup>4</sup>- und die X<sup>2</sup>Y<sup>2</sup>-Genotypen, von denen einer oder, soweit erforderlich, beide in den Modellen als Ausgangsgenotyp gewählt wurden. Lediglich in zwei Modellen (III und VI) mußte der XY<sup>3</sup>-Genotyp als Ausgangsform verwendet bzw. mitverwendet werden, da er in diesen Modellen der einzige Genotyp ist, der Pollen liefert. Dieser XY<sup>3</sup>-Genotyp könnte durch zweimalige Polyploidisierung aus diploiden über tetraploide, triploide, hexaploide, die dann durch entsprechende Kreuzung wieder tetraploide Pflanzen liefern, entstanden sein. Es ist aber auch denkbar, daß z<sub>2</sub> zumindest anfangs nicht genau 1 war und damit der Genotyp X<sup>2</sup>Y<sup>2</sup> mindestens eine ♂ oder eine ♀ Blüte gebildet hat. Die angenommenen Ausgangsgenotypen sind in der Abb. 1 durch ein x gekennzeichnet. Die neun untersuchten Modelle unterscheiden sich in ihren z-Werten, die in Tab. 1 zusammengestellt sind.

Mit den Ausgangsgenotypen beginnend, wurden die Genotypenhäufigkeiten in den Folgegenerationen nach den angegebenen Gleichungen mit einem CompuCorp Statistican 344 berechnet. Die Rechnungen wurden jeweils bis zum Gleichgewicht fortgesetzt. Zur Prüfung, ob wirklich die Gleichgewichtshäufigkeiten erreicht waren, wurden die Endhäufigkeiten über- bzw. unterschritten und mit diesen Werten eine Generation gerechnet. Es mußte dann zu einer Umkehr der Häufigkeitsänderung kommen. Wenn die Häufigkeit eines Genotyps bis zum Gleichgewichtszustand zunimmt, so

Tabelle 1. Die z-Werte in den neun untersuchten Modellen. z = 1 Genotyp bewirkt ♀ Phänotyp. z = 0,5 Genotyp bewirkt zwitterigen bzw. monöcischen Phänotyp. z = 0 Genotyp bewirkt ♂ Phänotyp

Modell	z <sub>4</sub>	z <sub>3</sub>	z <sub>2</sub>	z <sub>1</sub>
I	1	0	0	0
II	1	1	0	0
III	1	1	1	0
IV	1	0,5	0	0
V	1	1	0,5	0
VI	1	1	1	0,5
VII	1	0,5	0,5	0
VIII	1	1	0,5	0,5
IX	1	0,5	0,5	0,5

gilt  $a_n < a_{n+1}$ . Zur Prüfung, ob der Gleichgewichtszustand erreicht ist, wurde dann der Wert  $a_{n+1}$  um  $\Delta a$  überschritten. Setzt man  $a_{n+1} + \Delta a = a_m$  und ist  $a_m > a_{m+1}$ , dann gilt für den Gleichgewichtszustand  $\hat{a}$ :

$$a_{n+1} < \hat{a} < a_{m+1}$$

Durch geeignete Wahl von n und  $\Delta a$  kann die Differenz zwischen  $a_{n+1}$  und  $a_{m+1}$  beliebig klein gemacht werden und damit auch  $\hat{a}$  beliebig genau bestimmt werden. Nimmt die Häufigkeit eines Genotyps bis zum Gleichgewichtszustand dagegen ab, so gilt  $b_n > b_{n+1}$ . In diesem Fall muß zur Prüfung, wie genau der Gleichgewichtszustand erreicht ist, der Wert  $b_{n+1}$  um  $\Delta b$  unterschritten werden. Setzt man  $b_{n+1} - \Delta b = b_m$  und ist  $b_m < b_{m+1}$ , dann gilt für den Gleichgewichtszustand  $\hat{b}$ :

$$b_{n+1} > \hat{b} > b_{m+1}$$

### Ergebnisse

Die neun Modelle wurden jeweils für  $h = 0$  (Abb. 1 senkrecht und waagrecht gestreifte Säulen) und  $h = 1$  (schräg gestreifte Säulen) durchgerechnet und die Gleichgewichtshäufigkeiten in der Abb. 1 dargestellt. Die Modelle wurden auch mit  $h = 0,5$  durchgerechnet, um zu prüfen, ob dann die Gleichgewichtshäufigkeiten auch zwischen denen bei  $h = 1$  und  $h = 0$  liegen, was jedesmal der Fall war.

In allen untersuchten Populationsmodellen ergibt sich ein Gleichgewichtszustand, der mehr oder weniger stark vom Heterosomiegrad abhängt. Im Modell

Tabelle 2. Mittlere Genotypenfrequenzänderung (g) bei der Änderung des Heterosomiegrades von 0 auf 1

Modell	I	II	III	IV	
	0	0,088	0,064	0,038	
Modell	V	VI	VII	VIII	IX
	0,265	0,043	0,335	0,240	0,332

Tabelle 3. Häufigkeit des X-Chromosomes in der Population zu Beginn (Spalte 1) und im Gleichgewicht bei  $h = 0$  (Spalte 2) und bei  $h = 1$  (Spalte 3)

Modell	1	2	3
I	0,750	0,875	0,875
II	0,750	0,620	0,625
III	0,375	0,430	0,375
IV	0,750	0,744	0,750
V	0,500	0,530	0,500
VI	0,250	0,400	0,362
VII	0,500	0,658	0,500
VIII	0,500	0,463	0,500
IX	0,500	0,650	0,500

I mit  $X^4 = \text{♀}$  und  $X^3Y = \text{♂}$  ist der Heterosomiegrad völlig ohne Bedeutung für den Gleichgewichtszustand.

Bei den übrigen Modellen besteht ein Zusammenhang zwischen Heterosomiegrad und Gleichgewichtslage. Als Maß für die Änderung des Gleichgewichts in Abhängigkeit vom Heterosomiegrad dient die mittlere Genotypenfrequenzänderung g:

$$g = \frac{|\hat{a}_{h=0} - \hat{a}_{h=1}| + |\hat{b}_{h=0} - \hat{b}_{h=1}| + |\hat{c}_{h=0} - \hat{c}_{h=1}| + |\hat{d}_{h=0} - \hat{d}_{h=1}|}{4}$$

Es wird hierbei durch 4 dividiert, da dies die Zahl der möglichen Genotypen ist. Die Werte für g sind in Tab. 2 aufgeführt. In den Modellen II und III, die nur Diöcisten bzw. Zwitter enthalten, liegt der g-Wert unter 0,09, d.h. in diesen Modellen bewirkt die Änderung des Heterosomiegrades von 0 auf 1 eine mittlere Änderung der Gleichgewichtshäufigkeiten um weniger als 0,09. In den übrigen Modellen liegt g über 0,23. Hier besteht eine wesentlich größere Abhängigkeit des Gleichgewichts vom Heterosomiegrad. Diese Modelle zeichnen sich durch Monöcisten bzw. Zwitter beim Genotyp  $X^2Y^2$  aus, der auch diese starke Abhängigkeit bewirkt. Die Gleichgewichtshäufigkeiten sind in allen Fällen unabhängig von den Anfangshäufigkeiten, was durch Berechnung mit anderen Ausgangshäufigkeiten und anderen Ausgangsgenotypen überprüft werden konnte. Damit ist auch die Häufigkeit des X- bzw.

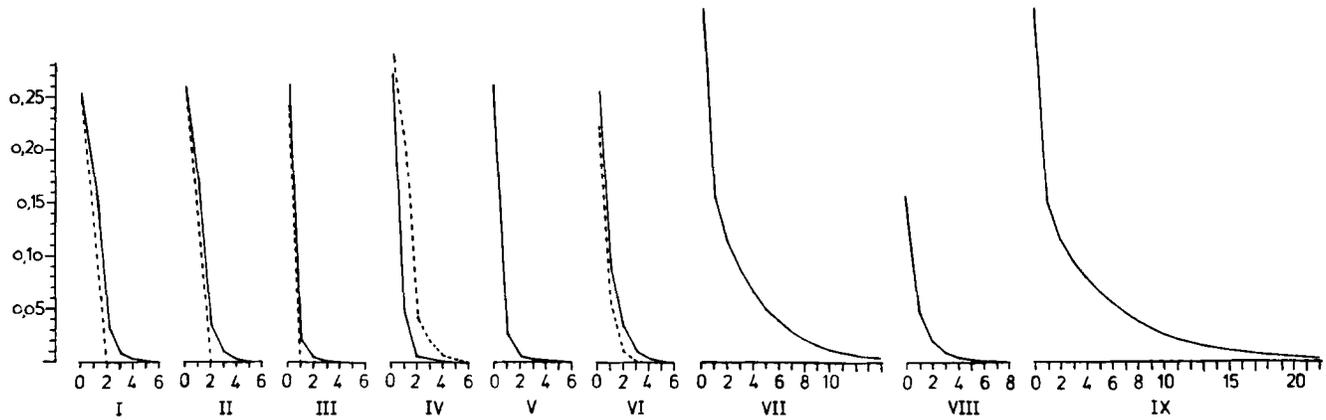


Abb.2. Mittlere Genotypenfrequenzabweichung  $f$  in Abhängigkeit von der Generationszahl. Für  $f = 0$  ist das Gleichgewicht erreicht

des Y-Chromosoms im Gleichgewicht unabhängig von der jeweiligen Ausgangshäufigkeit. Hier werden also Chromosomen eliminiert, ohne daß eine Selektion im üblichen Sinn vorliegt (Tab.3).

Um zu prüfen, mit welcher Geschwindigkeit sich eine tetraploide Population von der wahrscheinlichen Ausgangshäufigkeit zur Gleichgewichtshäufigkeit bewegt, wurde in jeder Generation in allen Modellen für  $h = 0$  (Abb.2 durchgezogene Linie) und  $h = 1$  (Abb.2 gestrichelte Linie) die mittlere Genotypenfrequenzabweichung  $f$  berechnet:

$$f_h = \frac{|a_n - \hat{a}| + |b_n - \hat{b}| + |c_n - \hat{c}| + |d_n - \hat{d}|}{4}$$

In den meisten Modellen ist  $f$  nach 2 Generationen bereits unter 0,025 und nach 6 Generationen praktisch gleich 0. Eine Ausnahme hiervon bilden die Modelle, in denen die Genotypen  $X^3Y$  und  $X^2Y^2$  beide Zwittrigkeit bewirken (VII und IX). In diesen Modellen wird zwar für  $h = 1$  sofort der Gleichgewichts-

zustand erreicht, für  $h = 0$  sind hierfür aber bis über 20 Generationen erforderlich.

#### Literatur

- Bilge, P.E.: Recherches morphologiques, anatomiques et génétiques sur *Bryonia macrostylis*. Rev. Fac. Sci. Istanbul, Ser. B, 20, 121-146 (1955)
- Contandriopoulos, J.: Recherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines. Ann. Fac. Sci. Marseille 32, 1-354 (1962)
- Linnert, G.: Geschlechtsvererbung. Eine Übersicht über die wesentlichen genetischen Grundlagen. Z. Bot. 45, 77-96 (1957)
- Löve, D.: A tetraploid, dioecious *Melandrium* found in nature. Hereditas 28, 241-242 (1942)
- Pohlmann, J.: Hexaploide *Bryonia* aus Anatolien. Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg 15 (1975) (im Druck)
- Seyffert, W.: Theoretische Untersuchungen über die Zusammensetzung tetrasomer Populationen. I. Panmixie. Biometr. Z. 2, 1-44 (1960)
- Warmke, H.E.; Blakeslee, A.F.: Sex mechanism in polyploids of *Melandrium*. Science 89, 391-392 (1939)
- Warmke, H.E.; Blakeslee, A.F.: The establishment of a  $4n$  dioecious race in *Melandrium*. Amer. J. Bot. 27, 751-762 (1940)

Eingegangen am 17. November 1975  
Angenommen durch W. Seyffert

Dr. Joachim Pohlmann  
Arbeitsbereich Genetik des  
Instituts für Allgemeine Botanik  
Universität Hamburg  
Jungiusstr. 6-8  
D-2000 Hamburg 36 (Germany/BRD)