

Genetik der Erhaltung

Drift, effektive Populationsgröße und Stichprobe in Genbank und Erhaltungsnetzwerk

Kennung	SAMEN-PROV0001-P14
Verfasser	Thomas Schüller, Syntagma Forschung Wien · ORCID 0009-0003-9799-6747
Kontakt	forschung@tschueller.com
Fassung und Stand	2.3 · 2026-09-28
Rechte	Text alle Rechte vorbehalten; Werkzeuge und Datenschichten MIT
Vorbehalt	Rechnet mit idealisierten Modellen; reale effektive Populationsgrößen liegen meist deutlich unter der Zahl der Pflanzen.

Kurzfassung

Eine Akzession ist keine einzelne Pflanze, sondern eine Population. Was sie wertvoll macht, ist die Vielfalt innerhalb dieser Population, und diese Vielfalt geht bei jeder Vermehrung ein Stück weit verloren, auch wenn Keimfähigkeit und Menge stimmen. Dieses Papier legt die Rechnungen offen, auf denen die Pflanzenzahlen der Sammlungsverwaltung und des Genetik-Rechners beruhen: Drift, effektive Populationsgröße und Stichprobe. Der zentrale Befund: Nicht die Lagerung, sondern die Regeneration ist der genetische Engpass, und über ihn entscheidet die kleinste Pflanzenzahl in der Reihe der Vermehrungen, nicht die durchschnittliche.

1. Warum die Vielfalt innerhalb einer Akzession zählt

Eine Landsorte ist meist ein Gemisch aus Linien oder, bei Fremdbefruchtern, eine Population mit vielen Allelen je Genort. Seltene Allele tragen oft gerade die Eigenschaften, für die eine Sorte später gesucht wird, etwa eine Resistenz oder eine Standortanpassung. Die Passdaten (Fachpapier P11) halten fest, woher eine Akzession stammt; ob sie ihre Zusammensetzung behält, entscheidet sich bei der Vermehrung. Fachpapier P05 fasst das so: Wer zu wenige Pflanzen vermehrt, erhält die Sorte dem Namen nach und verliert sie der Zusammensetzung nach. Die folgenden Abschnitte begründen diesen Satz rechnerisch.

2. Drift und Heterozygotieverlust

2.1 Die Formel

In einer kleinen Population entscheidet der Zufall mit, welche Allele in die nächste Generation gelangen (genetische Drift). Das verringert die Heterozygotie, also den Anteil mischerbiger Genorte, in einer idealen Population nach der Beziehung

$$H_t = H_0 \cdot (1 - 1/(2 \cdot N_e))^t$$

H_0 ist die Ausgangsheterozygotie, t die Zahl der Generationen, N_e die effektive Populationsgröße. Je Generation geht der Anteil $1/(2 \cdot N_e)$ verloren. Harmon und Braude (2010) führen die gleichwertige Form des Inzuchtzuwachses F ; erhalten bleibt der Anteil $1 - F$.

2.2 Was die Formel bedeutet

Bei $N_e = 50$ gehen je Generation 1 Prozent der Heterozygotie verloren. Nach 50 Generationen sind 60,5 Prozent erhalten, nach 100 Generationen 36,6 Prozent. Halbiert ist die Heterozygotie nach rund 69 Generationen. Abbildung 13 „Heterozygotieverlust durch Drift“ zeigt die Kurven für N_e 10, 50, 100 und 500 über 100 Generationen: Bei $N_e = 10$ bleibt nach 100 Generationen weniger als 1 Prozent, bei $N_e = 500$ rund 90 Prozent. Ein verlorenes Allel kommt aus der Population selbst nicht wieder.

3. Effektive und gezählte Populationsgröße

3.1 Der Unterschied

Die effektive Populationsgröße N_e ist die Größe einer idealen Population, die gleich viel Vielfalt durch Drift verliert wie die tatsächliche. Sie liegt fast immer unter der gezählten Zahl N der Pflanzen, weil Pflanzen ungleich viele Nachkommen hinterlassen und Blühzeiten nicht vollständig überlappen. Frankham, Bradshaw und Brook (2014) nennen für das Verhältnis N_e/N meist Werte von 0,1 bis 0,2.

3.2 Ungleiches Geschlechterverhältnis

Bei zweihäusigen Arten wie Spinat oder Hanf begrenzt das seltenere Geschlecht die effektive Größe:

$$N_e = 4 \cdot N_m \cdot N_f / (N_m + N_f)$$

Mit 10 männlichen und 40 weiblichen Pflanzen ergibt sich $N_e = 4 \cdot 10 \cdot 40 / 50 = 32$. Von 50 gezählten Pflanzen wirken genetisch also nur 32.

3.3 Schwankende Größe über Generationen

Über mehrere Generationen ist N_e das harmonische Mittel der einzelnen Größen:

$$N_e = t / \sum (1/N_i)$$

Das harmonische Mittel wird von kleinen Werten beherrscht. Eine Reihe von fünf Vermehrungen mit 100, 100, 12, 100 und 100 Pflanzen hat einen einfachen Mittelwert von 82,4, aber eine effektive Größe von nur 40,5. Ein einziger Flaschenhals mit zwölf Pflanzen drückt die effektive Größe damit von 100 auf rund 40, obwohl vier Vermehrungen ordentlich verliefen. Ein schlechtes Anbaujahr oder eine Notvermehrung aus einer Restmenge wiegt schwerer als jede gute.

4. Befruchtungssystem

Gameten je Pflanze. Eine fremdbefruchtende Pflanze trägt über Eizelle und Pollen etwa zwei unabhängige Gametensätze zur Stichprobe bei, ein Selbstbefruchter nur etwa einen, weil beide aus derselben Pflanze stammen. Selbstbefruchter brauchen deshalb für dieselbe Sicherheit etwa doppelt so viele Pflanzen (Abschnitt 5).

Isolation. Fremdbefruchter kreuzen ohne Isolation mit anderen Herkünften. Fachpapier P05 rechnet vorsichtig mit rund 500 Metern bei insektenbestäubten und rund 1000 Metern bei windbestäubten Arten; Praxisleitfäden nennen für einzelne Arten deutlich kleinere Abstände. Die Isolation schützt die Identität der Akzession, die Pflanzenzahl ihre Vielfalt.

5. Die Stichprobe

Die Wahrscheinlichkeit, ein Allel der Häufigkeit p in k unabhängigen Gameten mindestens einmal zu erfassen, beträgt $P = 1 - (1 - p)^k$. Aufgelöst nach der Zahl der Pflanzen n , mit $g = 2$ Gameten je Pflanze bei Fremd- und $g = 1$ bei Selbstbefruchtern:

$$n = \text{ceil}(\ln(1 - P) / \ln(1 - p) / g)$$

Für $p = 0,05$ und $P = 0,95$ sind 58,4 Gameten nötig. Das ergibt 30 Pflanzen bei Fremdbefruchtern und 59 bei Selbstbefruchtern; die Datenschicht und die Sammlungsverwaltung runden für Selbstbefruchter auf 60. Die Werte entsprechen FAO-Standard 4.1.5 (2014, schon im Entwurf von 2011), der sie für das Sammeln festlegt; dieses Papier überträgt sie auf die Regeneration. Umgekehrt erfassen 30 Pflanzen eines Selbstbefruchters ein solches Allel nur mit 78,5 Prozent Wahrscheinlichkeit, zehn Pflanzen mit 40,1 Prozent.

Die Regel gilt für ein Allel an einem Genort. Wer viele Genorte zugleich absichern will, braucht mehr: Crossa u. a. (1993) nennen 160 bis 210 Pflanzen für Allele mit einer Häufigkeit von mindestens 0,05 an 150 Genorten bei 90 bis 95 Prozent Wahrscheinlichkeit; Crossa (1989) nennt für Fremdbefruchter rund 100 Individuen für Allele mit 5 und 300 bis 400 für Allele mit 1 Prozent.

Scheinbar im Widerspruch dazu führt die Datenschicht zur gemeinschaftlichen Erhaltung für einfache Selbstbefruchter wie Tomate oder Bohne 10 Pflanzen, für insektenbestäubte Fremdbefruchter 40 und für windbestäubte 100, ausdrücklich als Erfahrungswerte. Der Widerspruch löst sich über den Gegenstand auf: Eine einheitliche Liniensorte eines Selbstbefruchters ist weitgehend reinerbig, ihre Vielfalt liegt zwischen den Sorten, nicht in der Sorte; zehn Pflanzen erhalten sie. Eine Landsorte oder ein gemischter Bestand eines Selbstbefruchters ist dagegen ein Gemisch von Linien, und für ihn gilt die Stichprobenregel mit rund 60 Pflanzen. Seit Fassung 2.1 steht dieser Hinweis in der Datenschicht und im Erhaltungsnetwork-Planer.

6. Regeneration als Engpass

6.1 Jede Regeneration ist eine Generation

Im Lager findet keine Drift statt. Jede Regeneration aber ist eine Generation im Sinn der Formel, und bei ihr wirkt die Pflanzenzahl. Deshalb haben die Prüf- und Regenerationsfolgen aus Fachpapier P02 eine genetische Seite: Je früher regeneriert werden muss, desto mehr Generationen fallen in denselben Zeitraum. Regeneriert wird nach den FAO-Standards, wenn die Keimfähigkeit unter 85 Prozent des Ausgangswerts fällt oder die Restmenge nicht mehr für drei Aussaaten reicht (Standard 4.4.1). Ob das so ist, zeigt die Keimprüfung; ohne Vorhersage wird sie bei -18°C und hermetischem Verschluss alle zehn Jahre bei langlebigen und höchstens alle fünf bei kurzlebigen Arten wiederholt (Standard 4.3.3). Eine viel angefragte Akzession altert genetisch schneller als eine, die ruht. Gute Lagerung spart Generationen.

6.2 Zehn Regenerationen mit 30 Pflanzen

Nimmt man an, dass alle zehn Jahre regeneriert werden muss, umfassen zehn Regenerationen ein Jahrhundert. Mit 30 Pflanzen und $N_e = N$ bleiben 84,5 Prozent der Heterozygotie erhalten. Bei $N_e/N = 0,2$, dem oberen Wert der von Frankham u. a. genannten Spanne, beträgt N_e nur 6, und es bleiben 41,9 Prozent. Der Unterschied liegt allein darin, wie gleichmäßig die Pflanzen zur nächsten Generation beitragen.

6.3 Die Beispielrechnungen im Überblick

Rechnung	Eingabe	Ergebnis
Drift	$N_e = 50$, 50 Generationen	60,5 % der Heterozygotie erhalten
Drift	$N_e = 50$, 100 Generationen	36,6 % erhalten
Geschlechterverhältnis	10 männliche, 40 weibliche Pflanzen	$N_e = 32$ statt 50
Schwankende Größe	100, 100, 12, 100, 100 Pflanzen	$N_e = 40,5$; einfacher Mittelwert 82,4
Stichprobe, Fremdbefruchter	$p = 0,05$, $P = 95\%$	30 Pflanzen
Stichprobe, Selbstbefruchter	$p = 0,05$, $P = 95\%$	59 Pflanzen, gerundet 60
Regeneration	10-mal 30 Pflanzen, $N_e = N$	84,5 % erhalten
Regeneration	10-mal 30 Pflanzen, $N_e/N = 0,2$	41,9 % erhalten

Alle Werte lassen sich im Genetik-Rechner nachvollziehen.

7. Richtwerte: 50/500 und 100/1000

Franklin (1980) formulierte die Regel, dass eine effektive Größe von mindestens 50 kurzfristig vor Inzuchtdepression schützt und eine von mindestens 500 langfristig das Anpassungspotenzial erhält. Frankham, Bradshaw und Brook (2014) schlugen vor, die Werte auf 100 und 1000 anzuheben: $N_e = 100$ begrenze den Fitnessverlust über fünf Generationen auf höchstens 10 Prozent, $N_e = 1000$ erhalte das Evolutionspotenzial. Die Revision ist umstritten; Franklin, Allendorf und Jamieson (2014) halten an der ursprünglichen Regel fest.

Eine Regeneration mit 30 oder 60 Pflanzen erreicht bei einem N_e/N wie in frei lebenden Populationen (0,1 bis 0,2) nicht einmal die untere Schwelle der ursprünglichen Regel. Bei gleichmäßiger Ernte je Pflanze liegt N_e höher, aber auch dann höchstens bei 30 bzw. 60. Die Richtwerte stammen aus dem Schutz frei lebender Populationen; in der Ex-situ-Erhaltung sind sie ein Argument, die Zahl der Regenerationen klein zu halten. Die FAO-Standards empfehlen zudem, möglichst mindestens 50 Samen des Originalmusters als Referenz aufzubewahren (Standard 4.4.3).

8. Kernsammlungen und genetische Erosion

Brown (1989) schlug vor, aus einer großen Sammlung eine Kernsammlung zu bilden, die mit rund 10 Prozent der Akzessionen rund 70 Prozent der Allele erfasst, berechnet im Modell neutraler Allele; die Angabe ist in der Datenschicht als teilgeprüft geführt. Die Kernsammlung dient der Nutzung, nicht der Erhaltung: Die übrigen 90 Prozent tragen gerade die seltenen Allele.

Zur Frage, ob die Vielfalt der Kulturpflanzen insgesamt abgenommen hat, fanden van de Wouw u. a. (2010) in einer Meta-Analyse aus 44 Studien keine langfristige Abnahme der Diversität innerhalb der Zuchtsorten des 20. Jahrhunderts, aber einen Rückgang in den 1960er-Jahren. Nicht erfasst ist der Ersatz der Landsorten; zu diesem Verlust siehe die Fachpapiere P17 und P18.

9. Folgerungen für Erhaltungsnetzwerke

1. **Die kleinste Vermehrung zählt.** Das harmonische Mittel verzeiht keinen Flaschenhals. Ein Netzwerk sollte je Akzession die Pflanzenzahl jeder Vermehrung erfassen, nicht nur das Ergebnis in Gramm. Die

Sammlungsverwaltung führt die Pflanzenzahl je Vermehrung und meldet jede Vermehrung unter der Stichprobenregel als Engpass.

2. **Pflanzenzahl nach Befruchtungssystem.** Für die Erfassung eines Allels mit 5 Prozent Häufigkeit mit 95 Prozent Sicherheit gelten 30 Pflanzen bei Fremd- und 60 bei Selbstbefruchtern als Untergrenze. Fehlt die Fläche, kann eine Akzession auf mehrere Erhalterinnen und Erhalter verteilt und die Ernte zu gleichen Anteilen gemischt werden.
3. **Gleichmäßig ernten.** Gleiche Mengen je Mutterpflanze heben **Ne** näher an **N**.
4. **Seltener vermehren.** Jede vermiedene Regeneration spart eine Generation Drift (P02).
5. **Das Original aufbewahren.** Die Referenzprobe erlaubt Vergleich und Neuanfang.
6. **On-farm ist ein anderes Objekt.** Dort wirken Auslese und Anpassung zusätzlich zur Drift (Fachpapier P05); die Formeln dieses Papiers bilden das nicht ab.

Abbildungen

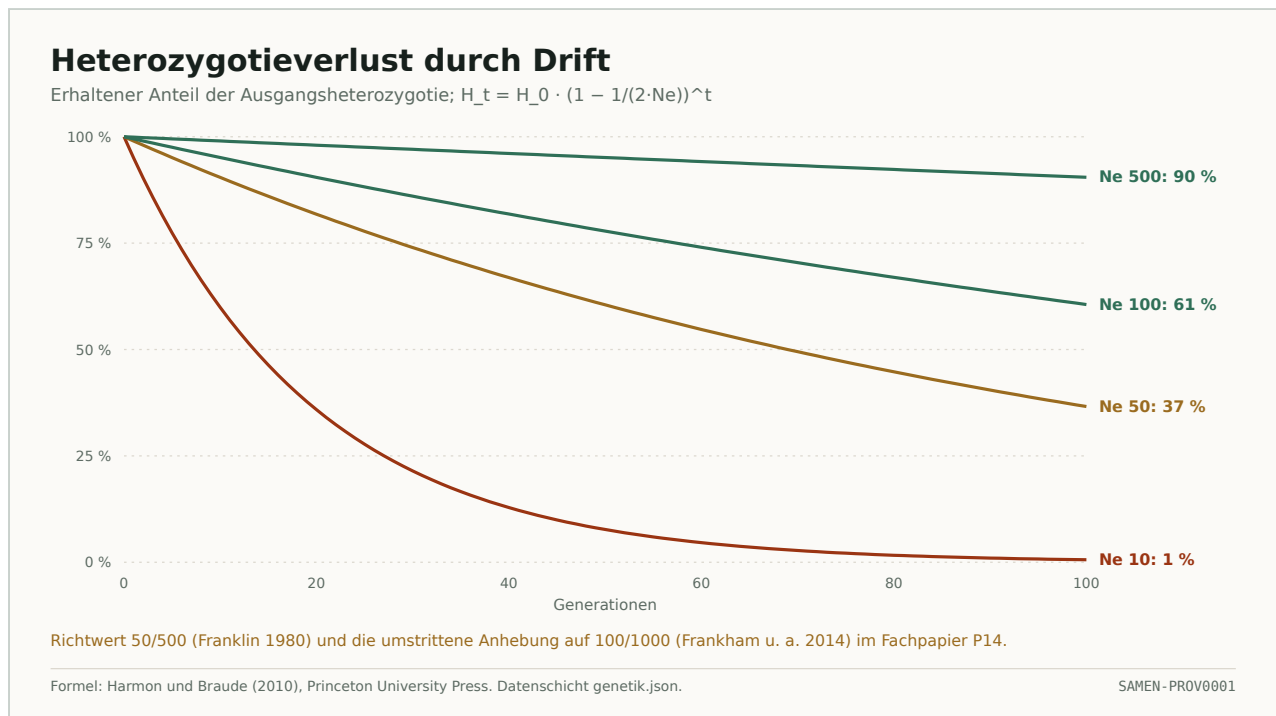


Abbildung 1. Heterozygotieverlust durch Drift. Quelle: Datenschicht des Strangs, siehe Fußzeile der Abbildung.

Grenzen dieses Papiers

Alle Rechnungen setzen eine ideale Population voraus: keine Selektion, keine Mutation, keine Zuwanderung fremder Allele, zufällige Paarung und nicht überlappende Generationen. In der Regeneration wirkt dagegen unbeabsichtigte Selektion, etwa auf den Vermehrungsstandort, und bei Fremdbefruchtern Einkreuzung trotz Isolation. Das Verhältnis N_e/N ist für einzelne Akzessionen meist unbekannt; die Spanne von 0,1 bis 0,2 ist eine Richtgröße, keine Messung. Zwei beziehungsweise ein Gamet je Pflanze ist eine Vereinfachung, die teilweise Fremdbefruchtung bei Selbstbefruchtern nicht abbildet. Die Pflanzenzahlen der Datenschicht zur gemeinschaftlichen Erhaltung sind Erfahrungswerte; die Angabe zu Kernsammlungen ist nur teilgeprüft.

Literatur

1. Harmon, L. J.; Braude, S. (2010): Conservation of small populations: effective population sizes, inbreeding, and the 50/500 rule. Kapitel 12. Princeton University Press. https://assets.press.princeton.edu/chapters/s12_9242.pdf
2. Franklin, I. R. (1980): Evolutionary change in small populations. In: Soulé, M. E.; Wilcox, B. A. (Hg.): *Conservation Biology. An Evolutionary-Ecological Perspective*. Sinauer, 135–149. <https://oalib.com/references/8896108>
3. Frankham, R.; Bradshaw, C. J. A.; Brook, B. W. (2014): Genetics in conservation management: Revised recommendations for the 50/500 rules, Red List criteria and population viability analyses. *Biological Conservation* 170, 56–63. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.12.036>

4. Franklin, I. R.; Allendorf, F. W.; Jamieson, I. G. (2014): The 50/500 rule is still valid. Reply to Frankham et al. *Biological Conservation* 176, 284–285. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.05.004>
5. Crossa, J. (1989): Methodologies for estimating the sample size required for genetic conservation of outbreeding crops. *Theoretical and Applied Genetics* 77, 153–161. <https://doi.org/10.1007/BF00266180>
6. Crossa, J. u. a. (1993): Statistical genetic considerations for maintaining germ plasm collections. *Theoretical and Applied Genetics* 86, 673–678. <https://doi.org/10.1007/BF00222655>
7. Brown, A. H. D. (1989): Core collections: a practical approach to genetic resources management. *Genome* 31, 818–824. <https://doi.org/10.1139/g89-144>
8. van de Wouw, M. u. a. (2010): Genetic diversity trends in twentieth century crop cultivars: a meta analysis. *Theoretical and Applied Genetics* 120, 1241–1252. <https://doi.org/10.1007/s00122-009-1252-6>
9. FAO (2011): *Draft Genebank Standards for Plant Genetic Resources for Food and Agriculture*. Entwurf. Rom: FAO. <https://www.fao.org/fileadmin/templates/agphome/documents/PGR/genebank/Genebankstandards-Nov2011english-2b.pdf>
10. FAO (2014): *Genebank Standards for Plant Genetic Resources for Food and Agriculture*. Überarbeitete Ausgabe. Rom: FAO. <https://www.fao.org/4/i3704e/i3704e.pdf>
11. Fachpapiere P02, P05 und P11 dieses Strangs.