

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung Groß-Lüsewitz der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin und dem Institut für Angewandte Mathematik und Mechanik der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin

Zum gegenwärtigen Stand der Anwendungsmöglichkeiten der biometrischen Genetik in der Pflanzenzüchtung

1. Teil: Die verschiedenen Formen der genetischen Variabilität und ihre Bedeutung in der Pflanzenzüchtung*

Von K. BELLMANN und H. AHRENS

Mit 6 Abbildungen

Um ein möglichst vollständiges Bild von den Lebensprozessen höherer Organismen zu erhalten, sind Untersuchungen über physikalische und biochemische Eigenschaften des genetischen Materials sowie über den Einfluß der Genprodukte auf Zellteilung, Zellstreckung, Histogenese, Morphogenese, intermediären Stoffwechsel und physiologische Reaktionen der Pflanze notwendig.

In den letzten Jahren wurden auf dem Gebiet der Molekularbiologie im Zusammenhang mit der Erforschung des Erbkodes Entdeckungen gemacht, die für die Entwicklung der Biologie eine mindestens ebenso große Bedeutung haben wie die Entdeckung der Urankerspaltung für die Entwicklung der modernen Physik (Anonym, 1962).

Trotz der großen Erfolge der Molekulargenetik sind gegenwärtig ihre Beziehungen zu Problemen des Pflanzenwachstums und der Pflanzenentwicklung noch nicht übersehbar, jedoch zweifellos vorhanden. Die Züchtungsforschung wird deshalb als Zweig der angewandten Biologie allgemein Nutzen aus der Grundlagen- und Erkundungsforschung ziehen können.

Die biologische Forschung benutzt in zunehmendem Maße mathematische Methoden. Hierbei dient die Mathematik nicht nur der Beschreibung eines gegebenen biologischen Datenmaterials, sondern erfaßt vor allem gesetzmäßige Zusammenhänge. Dadurch wird es möglich, Voraussagen über den Verlauf bestimmter biologischer Prozesse vorzunehmen (z. B. Ermittlung von Wachstumsfunktionen, allometrische Beziehungen). Darüber hinaus liegen auch erste Ansätze bei der Analyse des Erbkodes mit Hilfe informationstheoretischer und algebraischer Methoden vor (ROSEN, 1959). Simulationsstudien von Selektionsmodellen an Rechenautomaten geben Aufschlüsse über das Verhalten des Organismus bei Veränderung verschiedener Parameter, wie Selektionsintensität, Dominanzverhalten, Kopplung, Epistasie u. a. (FRASER, 1957a, b, 1960; MARTIN und COCKERHAM, 1960; JAIN und ALLARD, 1964; ARTHUR und ABPLANALP, 1964; ALLARD und HANSCHKE, 1964; BOHIDAR und PATEL, 1964; AHRENS und BELLMANN, 1965). Die dabei gewonnenen Erkenntnisse können u. a. dazu beitragen, daß das mathematisch-statistische Modell an die wirklichen biologischen Gegebenheiten in einer Zuchtpopulation besser angepaßt ist.

Wenn in der vorliegenden Arbeit versucht werden soll, den gegenwärtigen Stand der Anwendungsmöglichkeiten der biometrischen Genetik in der

Pflanzenzüchtung einzuschätzen, sollten die Zusammenhänge zwischen der mathematisch-genetischen Theorie und den Ergebnissen der biologischen Forschung erkannt werden, denn die Weiterentwicklung der biometrischen Genetik hängt sowohl von der Entwicklung der Mathematik und der Statistik wie auch von den Erkenntnissen der biologisch-genetischen Grundlagenforschung ab.

Die theoretischen Grundlagen der Pflanzenzüchtung sind vielfältig. Besonders enge Beziehungen haben bisher zur Genetik und Phytopathologie bestanden. In letzter Zeit zeigt sich, vorwiegend getragen von dem Streben, Erkenntnisse über die Biologie der Ertragsbildung zu gewinnen und diese der Züchtung nutzbar zu machen, eine stärkere Bindung zwischen Pflanzenzüchtung und Physiologie im weitesten Sinne (z. B. physiologische Grundlagen der Ertragsbildung: u. a. WATSON, 1952; WATSON et al., 1958; BONNER, 1962; CHINOY et al., 1959; VON BOGUSLAWSKI et al., 1963; VON BOGUSLAWSKI und LIMBERG, 1960; NITSCHIPOROWITSCH und STROGONOWA, 1957; ERMILOV, 1962; SCHRIMPF, 1960; ENGEL, 1963, 1965; UNGER, 1963; SCHILLING, 1963; BEYSEL, 1957; SCHULZ, 1963; MILTHORPE, 1962; NEČAS, 1962; MEINL, 1964; LUPTON, 1961; MEINL und BELLMANN, 1965; BELLMANN, 1962; WHITTINGTON und KHEIRALLA, 1961; FRIEDRICH und SCHMIDT, 1959, 1963; HUBER und POLSTER, 1961. Mathematisch-statistische Behandlung von Wachstumsvorgängen: u. a. BOX und YOLE, 1955; BOX und COUTIE, 1956; BOX, 1960; STERN, 1959; SCHNEIDER, 1963; VON BOGUSLAWSKI, 1958; VON BOGUSLAWSKI und SCHNEIDER, 1962, 1962/1963, 1964; NELDER, 1961, 1963; RAEUBER und ENGEL, 1963; ENGEL und RAEUBER, 1964. Physiologische Beziehungen zum Heterosisphänomen und Auflösung von Komplexmerkmalen in Teilkomponenten: u. a. WALEY, 1952; WILLIAMS, 1959; GRIFFING, 1956; WHITEHOUSE et al., 1958; LUEDDERS, 1960; GANDHI et al., 1962; GRAFIUS, 1956, 1959, 1960, 1961, 1963; GRAFIUS und KIESLING, 1958, 1960; GRAFIUS und WIEBE, 1959; WIENHUES, 1958, 1960; SCHRIMPF, 1963; BOEKOLT, 1962; POLLMER, 1957, 1961; LEIN, 1962; SVÁB, 1962. Umwelteffekte auf den Wachstumsverlauf (Phänometrie) und die Komponenten von Komplexmerkmalen: u. a. SCHRÖDTER, 1957; PINTER, 1958; ZILLMANN, 1960; BAUMANN, 1960, 1962; UNGER, 1958, 1959, 1963; MÄDE, 1963; RAEUBER und ENGEL, 1963; ENGEL und RAEUBER, 1960, 1964; RAEUBER et al., 1961; RAEUBER et al., 1965; BELLMANN et al., 1964).

Da die Feldversuche in der züchterischen Arbeit schon immer einen breiten Raum eingenommen

* Herrn Prof. Dr. R. SCHICK zum 60. Geburtstag gewidmet.

haben, lag von seiten des Pflanzenzüchters stets ein besonderes Interesse für moderne Anlage- und Auswertungsmethoden vor. In großem Maß wirkten die Arbeiten R. A. FISHERS als Stimulator dieser Entwicklung und hatten eine starke Hinwendung des Pflanzenzüchters zur biometrisch-statistischen Denkweise zur Folge. Die Entwicklung erstreckte sich jedoch fast ausschließlich auf das Gebiet des Feldversuchswesens.

Wenig beachtet blieb dagegen bis vor etwa 20 Jahren die 1918 geschriebene Arbeit von R. A. FISHER über die Korrelation von Verwandten unter der Voraussetzung mendelistischer Vererbung. Sie ist eine Integration von Biometrie und Genetik und gilt zusammen mit den Entwicklungen von WRIGHT (1921) und HALDANE (zsf. 1932) als die mathematische Grundlage der quantitativen Genetik. Dieses Gebiet sollte aus folgenden Gründen das besondere Interesse des Züchters finden.

Die meisten Merkmale, die den Züchter interessieren, besitzen eine kontinuierliche Variation. Der Pflanzenzüchter muß damit den Problemen, die durch den Umgang mit solchen Merkmalen entstehen, grundsätzlich Aufmerksamkeit schenken.

Diese kontinuierliche Variation kommt durch die Abhängigkeit des betreffenden Merkmales von sehr vielen Genen mit kleinen Einzeleffekten (Polygene, multiple Faktoren, Minorgene) und durch rel. große Umweltabhängigkeit dieser Art von Merkmalen zustande. Man nimmt an, daß diese Minorgene (nach MATHER, 1949 S. 18: „Genes of fine adjustment . . . , genes of smooth adaptive change . . .“) gleichsinnig und in ihrer Tendenz additiv auf das betreffende Merkmal einwirken. Sie sind ebenso wie die Faktoren mit großen Einzeleffekten (Majorgene) auf den Chromosomen lokalisiert und unterliegen den üblichen Gesetzmäßigkeiten mendelistischer Vererbung. Sie können gekoppelt sein, additiv oder multiplikativ zusammenwirken und Dominanz- und Epistasieeffekte zeigen. Ihre Effekte haben die Neigung, sich mit verschiedenen Hauptgenen zu addieren, mit denen sie dann modifizierende Beziehungen eingehen (GOLDSCHMIDT, 1961, S. 360).

Da die polygen bedingten Merkmale von einer Vielzahl genetischer Faktoren beeinflußt werden, ist es hier im Gegensatz zu den durch wenige Majorgene bedingten Eigenschaften unmöglich, die Wirkung jedes einzelnen Gens experimentell zu erfassen. Somit ist es auch nicht möglich, eine Identifikation eines einzelnen Genotypes mit Hilfe klassischer genetischer Methoden (Faktorenanalyse) vorzunehmen. Die an der Merkmalsausprägung beteiligten genetischen Faktoren können nur noch en masse, d. h. in Form ihrer mittleren Wirkungen, erfaßt werden: Es sind statistische Verfahren notwendig, um eine genetische Information über ihre durchschnittliche Wirkungsweise zu erhalten. Der Pflanzengenetiker oder Pflanzenzüchter ist vor allem deshalb an der Schätzung der Art solcher Genwirkungen interessiert, weil häufig erst auf Grund deren Kenntnis das vorteilhafteste Selektionsverfahren zur genetischen Verbesserung eines bestimmten Basismaterials ausgewählt werden kann (COMSTOCK, 1955; COCKERHAM, 1956; LERNER, 1958; SPRAGUE, 1959, 1963; DICKERSON, 1963) oder auf Grund allgemeinerer Informationen an einem größeren Material Selektionssysteme

mit maximaler Effizienz entwickelt werden können (SPRAGUE, 1963). Die Praxis der Pflanzenzüchtung wird deshalb in dem Maße günstig beeinflußt werden können, wie unser Verständnis der Polygenvererbung fortschreitet.

Die quantitativ genetische Arbeitsweise unterscheidet sich von der Arbeitsweise der klassischen Faktorengenetik in zweifacher Hinsicht: 1. werden Messungen und keine Klassifikationen vorgenommen. Dadurch ist die Beobachtung von Spaltungen praktisch unmöglich geworden. Jede Klassenbildung wirkt erzwungen. 2. werden nicht Gruppen von Einzelpflanzen, sondern Gruppen von Populationen betrachtet.

Das Gerüst der biometrischen Analyse und die daran anschließende genetisch-züchterische Interpretation basiert auf der Mendelgenetik. An der Erarbeitung der mathematischen Grundlagen der quantitativen Genetik haben FISHER (1918; FISHER et al., 1932), WRIGHT (1921), HALDANE (zsf. 1932), MALÉCOT (1948), COCKERHAM (1954) und KEMPTHORNE (1954) maßgeblichen Anteil. Von KEMPTHORNE (1957) stammt eine moderne Darstellung der grundlegenden Arbeiten von FISHER unter Berücksichtigung der bis dahin vorgenommenen Weiterentwicklungen der Theorie.

Nach 20 Jahre lang fast fehlender Anwendung der Theorie in der Züchtung wurden die theoretischen Arbeiten von FISHER und WRIGHT zuerst der Tierzüchtung von LUSH (1945) und seinen Schülern nutzbar gemacht. Dabei erfolgte eine besonders intensive Anwendung bei der Geflügelzüchtung durch LERNER (1950).

Von LERNER (1958), FALCONER (1960) und LE ROY (1960) liegen zusammenfassende Darstellungen über statistische Methoden der quantitativen Genetik vorwiegend für den Bereich der Tierzüchtung vor.

Etwas später, etwa um 1945, begannen in den USA (Raleigh, North Carolina) durch COMSTOCK, ROBINSON (1948) und später durch JOHNSON (1952a, b) und auch in England durch MATHER (1949), HAYMAN (1954) und JINKS (1954) theoretische und experimentelle Arbeiten mit dem Ziel, die Methoden der quantitativen Genetik auch der Pflanzenzüchtung zugänglich zu machen. Besonders intensive Anwendungen erfolgten bei Mais, Soja, Luzerne, Futtergräsern [zusammenfassende Darstellungen bei JOHNSON und BARNARD (1962) und GARDNER (1963)]. Deutschsprachige Zusammenfassungen über Methoden zur Analyse zur Vererbungsweise quantitativer Pflanzenmerkmale liegen von WRICKE (1955) und von SCHNELL (1958) vor.

Die Arbeitsverfahren des Pflanzenzüchters unterscheiden sich nicht grundsätzlich von den Vorgängen, die bei der Evolution wirksam sind. In beiden Fällen werden aus einer Population die geeignetsten Typen ausgelesen. Dies geschieht bei der Evolution durch das Überleben oder zumindest durch eine gegenüber den übrigen Individuen vergrößerte Fortpflanzungsfähigkeit der für die jeweiligen Umweltbedingungen „Passendsten“. Bei der künstlichen Selektion wird die Auslese auf diejenigen Formen vorgenommen, die den größten Selektionswert besitzen, d. h. dem Zuchtziel am nächsten kommen. Diese Auslese erfolgt in genetisch variablen Nutzpflanzenpopulationen verschiedenen Ursprungs (Wildpopulationen,

Landsorten, Zuchtsorten, natürliche und künstliche Kreuzungspopulationen). Sie hat das Ziel, dem Ausgangsmaterial oder bestimmten Standards genetisch möglichst stark überlegene Formen zu schaffen. Um das zu erreichen, gibt es eine Reihe methodischer Möglichkeiten. Welche Methode der Selektion hierbei am geeignetsten ist, welche Selektionschancen hinsichtlich eines bestimmten Merkmals überhaupt bestehen und welche genetischen Korrelationen zwischen verschiedenen Merkmalen das allgemeine Selektionsergebnis beeinflussen, hängt von dem Verhältnis der verschiedenen Komponenten der phänotypischen Variation und Kovariation zueinander ab. Die Varianz- und Kovarianzkomponenten sind schätzbar und geben Auskunft über

1. den rel. Einfluß von Genotyp und Umwelt auf ein Merkmal,
2. die durchschnittliche Genwirkungsweise bei der Vererbung eines Merkmals,
3. genetische Korrelationen zwischen gleichzeitig zu verbessernden Merkmalen.

Entsprechend 1 bis 3 sind folgende alternative Aussagen möglich:

1. Merkmale zur genetischen Verbesserung geeignet oder wenig geeignet. Hierzu sind Aussagen über die Wahrscheinlichkeit erforderlich, daß Eltern- und Nachkommenausprägung übereinstimmen.
2. Selektion von Stämmen ohne gezielte Nutzung von Kombinationseffekten oder Selektion von Hybriden unter maximaler Ausnutzung von Kombinationseffekten bzw. rekurrente Selektion auf Kombinationseignung. Hierzu sind Aussagen über den vorherrschenden Typ der Genwirkungsweise erforderlich.
3. Gleichzeitige Verbesserung von 2 oder mehr Merkmalen erfolversprechend oder nicht. Hierzu sind Aussagen über die genetischen Merkmalskorrelationen notwendig.

Diese Art von Aussagen können aus genetisch-statistischen Populationsbeschreibungen in Form von statistischen Maßzahlen, wie Mittelwert, Varianz, Kovarianz vorgenommen werden.

Im folgenden soll zunächst auf die verschiedenen Formen der genetischen Variabilität und danach auf ihre Bedeutung für die Züchtung, speziell für die Auswahl geeigneter Selektionsverfahren, eingegangen werden. In weiteren Mitteilungen werden die heute vorhandenen experimentellen Methoden zur Bestimmung genetischer Varianzkomponenten und die Sicherheits- und Gültigkeitsbereiche ihrer Schätzwerte sowie Probleme bei der Konstruktion von Selektionsindizes besprochen.

I. Die verschiedenen Formen der genetischen Variabilität

Da seit JOHANNSEN (1909) zwischen Genotyp und Phänotyp unterschieden wird, und NILSSON-EHLE (1909) und EAST (1910) demonstrierten, daß sich quantitative Merkmale in mendelistischer Weise vererben, kann der Phänotyp als eine Summe eines genotypischen Effektes und eines Umwelteffektes aufgefaßt werden:

$$P = G + U.$$

Diese Aufteilung erfaßt jedoch nicht alle Formen der Korrelationen und Interaktionen zwischen Genotyp

und Umwelt. Werden bestimmte Genotypen in verschiedenen Jahren am Zuchtorat geprüft, dann wird der Phänotyp im wesentlichen durch drei Effekte bestimmt: einen genotypischen Effekt (G), einen Umwelteffekt (U) und einen Effekt, der auf die häufig festgestellte Wechselwirkung Genotyp-Umwelt (GU) zurückgeht. Im Gegensatz dazu unterscheidet man die Korrelation zwischen Genotyp und Umwelt. Sie liegt immer dann vor, wenn für bestimmte Genotypen bestimmte Umweltbedingungen bevorzugt werden (z. B. leistungsstarke Genotypen unter guten Umweltbedingungen).

Je nach ihrer Ursache kann man die Umweltwirkung (U) in 2 Komponenten aufteilen. Eine Komponente beschreibt den Effekt, der durch die Wirkungen starker, systematischer Bedingungen, wie z. B. verschiedene Jahre, verschiedene Orte oder verschiedene Behandlungen zustande kommt (U_1); in der anderen Komponente sind alle nicht erfaßbaren Effekte der Umwelt, wie z. B. kleinere Bodenunterschiede, mikroklimatische Differenzen, Ungenauigkeiten bei der Versuchsdurchführung enthalten (U_2). Der oben erwähnte Wechselwirkungseffekt (GU) wird sich meist in Form der Wechselwirkung (GU_1) manifestieren, da a priori angenommen werden kann, daß im allgemeinen die U_2 -Effekte mit dem Genotyp unkorreliert sind [Korrelation (GU_2) = 0].

Unter Berücksichtigung der hier erwähnten zufälligen Effekte, die auf die Ausprägung des Phänotyps einen Einfluß haben, kann man also für den phänotypischen Wert P folgenden Ansatz machen:

$$P = \mu + G + U_1 + (GU_1) + U_2.$$

Besteht zwischen G und U_1 eine Korrelation, gilt (bei begründeter Annahme der gegenseitigen Nichtkorreliertheit aller anderen Effekte) für die phänotypische Varianz in einem Versuch mit U_1 -Effekten

$$\sigma_P^2 = \sigma_G^2 + \sigma_{U_1}^2 + 2 \text{Kov} (GU_1) + \sigma_{(GU_1)}^2 + \sigma_{U_2}^2.$$

Handelt es sich dagegen um ein Experiment ohne diese Korrelation (GU_1), wird bei Anwendung der heute üblichen modernen Versuchsmethoden nicht nur durch bestmögliche Eliminierung von Bodeneffekten $\text{Kov} (GU_2) = 0$, sondern auch $\text{Kov} (GU_1) = 0$. Es gilt dann

$$\sigma_P^2 = \sigma_G^2 + \sigma_{U_1}^2 + \sigma_{(GU_1)}^2 + \sigma_{U_2}^2.$$

Die züchterisch nutzbare Variation ist die genetische Variation. FISHER (1918) verdanken wir ihre Aufteilung in eine additive Komponente A , in eine Dominanzkomponente D und in eine Interaktionskomponente I :

$$G = A + D + I.$$

Folglich gilt für die Varianz

$$\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2,$$

wobei die Annahme zugrunde gelegt wird, daß die additiven Wirkungen sowie die Dominanz- und Interaktionswirkungen (A , D , I) nicht korreliert sind. Die mathematische Modellvorstellung erfordert diese Annahme, die von genetischer Seite vertretbar erscheint. σ_A^2 ist ein Maß für die additive genetische Variation in der Zuchtpopulation, σ_D^2 für die genetische Variation, die durch die Wechselwirkung von 2 Allelen eines Locus hervorgerufen wird (Domi-

nanz); σ_I^2 ist ein Maß für die genetische Variation, die auf die Wechselwirkung von Allelen verschiedener Loci zurückgeht (Epistasie).

Eine nochmalige Aufteilung von I wurde von COCKERHAM (1954), ANDERSON und KEMPTHORNE (1954), KEMPTHORNE (1955) und von HAYMAN und MATHER (1955) in Interaktionskomponenten vorgenommen:

$$I = AA + AD + DD + AAA + AAD + \dots$$

Entsprechend oben erfolgt die Aufteilung der Interaktionsvarianz

$$\sigma_I^2 = \sigma_{AA}^2 + \sigma_{AD}^2 + \sigma_{DD}^2 + \sigma_{AAA}^2 + \sigma_{AAD}^2 + \dots$$

Zur Bestimmung der genetischen Varianz σ_G^2 ist es notwendig, zunächst folgende Begriffe zu erklären:

das Populationsmittel und seine Abhängigkeit von den Genfrequenzen,

der mittlere Geneffekt und die mittlere Gen-substitution. Daraus erhält man die züchterisch wichtigen Komponenten der genetischen Varianz, σ_A^2 und σ_D^2 .

Im folgenden soll dann die Kovarianz zwischen Verwandten betrachtet werden, die uns den Grad der Verwandtschaft charakterisiert und die für die züchterische Praxis von besonderem Interesse ist. Dabei wird die Beziehung zur allgemeinen und spezifischen Kombinationseignung berücksichtigt.

Wir gehen im folgenden nur auf den additiven und den Dominanzeinfluß der Gene auf die Gesamtvariabilität des genetischen Materials ein. Unberücksichtigt bleiben zunächst Einflußgrößen, wie z. B. Kopplung und Epistasie. Welchen Einfluß diese auf die Schätzwerte von σ_A^2 und σ_D^2 haben, wird in einer anderen Mitteilung dieser Serie behandelt werden.

Die Annahme fehlender Epistasie bedeutet, daß sich im Modell die Gene verschiedener Loci, die ein bestimmtes Merkmal beeinflussen, rein additiv kombinieren. Ist z. B. y_A der genotypische Wert von A_1A_1 und y_B derjenige von B_1B_1 , dann soll $y_A + y_B$ der genotypische Wert von $A_1A_1B_1B_1$ sein.

Es werden sehr große Populationen angenommen. Das genotypische Mittel dieser Population bezüglich eines Merkmales ist dann gleich dem phänotypischen Mittel desselben Merkmals, da sich die Umweltabweichungen über die gesamte Population im Durchschnitt aufheben. Wird dieses Merkmal von den Allelen mehrerer Loci geprägt, dann ist das Populationsmittel gleich der Summe der Mittel aus den einzelnen Loci. Mithin ist es reine Denkökonomie, sich bei der Herleitung des Populationsmittels und der Varianzen auf den Fall eines einzelnen spaltenden Locus mit 2 Allelen zu beschränken (vgl. auch KEMPTHORNE 1954). Der oft vorgebrachte Einwand, daß der Ein-Locus-Fall uninteressant sei, da er der Wirklichkeit auch nicht annähernd entspricht, erscheint damit entkräftet. Nicht der Ein-Locus-Fall bedeutet eine Beschränkung, sondern die Voraussetzung über Nicht-Existenz von Kopplung und Epista-

sie. In dieser Hinsicht werden von theoretischer Seite her intensive Bemühungen unternommen, diese beschränkenden Prämissen sukzessive abzubauen (GRIFFING, 1960; JONES, 1960; SCHNELL, 1961, 1963, 1965; VAN AARDE, 1963; LEWONTIN 1964). Auch die Wahl zweier Allele bedeutet keine Einschränkung der Allgemeingültigkeit der gewonnenen Aussagen (vgl. KEMPTHORNE, 1954 und 1957, S. 318).

1. Die Bestimmung der genetischen Varianz σ_G^2

a) Das Populationsmittel und seine Abhängigkeit von den Genfrequenzen

A, B, C, \dots, Z seien einzelne Polygene (Loci), die durchschnittlich gleichsinnig und additiv auf ein bestimmtes Merkmal einwirken. Aus oben genannten Gründen soll zunächst nur der angenommene A/a -Locus betrachtet werden.

In der auf FISHER (1918) zurückgehenden Schreibweise stellen sich die Verhältnisse an einem Locus wie folgt dar: A_1 und A_2 seien die Allele, p und q die dazugehörigen Frequenzen. Wir mitteln die genotypischen Merkmalswerte der beiden Homozygoten A_1A_1 und A_2A_2 und stellen einen sogenannten Nullpunkt fest, von dem aus wir nach rechts und links die Merkmalswerte der Homozygoten kennzeichnen und wegen ihrer symmetrischen Lage zum Nullpunkt mit $+a$ und $-a$ bezeichnen (vgl. Abb. 1). Die Abweichung des Merkmalswertes der Heterozygoten vom Nullpunkt wird mit d bezeichnet und kennzeichnet das Ausmaß der Dominanz.

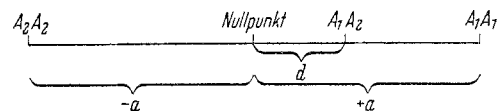


Abb. 1. Genotypische Merkmalswerte der Homozygoten und der Heterozygoten im 1-Locus-Fall, bezogen auf einen Nullpunkt als Mittel der beiden Homozygoten (nach MATHER, 1949).

Dann erhält man den Mittelwert μ einer Population in folgender Weise:

Genotypen	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
Frequenzen	p^2	$2pq$	q^2
genotypische Werte	a	d	$-a$
Frequenzen \times genotypische Werte	$p^2 a$	$2pq d$	$-q^2 a$
Populationsmittel	$\mu = p^2 a + 2pq d - q^2 a = a(p^2 - q^2) + 2pq d$		

In gleicher Weise kann man das Populationsmittel für den Fall aller anderen angenommenen Polygene (A, B, \dots, Z) formulieren, z. B.

$$\mu_A = a_A (p_A^2 - q_A^2) + 2d_A p_A q_A,$$

$$\mu_B = a_B (p_B^2 - q_B^2) + 2d_B p_B q_B,$$

$$\dots\dots\dots$$

$$\mu_Z = a_Z (p_Z^2 - q_Z^2) + 2d_Z p_Z q_Z.$$

Das Populationsmittel aller angenommenen Polygene ist dann nach obiger Bemerkung

$$\mu = \sum_{i=A}^Z a_i (p_i^2 - q_i^2) + 2 \sum_{i=A}^Z d_i p_i q_i.$$

Da nun $p^2 - q^2 = (p + q)(p - q)$ und $p + q = 1$, so folgt $p^2 - q^2 = p - q$ und demnach

$$\mu = \underbrace{a(p - q)}_{\text{Anteil der Homozygoten}} + \underbrace{2pqd}_{\text{Anteil der Heterozygoten}}. \quad (1)$$

Da $p = 1 - q$, folgt aus (1)

$$\mu = a(1 - 2q) + 2(q - q^2)d. \quad (2)$$

Der pro Locus gelieferte Beitrag zum Populationsmittel setzt sich also aus einem Anteil der Homozygoten und einem Anteil der Heterozygoten zusammen, was durch a bzw. d charakterisiert wird. Der Anteil der Homozygoten hängt linear von den Frequenzen p und q ab [vgl. (1)], der Anteil der Heterozygoten quadratisch [vgl. (2)].

Betrachten wir dazu ein Beispiel. Es seien folgende genotypische Merkmalswerte gegeben: $Y_{A_1A_1} = 24$; $Y_{A_1A_2} = 18$; $Y_{A_2A_2} = 16$. Als Nullpunkt erhält man $\frac{24 + 16}{2} = 20$. Folglich ist $a = 4$ und $d = -2$. Angenommen $p = 0,8$ und $q = 0,2$, erhält man als Mittel (gemessen vom Nullpunkt)

$$\begin{aligned} \mu^* &= 4 \cdot (0,8 - 0,2) + 2 \cdot 0,8 \cdot 0,2 \cdot (-2) \\ \mu^* &= 1,76. \end{aligned}$$

Da wir alle Merkmalswerte um 20 reduziert haben, erhält man als tatsächliches Populationsmittel

$$\mu = 21,76.$$

Für die beiden Spezialfälle: 1. keine Dominanz, d. h. $d = 0$, und 2. vollständige Dominanz, d. h. $d = a$, kann man die lineare und quadratische Abhängigkeit des Populationsmittels von den Genfrequenzen separat darstellen.

Zu 1.: keine Dominanz ($d = 0$): dann folgt

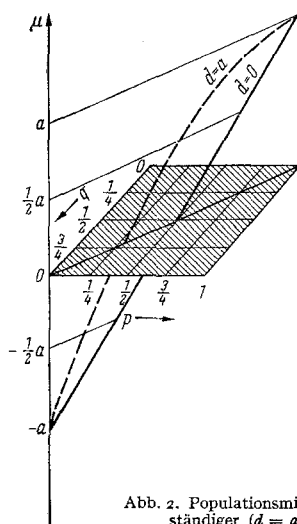
$$\mu = a(p - q) = a(1 - 2q), \quad (3)$$

da $p = 1 - q$. μ kann als lineare Funktion von einer Veränderlichen, der Allelfrequenz q , also

$$\mu = \mu(q) = a(1 - 2q)$$

oder als lineare Funktion der beiden Allelfrequenzen p und q , also

$$\mu = \mu(p, q) = a(p - q)$$



graphisch dargestellt werden. Wir wollen die letztere Form wählen, um die Abhängigkeit von p und q ohne die Ersetzung $p = 1 - q$ direkt zu zeigen (Abb. 2).

Zu 2.: vollständige Dominanz ($d = a$): dann folgt

$$\mu = a(p - q + 2pq) \quad (4)$$

(s. Abb. 2) (für $p = 1 - q$ erhält man

$$\mu = a(1 - 2q^2).$$

Abb. 2. Populationsmittel μ in a -Einheiten für den Fall vollständiger ($d = a$) und fehlender Dominanz ($d = 0$).

Wenn also vollständige Dominanz vorliegt und die genotypischen Merkmalswerte der Homozygoten vorgegeben sind, kann das Mittel aus Abb. 2 direkt abgelesen werden. Wenn z. B. $a = 4$ der genotypische Wert der Homozygoten A_1A_1 ist, dann ist bei der Genfrequenz $q = 1/4$ (und folglich $p = 3/4$), das Mittel μ^* (bezogen auf den Nullpunkt) gleich $7/8 \cdot a = 7/8 \cdot 4 = 3,5$. Das tatsächliche Populationsmittel ist dann

$$\mu = 20 + 3,5 = 23,5 \text{ cm}.$$

b) Der mittlere Geneffekt und die mittlere Gensubstitution

Wir stellen uns vor, wir könnten in einer Gametenpopulation ein Allel A_1 fixieren. Die Wahrscheinlichkeit dafür, daß sich dieses Allel A_1 mit einem weiteren Allel A_1 vereinigt, ist p , und die Wahrscheinlichkeit, daß es sich mit einem Allel A_2 vereinigt, ist q . Sowohl A_1A_1 als auch A_1A_2 sind Genotypen, in denen sich der Effekt A_1 manifestiert hat. Der Mittelwert der so erzeugten Genotypen ist folglich $p Y_{A_1A_1} + q Y_{A_1A_2} = p a + q d$. Die Abweichung dieses Wertes vom Populationsmittel μ ist der mittlere genetische Effekt von A_1 :

$$\left. \begin{aligned} \mu_{A_1} - \mu &= p a + q d - [a(p - q) + 2pqd] \\ \mu_{A_1} - \mu &= q[a + d(q - p)] \end{aligned} \right\} \quad (5)$$

Im Falle zweier Allele ist der mittlere Effekt einer Gensubstitution gleich der Differenz der mittleren Geneffekte für A_1 und A_2 .

Um mögliche Verallgemeinerungen der hier betrachteten Verhältnisse nicht durch eine Bezeichnungsweise einzuzengen, die mehr heuristischen Betrachtungen nützlich war, gehen wir zu folgenden Bezeichnungen über: Y_{ij} seien die genotypischen Merkmalswerte, wobei i und j unabhängig voneinander sowohl A als auch a sein können (A und a seien die beiden Allele am betrachteten Locus). Es existieren also die zu den Genotypen AA , Aa , aa gehörenden Merkmalswerte Y_{AA} , Y_{Aa} , Y_{aa} . Für Y_{ij} wird folgender Ansatz gemacht:

$$Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \alpha_j + \delta_{ij}. \quad (6)$$

Dabei ist μ das Populationsmittel, α_i und α_j sind Effekte, die den additiven Genwirkungen zuzuordnen sind, und δ_{ij} ein Dominanzeffekt, d. h. ein Effekt, der die Wechselwirkung an einem Locus charakterisiert. Wenn wir von Dominanzerscheinung im Augenblick absehen und die Abweichung des genotypischen Merkmalswertes vom Populationsmittel mit y_{ij} bezeichnen, also $Y_{ij} - \mu = y_{ij}$, dann sind aus dem Ansatz $y_{ij} = \alpha_i + \alpha_j$ mit Hilfe der Methode der kleinsten Quadrate die additiven genetischen Effekte zu schätzen. Aus Gründen der Übersichtlichkeit setzen wir für $\alpha_A = \alpha$ und $\alpha_a = \beta$ und haben daher folgende Beziehungen:

$$\begin{aligned} y_{AA} &= \alpha + \alpha, \\ y_{Aa} &= \alpha + \beta, \\ y_{aa} &= \beta + \beta. \end{aligned}$$

Aus

$S = (y_{AA} - 2\alpha)^2 + (y_{Aa} - \alpha - \beta)^2 + (y_{aa} - 2\beta)^2$ gewinnt man durch partielle Differentiation nach α und β und Nullsetzen der Ableitungen die Normalgleichungen, deren Lösungen die Schätzungen von

α und β sind.

$$\frac{1}{2} \frac{\partial S}{\partial \alpha} = 2 p^2 (y_{AA} - 2 \alpha) + 2 p q (y_{Aa} - \alpha - \beta) = 0,$$

$$\frac{1}{2} \frac{\partial S}{\partial \beta} = 2 p q (y_{Aa} - \alpha - \beta) + 2 q^2 (y_{aa} - 2 \beta) = 0.$$

Umgeformt lauten dann die Normalgleichungen

$$\left. \begin{aligned} 4 p^2 \alpha + 2 p q (\alpha + \beta) &= 2 p^2 y_{AA} + 2 p q y_{Aa} \\ 2 p q (\alpha + \beta) + 4 q^2 \beta &= 2 p q y_{Aa} + 2 q^2 y_{aa} \end{aligned} \right\} \quad (7)$$

Daraus erhält man dann als Schätzwerte für die mittleren additiven genetischen Effekte:

$$\alpha = p y_{AA} + q y_{Aa}, \quad \beta = p y_{Aa} + q y_{aa}. \quad (8)$$

Das sind die oben erwähnten mittleren Effekte der Gene A und a .

Es sei auf den Vergleich mit der in der Schreibweise von FISHER dargestellten Formel (5) für mittleren genetischen Effekt hingewiesen. Es war

$$\mu_{A_1} - \mu = q [a + d (q - p)].$$

A_1 entspricht jetzt A . Es ist $a = Y_{A_1 A_1} = Y_{AA}$; $d = Y_{A_1 A_2} = Y_{Aa}$.

$$\mu_{A_1} - \mu = \mu_A - \mu = p Y_{AA} + q Y_{Aa} - \mu,$$

$$\alpha = p y_{AA} + q y_{Aa} = p Y_{AA} + q Y_{Aa} - (p + q) \mu.$$

Da $p + q = 1$, folgt

$$\alpha = p Y_{AA} + q Y_{Aa} - \mu.$$

Der Effekt einer Gensubstitution ist

$$y_{AA} - y_{Aa} = \alpha + \alpha - \alpha - \beta = \alpha - \beta$$

und

$$y_{Aa} - y_{aa} = \alpha + \beta - \beta - \beta = \alpha - \beta,$$

also stets $\alpha - \beta$. Somit ist der mittlere Effekt einer Gensubstitution $A \rightarrow a$:

$$\alpha - \beta = p (y_{AA} - y_{Aa}) + q (y_{Aa} - y_{aa}). \quad (9)$$

Dazu ein Beispiel: Es sei $Y_{AA} = 24$; $Y_{Aa} = 20$; $Y_{aa} = 16$; also $a = 4$, $d = 0$. Wenn $p = 0,8$ und $q = 0,2$, erhält man aus (1) $\mu = 22,4$ und folglich

$$y_{AA} = Y_{AA} - \mu = 1,6,$$

$$y_{Aa} = Y_{Aa} - \mu = -2,4,$$

$$y_{aa} = Y_{aa} - \mu = -6,4.$$

Nach (8) sind die mittleren additiven genetischen Effekte

$$\alpha = 0,8 \cdot 1,6 + 0,2 (-2,4) = 0,80,$$

$$\beta = 0,8 \cdot (-2,4) + 0,2 (-6,4) = -3,20.$$

Der mittlere genetische Effekt einer Gensubstitution ergibt sich dann aus (9) $\alpha - \beta = 4,0$.

c) Die Komponenten der genetischen Varianz, σ_A^2 und σ_D^2

Die additiven Effekte α_i und α_j aus (6) der Gene A und a bewirken eine gewisse Variation. Das Maß für die daraus resultierenden Merkmalsschwankungen ist uns durch die additive genetische Varianz σ_A^2 gegeben. Vollkommen analog zur Regressionstheorie erhält man die Varianz, die durch die additiven genetischen Effekte α und β hervorgerufen wird, als die Summe der Produkte der rechten Seiten der Normalgleichungen (7) mit den Schätzwerten (8), also

$$\begin{aligned} \sigma_A^2 &= \alpha (2 p^2 y_{AA} + 2 p q y_{Aa}) + \beta (2 p q y_{Aa} + 2 q^2 y_{aa}) \\ &= (p y_{AA} + q y_{Aa}) (2 p^2 y_{AA} + 2 p q y_{Aa}) \\ &\quad + (p y_{Aa} + q y_{aa}) (2 p q y_{Aa} + 2 q^2 y_{aa}), \end{aligned}$$

$$\sigma_A^2 = 2 p (p y_{AA} + q y_{Aa})^2 + 2 q (p y_{Aa} + q y_{aa})^2 \quad (10a)$$

bzw.

$$\sigma_A^2 = 2 p \alpha^2 + 2 q \beta^2. \quad (10b)$$

Es gibt verschiedene Schreibweisen für σ_A^2 , die alle aus Umformungen von (10a) und (10b) erhalten werden können. Man findet in der Literatur auch oft die Bezeichnungen

$$\sigma_A^2 = 2 p q (\alpha - \beta)^2 = 2 p q \alpha_A^2, \quad (10c)$$

wobei $\alpha - \beta = \alpha_A$ gesetzt wurde.

In der oben erwähnten symmetrischen Schreibweise nach FISHER mit $y_{AA} = a$, $y_{Aa} = d$, $y_{aa} = -a$ erhielt man $\alpha - \beta = \alpha_A = a + d (q - p)$ und somit

$$\sigma_A^2 = 2 p q \alpha_A^2 = 2 p q [a + d (q - p)]^2. \quad (10d)$$

Wir hatten bei Herleitung der Normalgleichungen, aus denen wir die additive genetische Varianz gewonnen, die Annahme gemacht, daß keine Dominanzabweichungen auftreten sollen ($\delta_{ij} = 0$), d. h. $y_{Aa} = 1/2 (y_{AA} + y_{aa})$. In der Terminologie der Regressionstheorie heißt das, daß die Merkmalswerte von AA , Aa , aa auf einer Geraden liegen müssen. Trägt man auf der x -Achse die Anzahl der vorkommenden A -Allele ab und auf der Y -Achse die Merkmalswerte, dann ergibt sich folgendes Bild (Abb. 3):

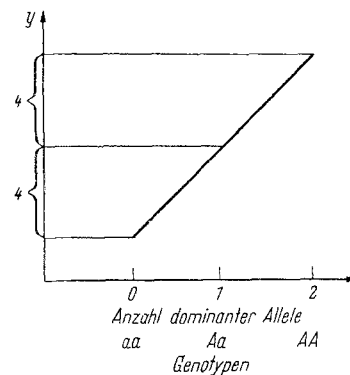


Abb. 3. Regressionsgerade zwischen Genotyp und Merkmalswert bei $d = 0$.

Das geht andererseits auch aus der Tatsache hervor, daß sowohl beim Übergang von aa zu Aa als auch von Aa zu AA stets $\alpha - \beta = 4,0$ ist. Die Kurve macht an der Stelle der Heterozygoten keinen Knick, wir haben eine Gerade vor uns.

Zu dem hier betrachteten Regressionsproblem gehört eine SQ_{Total} mit 2 Freiheitsgraden, denn es werden nur 3 Genotypen betrachtet, zwischen denen nur 2 unabhängige Vergleiche möglich sind.

Folglich schätzt die Summe der Abweichungsquadrate die entsprechende Varianz. Es gilt $SQ_R = SQ_{\text{Tot.}} - SQ_{\text{Add.}}$.

Im Fall fehlender Dominanz ist $SQ_R = 0$ und $SQ_{\text{Tot.}} = SQ_{\text{Add.}}$, d. h. es tritt keine Abweichung von der Geraden auf. Die Gesamtvarianz ist gleich der additiven genetischen Varianz. Bei Abweichungen vom rein additiven Fall entspricht SQ_R der Dominanzvarianz. SQ_R ist also diejenige Varianz, die aus den Abweichungen von der Regressionsgeraden resultiert. Aus $SQ_R = SQ_{\text{Tot.}} - SQ_{\text{Add.}}$ folgt

$$\begin{aligned} \sigma_D^2 &= p^2 q^2 y_{AA}^2 + 2 p q y_{Aa}^2 + q^2 y_{aa}^2 \\ &\quad - 2 p q [p (y_{AA} - y_{Aa}) + 2 (y_{Aa} - y_{aa})]^2 \\ \sigma_D^2 &= (p y_{AA} + q y_{aa})^2 \end{aligned} \quad (11a)$$

oder

$$\sigma_D^2 = p^2 q^2 (y_{AA} + y_{aa} - 2 y_{Aa})^2 \quad (11b)$$

oder in der Schreibweise von FISHER ($Y_{AA} = a$, $Y_{Aa} = d$, $Y_{aa} = -a$)

$$\sigma_D^2 = 4 p^2 q^2 d^2. \quad (11c)$$

σ_A^2 und σ_D^2 sind nichtlineare Funktionen der beiden Veränderlichen p und q , den Allelfrequenzen. Wir stellen ihre Abhängigkeit von p und q in den beiden Spezialfällen $d = 0$ und $d = a$ (d. h. keine Dominanz und vollständige Dominanz) graphisch in den Abbildungen 4 und 5 dar.

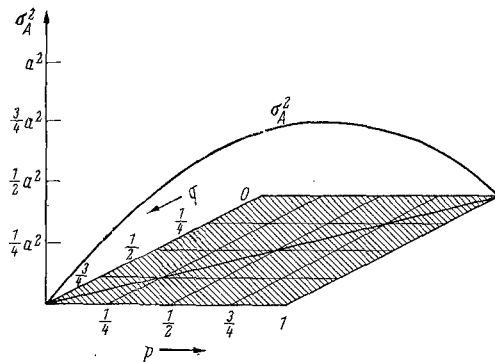


Abb. 4. Additive genetische Varianz als Funktion der beiden Allelfrequenzen im Fall fehlender Dominanz ($d = 0$).

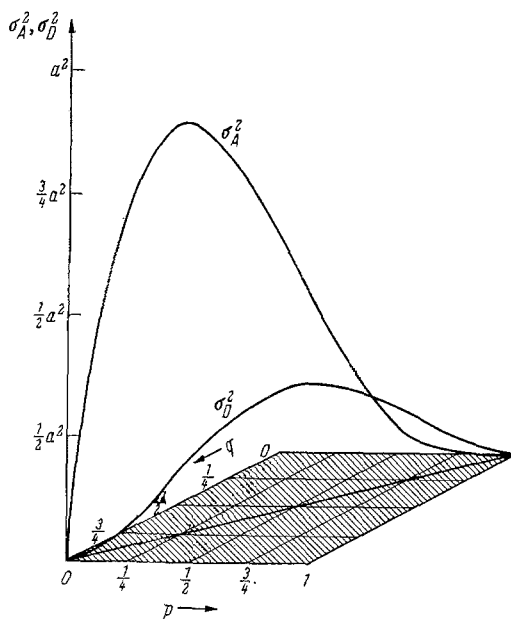


Abb. 5. Additive Varianz σ_A^2 und Dominanzvarianz σ_D^2 als Funktion der beiden Allelfrequenzen p und q im Fall vollständiger Dominanz ($d = a$).

Wir betrachten wieder das Beispiel von S. 161, jetzt aber mit Dominanzabweichung; $Y_{AA} = 24$; $Y_{Aa} = 18$; $Y_{aa} = 16$ und $\mu = 21,76$; also $\gamma_{AA} = 2,24$, $\gamma_{Aa} = -3,76$, $\gamma_{aa} = -5,76$. Da nach (8)

$$\alpha = 0,8 \cdot 2,24 + 0,2 \cdot (-3,76) = 1,04,$$

$$\beta = 0,8 \cdot (-3,76) + 0,2 \cdot (-5,76) = -4,16$$

folgt

$$\alpha_A = \alpha - \beta = 5,20.$$

(vgl. α , β und α_A mit dem dominanzfreien Fall) und daher nach (10d)

$$\sigma_A^2 = 2 p q \alpha_A^2 = 8,65.$$

Wir berechnen σ_D^2 nach (11a) und erhalten

$$\sigma_D^2 = [0,8 \cdot 2,24 + 0,2 \cdot (-5,76)] = 0,64^2 = 0,41.$$

Als gesamte genetische Varianz erhalten wir mit o. g. Einschränkungen

$$\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 = 9,06.$$

An σ_G^2 ist in unserem Beispiel die additive genetische Varianz σ_A^2 mit fast 95,5% beteiligt, der Rest von ca. 4,5% ist der Anteil der Dominanzvarianz.

Die genetischen Varianzkomponenten σ_A^2 und σ_D^2 können zur phänotypischen Varianz und untereinander in Beziehung gesetzt werden. Daraus ergeben sich zwei für die Züchtung außerordentlich bedeutsame Kenngrößen, der Erblichkeitsanteil oder Heritabilität (h^2) und der mittlere Dominanzgrad (\bar{a}). (\bar{a}) ist das ungewogene Mittel der a für alle Genpaare.

Bei der Heritabilität unterscheidet man zwei Formen, Heritabilität im engeren und weiteren Sinn:

$$h_{\text{eng}}^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2}, \quad (12)$$

$$h_{\text{weit}}^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_P^2}, \quad (13)$$

$$\bar{a} = \sqrt{\frac{2 \sigma_D^2}{\sigma_A^2}}. \quad (14)$$

Je nach Größe von \bar{a} lassen sich vier verschiedene Dominanzgrade unterscheiden:

- $\bar{a} = 0$ keine Dominanz
- $0 < \bar{a} < 1$ partielle Dominanz
- $\bar{a} = 1$ vollständige Dominanz
- $\bar{a} > 1$ Überdominanz.

In dem soeben betrachteten Beispiel beträgt der Dominanzgrad

$$\bar{a} = \sqrt{\frac{2 \cdot 0,4}{8,65}} = 0,95.$$

2. Die Kovarianz zwischen Verwandten

a) Beziehung zu den genetischen Varianzkomponenten

Die im vorigen Kapitel betrachteten Komponenten der genetischen Varianz σ_A^2 und σ_D^2 sind die für die Züchtung wesentlichsten Komponenten. Sie stehen in sehr engem Zusammenhang mit der Ähnlichkeit zwischen Verwandten. Kann man den Grad der Ähnlichkeit zwischen verwandten Individuen bestimmen, dann lassen sich Schätzwerte für diese beiden genetischen Varianzkomponenten erhalten.

Wählt man aus einer Population mit Zufalls Paarung und ohne Inzucht per Zufall ein Individuum X aus und steht Y aus derselben Population zu X in verwandtschaftlicher Beziehung, dann wird der Grad der Ähnlichkeit durch

$$\rho_{XY} = \frac{E(X - \mu_X)(Y - \mu_Y)}{\sqrt{E(X - \mu_X)^2 E(Y - \mu_Y)^2}}$$

gemessen.

Wenn X und Y phänotypische Werte sind, ist

$$\rho_{XY} = \frac{\text{Kov}(X, Y)}{\sigma_P^2}.$$

Der Ausdruck $\text{Kov}(X, Y)$ ist also sehr bedeutsam.

Wir betrachten wieder Diploide mit einem spaltenden Locus. $X(a, b)$ sei ein Individuum mit dem Genotyp (a, b) , $Y(c, d)$ ein zu $X(a, b)$ verwandtes Individuum mit dem Genotyp (c, d) . Dann gilt für die Kovarianz zwischen $X(a, b)$ und $Y(c, d)$

$$\text{Kov}(X, Y) = [P(a = c) + P(b = c) + P(a = d) + P(b = d)] \frac{1}{2} \sigma_A^2$$

$$+ [P(a = c, b = d) + P(a = d, b = c)] \sigma_D^2,$$

ohne über die Herkunft der Genkomplexe a, b, c und d Voraussetzungen zu machen.

Bei der Annahme, daß die Genkomplexe a und c jeweils vom Vater und die Genkomplexe b und d von der Mutter stammen, erhält man

$$P(a = d) = P(b = c) = 0$$

und nach MALÉCOT (1948)

$$P(a = c) = \Phi$$

$$P(b = d) = \Phi'$$

und

$$P(a = c, b = d) = \Phi \Phi',$$

$$P(a = d, b = c) = 0.$$

Dann ergibt Gleichung (15)

$$\text{Kov}(X, Y) = \frac{\Phi + \Phi'}{2} \cdot \sigma_A^2 + \Phi \Phi' \sigma_D^2. \quad (16)$$

Ausgehend von dieser Formel lassen sich die Kovarianzen für die kompliziertesten Verwandtschaftsgrade berechnen. Für die Elter-Nachkommen-Beziehung gilt $\Phi = 1$, $\Phi' = 0$, also

$$\text{Kov}(E, N) = \frac{1}{2} \sigma_A^2. \quad (17)$$

Für die Vollgeschwister-Beziehung gilt $\Phi = \frac{1}{2}$, $\Phi' = \frac{1}{2}$, also

$$\text{Kov}(VG) = \frac{1}{2} \sigma_A^2 + \frac{1}{4} \sigma_D^2. \quad (18)$$

Für die Halbgeschwister-Beziehung gilt $\Phi = \frac{1}{2}$, also

$$\text{Kov}(HG) = \frac{1}{4} \sigma_A^2. \quad (19)$$

Die hier abgeleiteten Beziehungen gelten unter der Voraussetzung, daß alle Interaktionsvarianzen höherer Ordnung (z. B. $\sigma_{AAA}^2, \sigma_{AAD}^2, \dots$) vernachlässigt werden können. Im allgemeinen Fall mit Inzuchtgrad F und beliebigen Wechselwirkungen gilt

$$\begin{aligned} \text{Kov}(VG) &= \left(\frac{1+F}{2}\right) \sigma_A^2 + \left(\frac{1+F}{2}\right)^2 \sigma_D^2 \\ &\quad + \left(\frac{1+F}{2}\right)^2 \sigma_{AA}^2 + \left(\frac{1+F}{2}\right)^3 \sigma_{AD}^2 + \dots, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Kov}(HG) &= \left(\frac{1+F}{4}\right) \sigma_A^2 + \left(\frac{1+F}{4}\right) \sigma_{AA}^2 \\ &\quad + \left(\frac{1+F}{4}\right)^3 \sigma_{AAA}^2 + \dots \end{aligned}$$

und bei Vernachlässigung der Interaktionen

$$\text{Kov}(VG) = \left(\frac{1+F}{2}\right) \sigma_A^2 + \left(\frac{1+F}{2}\right)^2 \sigma_D^2,$$

$$\text{Kov}(HG) = \left(\frac{1+F}{4}\right) \sigma_A^2.$$

Wenn $F = 1$, also vollständige Inzucht vorliegt, ist

$$\text{Kov}(VG) = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 = \sigma_G^2,$$

$$\text{Kov}(HG) = \frac{1}{2} \sigma_A^2 = \text{Kov}(E, N).$$

Wenn $F = 0$, also keine Inzucht vorliegt, ist

$$\text{Kov}(VG) = \frac{1}{2} \sigma_A^2 + \frac{1}{2} \sigma_D^2,$$

$$\text{Kov}(HG) = \frac{1}{4} \sigma_A^2.$$

Daraus folgt

$$\text{Kov}(VG) - 2 \text{Kov}(HG) = \frac{1}{2} \sigma_D^2.$$

Berechnungen für $\text{Kov}(HG)$ und $\text{Kov}(VG)$ lassen sich demnach in Populationen mit beliebigem Inzuchtgrad F durchführen; Voraussetzung ist nur, daß der Inzuchtgrad bekannt und für alle Glieder innerhalb der Population rel. konstant ist.

Die Kovarianz zwischen Verwandten ist seit FISHER (1918) Gegenstand zahlreicher Veröffentlichungen (MALÉCOT, 1948; COCKERHAM, 1952, 1954; KEMPTHORNE 1954, 1955a, b, c, d, 1957; ANDERSON und KEMPTHORNE, 1954; HAYMAN und MATHER 1955; HORNER et al. 1955, HORNER 1956; SCHNELL, 1961, 1963, 1965; VAN AARDE 1963, LEWONTIN 1964). Dabei wurde dieses Problem unter verschiedenen genetischen Aspekten und Annahmen bearbeitet: für Fremdbestäuber und Selbstbefruchter, diploide und polyploide Organismen, Ein- und Mehrlocusfall, Ein- und Mehrallelfall in Zusammenhang mit Epistasie und Kopplung. KEMPTHORNE (1963) hat sich um eine allgemein mathematische Beschreibung bemüht.

b) Beziehung zur Kombinationseignung

Die allgemeine Kombinationseignung (gca) ist die mittlere Leistung einer Linie in einem Satz von Hybriden. Von spezifischer Kombinationseignung (sca) spricht man immer dann, wenn bestimmte Kombinationen eine bessere oder schlechtere Leistung zeigen, als man auf Grund der mittleren Leistung der Linien erwarten könnte (SPRAGUE und TATUM, 1942).

Bei einer allgemeineren Behandlung des Diallels bei der quantitativen Vererbung zeigt GRIFFING (1956) ein Modell, aus dem hervorgeht, daß σ_{gca}^2 im wesentlichen ein Ausdruck der additiven genetischen Effekte, σ_{sca}^2 ein Ausdruck von Dominanz- und Epistasieeffekten ist:

$$2 \sigma_{gca}^2 = \sigma_A^2 + \frac{1}{2} \sigma_{AA}^2,$$

$$\sigma_{sca}^2 = \sigma_D^2 + \frac{1}{2} \sigma_{AA}^2 + \sigma_{AD}^2 + \sigma_{DD}^2$$

$$\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_{AA}^2 + \sigma_{AD}^2 + \sigma_{DD}^2.$$

Wenn σ_{gca}^2 die Varianz der allgemeinen Kombinationseignung, σ_{sca}^2 die Varianz der speziellen Kombinationseignung ist, dann besteht im Fall $F = 0$ folgender Zusammenhang:

$$\sigma_{gca}^2 = \text{Kov}(HG) = \frac{1}{4} \sigma_A^2,$$

$$\sigma_{sca}^2 = \text{Kov}(VG) - 2 \text{Kov}(HG) = \frac{1}{2} \sigma_D^2.$$

Im folgenden wird eine Aufstellung einer Anzahl wesentlicher Schätzwerte unter besonderer Berücksichtigung von σ_{gca}^2 , σ_{sca}^2 und des Inzuchtgrades F der Basispopulation gegeben:

	$F = 1$	$F = 0$
σ_A^2	$2 \sigma_{gca}^2$	$4 \sigma_{gca}^2$
σ_D^2	σ_{sca}^2	$4 \sigma_{sca}^2$
σ_G^2	$2 \sigma_{gca}^2 + \sigma_{sca}^2$	$4 \sigma_{gca}^2 + 4 \sigma_{sca}^2$
h_{eng}^2	$2 \sigma_{gca}^2 / 2 \sigma_{gca}^2 + \sigma_{sca}^2 + \sigma_U^2$	$4 \sigma_{gca}^2 / 4 \sigma_{gca}^2 + 4 \sigma_{sca}^2 + \sigma_U^2$
σ_A^2 / σ_G^2	$2 \sigma_{gca}^2 / 2 \sigma_{gca}^2 + \sigma_{sca}^2$	$4 \sigma_{gca}^2 / 4 \sigma_{gca}^2 + 4 \sigma_{sca}^2$
\bar{a}	$\sqrt{2 \sigma_{gca}^2 / 2 \sigma_{gca}^2} = \sqrt{\sigma_{sca}^2 / \sigma_{gca}^2}$	$\sqrt{2 \sigma_{sca}^2 / \sigma_{gca}^2}$

II. Die Bedeutung der verschiedenen Formen der genetischen Variabilität für die Pflanzenzüchtung

Eine Zuchtmethodik wird in dem Maß zu einer nachhaltigen genetischen Verbesserung eines gegebenen Ausgangsmaterials führen, wie es gelingt, durch sie den vorherrschenden Typ der genetischen Variation in diesem Ausgangsmaterial in Selektionsgewinne umzuformen (LERNER, 1958; SPRAGUE, 1955, 1959). Um das zu erreichen, ist es notwendig, das Zuchtverfahren so genau wie möglich auf die vorherrschende Genwirkungsweise abzustimmen. Ist dies gelungen, werden nach einer gewissen Zeit alle unter diesen Bedingungen möglichen genetischen Fortschritte gemacht worden sein. Stellt man dann fest, daß mit dem laufenden Selektionsverfahren keine nennenswerten Verbesserungen mehr erzielt werden, liegt zumindest der Verdacht nahe, daß der zu Beginn der züchterischen Arbeit vorhandene Typ der genetischen Variation sehr stark reduziert wurde. Da eine bestimmte Form der genetischen Variabilität niemals allein vorkommt, bleibt nach Ausschöpfung der bisher vorherrschenden Art der genetischen Variation eine genetische Restvariation anderen Typs in der Zuchtpopulation unangetastet. Diese wird nunmehr zur dominierenden Variation. Damit macht sich eine Änderung des bisher angewendeten Zuchtverfahrens notwendig (LERNER, 1958).

Bevor auf den Zusammenhang zwischen Selektionsverfahren und Typ der mittleren Genwirkung eingegangen wird, soll zunächst nach einer Antwort auf die Frage gesucht werden, ob eine genetische Verbesserung — gleich mit welcher Selektionsmethode gearbeitet werden soll — überhaupt sinnvoll ist.

1. Die Bedeutung des Anteils von σ_G^2 an σ_P^2

Eine genetische Verbesserung wird um so leichter zu erzielen sein, je stärker die sichtbare Variation (σ_P^2) Ausdruck der genetischen Variation (σ_G^2) ist.

Ein Maß hierfür ist der Quotient $\frac{\sigma_G^2}{\sigma_P^2} = h_{\text{weit}}^2 =$ Erbllichkeit im weiteren Sinn.

h_{weit}^2 kann zwischen 0 und 1 schwanken. Mit Zunahme dieses Quotienten nehmen die Erfolgsaussichten, ein Pflanzenmerkmal züchterisch verbessern zu können, ebenfalls zu. Eine Zuchtarbeit wird völlig überflüssig, wenn die genotypische Variation fehlt (COMSTOCK, 1955).

Wenn nach diesem Kriterium und evtl. auf Grund ganz anderer Überlegungen entschieden wurde, daß eine bestimmte Eigenschaft züchterisch verbessert werden soll, sollte das zweckmäßigste Selektionsverfahren vor allem auch nach der vorherrschenden Genwirkungsweise ausgesucht werden.

2. Die Bedeutung des Verhältnisses σ_A^2 zu σ_D^2 für die Wahl des Selektionsverfahrens

Es stehen sich grundsätzlich 2 genetische Variationsursachen gegenüber: die additive genetische Variation und die nichtadditive genetische Variation.

Die additive genetische Variation σ_A^2 ist ein Maß für denjenigen Teil von Merkmalsdifferenzen, der durch Wirkungsunterschiede zwischen allelen Genen in homozygoter Form (AA vs. aa) entsteht. Die vorwiegend an der Merkmalsausprägung beteiligten Polygene wirken in dem Sinn additiv, daß der mitt-

lere Wert der Heterozygoten (Aa) nahe dem Mittelwert aus den beiden Homozygoten liegt (vgl. Abb. 3). Die additive genetische Variation ist die in homozygoten Linien fixierbare erbliche Variation. Sie ist damit (in besonderer Weise bei Selbstbefruchtern) die züchterisch bedeutendste genetische Varianzkomponente, d. h. die Grundlage des Selektionserfolges.

Da der additive genetische Wert (häufig als Zuchtwert bezeichnet) die wesentlichste Ursache für die Ähnlichkeit zwischen Verwandten ist, läßt sich σ_A^2 , wie vorn gezeigt wurde, durch Bestimmung des Ähnlichkeitsgrades zwischen Verwandten schätzen. σ_A^2 ist auch die Hauptdeterminante der allgemeinen Kombinationseignung.

Die nicht additive genetische Variation ist eine Komplexgröße und beinhaltet alle genetischen Wechselwirkungen: Interaktionen zwischen allelen Genen (Dominanz, σ_D^2) und zwischen nicht allelen Genen (Epistasie, σ_I^2). σ_D^2 und σ_I^2 sind ein Maß für denjenigen Teil der Merkmalsdifferenzen, der durch Abweichungen von additivem Verhalten alleler und nicht alleler Gene entsteht. Die nicht additive genetische Variation ist damit nicht erblich fixierbar. Sie ist die Hauptdeterminante der spezifischen Kombinationseignung und läßt sich an Hand der mittleren Abweichungen der Hybriden von ihrem jeweiligen Elternmittel schätzen.

Je nachdem, in welchem Verhältnis die additive genetische Variation und die nicht additive genetische Variation zueinander stehen, ist eine bestimmte unterschiedliche züchterische Behandlung des Zuchtmaterials erforderlich (LERNER, 1958; SPRAGUE, 1959; COCKERHAM, 1956; COMSTOCK, 1955; GRIFFING, 1956). Es sollen deshalb je nach rel. Anteil der genetischen Interaktionsvarianz [ausgedrückt in Form des Dominanzgrades*, vgl. Formel (14)] 3 Fälle unterschieden werden:

- A**: \bar{a} nahe Null (nur geringe partielle Dominanz); die additive genetische Varianz bestimmt fast ausschließlich die Höhe der genetischen Gesamtvarianz; genetische Interaktionen zwischen allelen Genen sind kaum vorhanden.
- B**: \bar{a} angenähert 1 (etwa vollständige Dominanz); die additive genetische Varianz bestimmt nicht mehr fast allein die genetische Gesamtvarianz; σ_D^2 kommt in der Größenordnung der Hälfte der additiven genetischen Varianz vor.
- C**: \bar{a} eindeutig größer als 1 (Superdominanz); die additiven genetischen Effekte treten noch stärker zugunsten der nicht additiven zurück; σ_D^2 kommt in der Größenordnung von deutlich mehr als der Hälfte der additiven genetischen Varianz vor.

Der nicht additive genetische Varianzanteil nimmt also von **A** über **B** nach **C** zu.

Da bei selbstbefruchtenden Arten im allgemeinen nur mit rel. geringen Dominanzgraden zu rechnen ist, soll hier vermerkt werden, daß die im folgenden speziell für Fremdbefruchter geltenden alternativen Entscheidungen bei Selbstbefruchtern nicht so wesentlich wie bei jenen sind.

* σ_D^2 wird als der bestimmende Anteil an der Gesamtinteraktionsvarianz betrachtet.

Tabelle 1. *Zusammenhang zwischen Genwirkungswiese (spez. Dominanzgrad) und effektivstem Selektionsverfahren.*
(I.A. = Einzelpflanzenauslese, Auslesegegenstand ist die Einzelpflanze; F.A. = Familienauslese, Auslesegegenstand ist die Familie)

		A \bar{a} nahe Null; fast keine Dominanz; Dominanzinteraktion kaum vorhanden	B \bar{a} angenähert 1; etwa vollständige Dominanz; Dominanzinteraktion etwa die Hälfte der additiven genetischen Varianz	C \bar{a} eindeutig größer als 1; Überdominanz; Dominanzinteraktion wesentlich mehr als die Hälfte der additiven genetischen Varianz
1. Selektion auf das Merkmal selbst (ohne gezielte Nutzung von Kombinationseffekten)	a) Auslese auf den Phänotyp (Selektionsbasis ist eigene Leistung des Auslesegegenstandes)	I I.A.: Einzelpflanzenauslese ohne Nachkommenschaftstest (h^2 groß): <i>Massenauslese, phänotypische rekurrente Selektion</i> F.A.: Familienauslese ohne Nachkommenschaftstest (h^2 klein)	III Alle unter I genannten Verfahren anwendbar, jedoch hier nicht so lange effizient wie in I	V Alle unter I genannten Verfahren anwendbar, jedoch hier nicht so lange effizient wie in III
	b) Auslese auf den Genotyp (Selektionsbasis ist Leistung der Nachkommenschaft des Auslesegegenstandes)	I.A.: Einzelpflanzenauslese mit Nachkommenschaftstest (h^2 klein): <i>Stammbaumszüchtung mit und ohne Saatgutreserve, Klonung + Nk.-Test, Selbstung + Nk.-Test</i> F.A.: Familienauslese mit Nachkommenschaftstest (h^2 klein): <i>Stammbaumszüchtung mit und ohne Saatgutreserve, Klonung + Nk.-Test, Selbstung + Nk.-Test</i>	Alle unter I genannten Verfahren anwendbar, jedoch hier nicht so lange effizient wie in I	Alle unter I genannten Verfahren anwendbar, jedoch hier nicht so lange effizient wie in III
2. Selektion auf die Kombinationseignung hinsichtlich des Merkmals (mit gezielter Nutzung von Kombinationseffekten)	a) Auslese auf den Phänotyp	II nicht oder nur selten erfolgreich	IV nicht oder nur selten erfolgreich	VI nicht oder nur selten erfolgreich
	b) Auslese auf den Genotyp (Selektionsbasis ist Leistung der Hybridenachkommenschaft des Auslesegegenstandes nach Kreuzung mit einem Tester)	I.A.: Einzelpflanzenauslese mit Nachkommenschaftstest: <i>rekurrente Selektion auf allgemeine Kombinationsseignung, reziproke rekurrente Selektion</i> F.A.: Familienauslese mit Nachkommenschaftstest: <i>Polycross-Test, Topcross-Test</i>	I.A.: Einzelpflanzenauslese mit Nachkommenschaftstest: <i>rekurrente Selektion auf allgemeine Kombinationsseignung, reziproke rekurrente Selektion auf spezifische Kombinationsseignung, Verbesserung, (reziproke rekurrente Selektion)</i> F.A.: Familienauslese mit Nachkommenschaftstest: <i>Diallel-Test (Topcross-Test i. allg. nur zur Einengung von Linienmaterial)</i>	I.A.: Einzelpflanzenauslese mit Nachkommenschaftstest: <i>rekurrente Selektion auf spezifische Kombinationsseignung, Verbesserung, (reziproke rekurrente Selektion)</i> F.A.: Familienauslese mit Nachkommenschaftstest: <i>Diallel-Test (Topcross-Test i. allg. nur zur Einengung von Linienmaterial)</i>

Bei der Klassifikation der Selektionsverfahren sollen 2 Fälle unterschieden werden:

1. Selektion auf das Merkmal selbst ohne gezielte Nutzung von Kombinationseffekten und
2. Selektion auf die Kombinationseignung hinsichtlich des betreffenden Merkmals mit gezielter Nutzung von Kombinationseffekten.

Es wird dabei jeweils zwischen a) Auslese auf den Phänotyp und b) Auslese auf den Genotyp unterschieden.

In Tab. 1 ist versucht worden, die Beziehungen zwischen den relativen Verhältnissen der Genwirkungen (in Termini verschiedener Dominanzgrade formuliert) und der Art der Selektionsverfahren darzustellen.

[A]: Dominanzvarianz kaum vorhanden

Wird die Höhe der gesamten genetischen Variation fast ausschließlich durch die additive Komponente bestimmt, entscheidet die Zahl der wünschenswerten positiven Gene (favourable genes) über die Leistungshöhe des Auslesegegenstandes. Grundlage der Selektion in der Auslesepopulation ist die Zahl dieser hypothetischen „Leistungsgene“. Eine erfolgversprechende Auslesebasis ist immer dann gegeben, wenn σ_A^2 im Ausgangsmaterial groß ist und damit genügend Genotypen mit extrem hohem additiven genetischen Wert vorhanden sind. Alle hier zu nennenden Zuchtverfahren sind geeignet, diese additive genetische Variation zu nutzen.

Gibt es keine additive genetische Varianz, kann es keine Hoffnung auf eine genetische Verbesserung durch Selektion innerhalb solcher Populationen geben (COMSTOCK, 1955).

Zu I: Auslese auf das Merkmal selbst

a) Auslese auf den Phänotyp. Ob bei einem bestimmten Merkmal Einzelpflanzen oder ganze Familien Gegenstand der Auslese sind (im folgenden als Individualauslese = I.A. bzw. Familienauslese = F.A. bezeichnet), kann an Hand der Höhe der Erblichkeit im engeren Sinn $h_{\text{eng}}^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2}$ entschieden werden.

Der Selektionserfolg wird um so größer sein, je besser man den Genotyp des Zuchtobjektes (Einzelpflanze, Familienmittel) an seinem Phänotyp erkennen kann. Das trifft in hohem Maß immer dann zu, wenn sich die Regression der Nachkommen auf das Elternmittel 1 nähert. Da $b_{OP} = h_{\text{eng}}^2$ ist, liegt dann die Erblichkeit* nahe bei 1. Die Reaktion R der Zuchtpopulation auf einen künstlichen Selektionsdruck definierten Grades S (R = response to selection, S = Selektionsdifferenz) ist dann ebenfalls groß:

$$R = h^2 \cdot S. \quad (20)$$

Zur allgemeinen Vergleichbarkeit wird S in Form eines standardisierten Selektionsdifferentials i ausgedrückt:

$$i = \frac{S}{\sigma_P} = \frac{z}{v} = \frac{\bar{x}_P - \bar{x}_S}{\sigma_x} \quad (21)$$

(vgl. Abb. 6).

Die Selektionsintensität wird wie folgt ermittelt: Es sei X eine Zufallsgröße mit Normalverteilung $N(\mu, \sigma^2)$. Wir

* Im folgenden soll der Einfachheit halber anstelle von h_{eng}^2 nur h^2 (Erblichkeit) geschrieben werden.

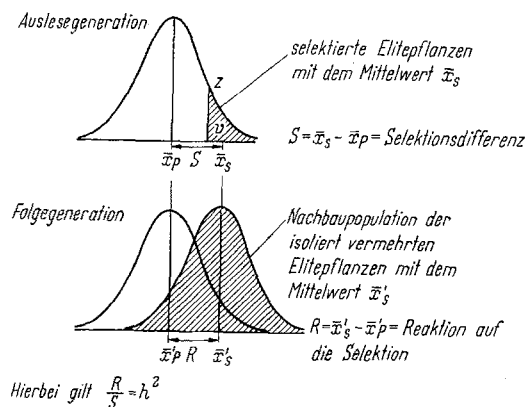


Abb. 6. Zusammenhang zwischen Selektionsdifferenz S , Reaktion auf die Selektion R und Erblichkeit h^2 .

definieren eine Bedingung $B: X \geq X_v$ mit $P(B) = v$. Dann ist die bedingte Erwartung

$$E_B(x) = \mu' = \frac{1}{P(B)} \int_B x \varphi(x) dx = \frac{1}{v} \int_{x_v}^{\infty} x \varphi(x) dx.$$

Daraus folgt

$$\mu' = \mu + \frac{1}{v} \int_{x_v}^{\infty} (x - \mu) \varphi(x) dx.$$

Mit Hilfe der Transformation $x - \mu = \sigma \cdot u$ erhält man

$$\mu' = \mu + \frac{1}{v} \int_{u_v}^{\infty} u \varphi(u) du.$$

Für die $N(0, 1)$ -Verteilung gilt aber

$$\int_{u_v}^{\infty} u \varphi(u) du = \varphi(u_v),$$

woraus folgt

$$\mu' = \mu + \frac{z}{v} \sigma \quad \text{mit} \quad z = \varphi(u_v),$$

bzw.

$$\mu' - \mu = i \cdot \sigma \quad \text{mit} \quad \frac{z}{v} = i.$$

Der hier erwähnten bedingten Erwartung μ' entspricht in einem Selektionsexperiment der Erwartungswert für den Anteil der selektierten Pflanzen.

Aus (21) folgt

$$\left. \begin{aligned} R &= i \cdot \sigma_P \cdot h^2, \\ R &= i \cdot h \cdot \sigma_A. \end{aligned} \right\} \quad (22)$$

Aus (22) geht hervor, daß die Reaktion der Zuchtpopulation auf die Selektion bei definierter Selektionsintensität und Erblichkeit der additiven genetischen Varianz proportional ist. Der erwartete genetische Fortschritt ist dann:

$$\Delta \bar{G} = h^2 \cdot i = h^2 \cdot \frac{z}{v} = h^2 \cdot \frac{\bar{x}_P - \bar{x}_S}{\sigma_x}. \quad (23)$$

Für die speziellen Fälle der I.A. und F.A. ergibt sich dann

$$R_I = i \cdot \sigma_{P_I} \cdot h_I^2 \quad (24)$$

bzw.

$$R_F = i \cdot \sigma_{P_F} \cdot h_F^2, \quad (25)$$

wobei

$$h_{IF}^2 = \frac{1 + (n-1)r}{1 + (n-1)t} \cdot h_I^2.$$

r ist die additive genotypische Korrelation zwischen n Einzelpflanzen einer Familie und beträgt bei Vollgeschwistern $1/2$, bei Halbgeschwisterfamilien $1/4$ (eine Vollgeschwisterfamilie kann z. B. eine Einzel-

pflanzenachkommenschaft sein, die aus einer Bestäubung mit Pollen von einem einzigen Vater hervorgegangen ist; eine Halbgeschwisterfamilie z. B. die Einzelpflanzenachkommenschaft, die aus einer unkontrollierten Bestäubung hervorging). t ist die phänotypische Korrelation zwischen Einzelpflanzen innerhalb einer Familie ($t = \sigma_F^2 / \sigma_T^2$).

Danach ist $h_I^2 \leq h_F^2 \leq 1$.

Bei Annahme, daß die nicht additive genetische Komponente und die Umweltkomponente zufällig verteilt sind, wird mit zunehmender Individuenzahl/Familie das phänotypische Familienmittel immer mehr zum Ausdruck des mittleren genetischen Wertes der Familie. Bei unendlich großen Familien gilt $h_F^2 = 1$, bei extrem kleinen (nur 1 Nachkomme/Familie) $h_F^2 = h_E^2$.

Die rel. Wirksamkeit der FA zur IA ist durch

$$\frac{R_F}{R_I} = \frac{r}{\sqrt{t}}$$

gegeben, wobei $\frac{R_F}{R_I}$ von Familiengröße und h^2 abhängig ist. Mit abnehmenden h_I^2 und steigender Familiengröße n wird die FA gegenüber der IA immer wirksamer.

Die Wahl der Selektionseinheit hängt auch von der Größe der epistatischen Effekte ab. Wenn diese sehr bedeutend ist, sollte die Selektionseinheit eine Familie sein, in der der Verwandtschaftskoeffizient hoch ist (WRIGHT, 1939).

HANSON (1963) hat darauf hingewiesen, daß der Begriff der Heritabilität aus der Tierzucht nicht vorbehaltlos in den Bereich der Pflanzenzüchtung übernommen werden kann. In der Tierzucht wird die Heritabilität für Einzelindividuen oder für Familien definiert. In der Pflanzenzüchtung dagegen werden die Merkmalswerte aus mehrfach wiederholten Parzellen an verschiedenen Orten während mehrerer Jahre gewonnen. Aus diesem Grunde muß in jedem Fall die Bezugseinheit exakt berücksichtigt werden (vgl. auch ROBINSON, 1963 und SCOSSIROLI, 1963).

NEI (1960) zeigte, daß bei Selbstbefruchtung auf Merkmale mit hohem h^2 in frühen Generationen, auf Merkmale mit niedrigem h^2 dagegen in späteren Generationen nach der Kreuzung ausgelesen werden sollte.

Die Individualauslese kann in Form der *Massenauslese* oder *Gruppenauslese* bzw. als phänotypische *rekurrente Selektion* ohne Verwenden einer Testerpopulation (SPRAGUE, 1955, 1959; PENNY et al., 1963) vorgenommen werden. Die *phänotypische rekurrente Selektion* ist für Merkmale geeignet, die durch die Umwelt wenig modifiziert werden, und dort lohnend anzuwenden, wo es nicht so sehr auf eine schnelle Annäherung an die homozygot dominante Form, sondern vorwiegend auf das Erhalten einer möglichst großen genetischen Variabilität in der Selektionspopulation ankommt. Das Prinzip der Methode ist von JENKINS (1940) dargelegt worden. Von SPRAGUE und BRIMHALL (1950), SPRAGUE et al. (1952), JENKINS et al. (1954), JOHNSON und EL BANNA (1957) und PENNY et al. (1963) liegen kritische Berichte über diese Methode vor.

b) Auslese auf den Genotyp. Wenn h^2 sehr klein ist, sind Irrtümer beim Erkennen des Zuchtwertes einer Elitepflanze (d. h. des additiven genetischen Wertes) leicht möglich. Oben wurde gezeigt, daß

Selektion auf das Familienmittel einen gewissen Ausgleich schaffen kann. Am sichersten ist jedoch die Beurteilung des additiven genetischen Wertes, wenn die Auslese nicht nach dem Phänotyp der Elitepflanze bzw. des phänotypischen Familienmittels, sondern auf Grund der Nachkommenschaftsleistung der Elitepflanze bzw. der der ganzen Familie vorgenommen wird. *Stammbaumzüchtung mit und ohne Saatgutüberlagerung, Selbstung und Klonung, verbunden mit Nachkommenschaftstesten*, sind hierbei bekannte und bewährte Verfahren. Solche Nachkommenschaftsteste sollten vor allem dann angewendet werden, wenn auf stark umweltvariable Merkmale ausgelesen wird (z. B. Ertrag bei Futterpflanzen; vgl. hierzu KEPPLER (1960), ZIMMERMANN (1961), die nachgewiesen haben, daß zwischen Klonertrag und den generativen Nachkommenschaften dieser Klone keine signifikante Korrelation besteht). Der Zeitverlust, der durch diese Nachkommenschaftsteste entsteht, ist sicherlich nicht so erheblich wie die verlorene Zeit, die durch ständige Zickzack-Selektion auf Grund großer Interaktionen zwischen Genotyp und Umwelt hervorgerufen wird, falls die Auslese nur nach einjähriger Prüfung an einem Ort (Zuchtort) vorgenommen wird. Dies gilt besonders für die Selektion von Eliten und A -Stämmen, da hier selten genügend Saatgut für größere Prüfungen an verschiedenen ökologischen Standorten zur Verfügung steht.

Mit Hilfe der bisher genannten Selektionsverfahren ist es möglich, eine Anreicherung wünschenswerter genetischer Faktoren vorzunehmen, die zu einer Verschiebung des Mittelwertes der Gesamtpopulation nach der positiven Seite führt.

Zu **II**: Auslese auf die Kombinationseignung hinsichtlich des Merkmals

a) Auslese auf den Phänotyp. Da im allgemeinen Beziehungen zwischen Phänotyp und Kombinationseignung fehlen, führt Selektion auf den Phänotyp in den meisten Fällen zu keiner Verbesserung der Kombinationseignung.

b) Auslese auf den Genotyp. Die Selektion auf Kombinationseignung erfolgt an Hand von Nachkommenschaftstesten. Da $\frac{1}{4} \sigma_A^2 = \sigma_{gca}^2$, ist bei sehr kleinen Dominanzabweichungen (**A**) nur Selektion auf allgemeine Kombinationseignung vorteilhaft (Selektion auf spezifische Kombinationseignung ist vorwiegend bei **C** angeraten, da $\frac{1}{4} \sigma_D^2 = \sigma_{sca}^2$).

Wir unterscheiden hier ebenfalls wieder zwischen Selektion von Einzelpflanzen und Familien.

Im Falle der Individualauslese erfolgt die Selektion der Einzelpflanzen auf Grund ihrer Kombinationseignung zu einem Tester. Bei der *rekurrenten Selektion auf allgemeine Kombinationseignung* (RS_{gca}) ist dieser Tester eine stabile, meist bekannte heterogene Sorte oder die zu verbessernde Population selbst (vgl. auch GRIFFING, 1962a, b). In beiden Fällen erfolgt eine zielgerichtete Anreicherung der Population mit positiven, zum Tester passenden Leistungsgenen.

Das Ziel der RS_{gca} ist es, ein verbessertes Ausgangsmaterial für weitere Zuchtarbeit zu schaffen oder auch verbesserte Populationen sofort kommer-

ziell als synthetische Sorten zu nutzen (vgl. JENKINS, 1940). Ergebnisse über Anwendungen liegen von LONNQUIST (1949, 1951), SPRAGUE und BRIMHALL (1950), JOHNSON (1952), MCGILL und LONNQUIST (1955), LONNQUIST und MCGILL (1956) und von PENNY et al. (1963) vor.

Bei der *reziproken rekurrenten Selektion (RRS)* werden ausgelesene Pflanzen aus Population A mit der als Tester dienenden Population B gekreuzt und umgekehrt (ausgelesene Pflanzen aus Population B werden mit der als Tester dienenden Population A gekreuzt). Dieses Verfahren wurde von COMSTOCK, ROBINSON und HARVEY (1949) zur gleichzeitigen Verbesserung der allgemeinen und spezifischen Kombinationseignung vorgeschlagen. Nach einer Kritik von SCHNELL (1961a, b) ist es aber zweifelhaft, ob hier auch ein gezielter Gebrauch von nicht-additiven Effekten gemacht wird. Dieses Verfahren ist deshalb von uns unter **A** eingeordnet worden. Ebenso wie SCHNELL (1961a, b) betrachtet auch GRIFFING (1962a, b) die RRS eindeutig als Verfahren zur Selektion auf allgemeine Kombinationseignung, räumt aber ein, daß die RRS „eventuell exzeptionelle Genkombinationen an Überdominanzloci in der Hybridpopulation isoliert und kapitalisiert“. Mit Hilfe dieses Verfahrens ist es möglich, die genetische Verschiedenheit der beiden Populationen zu vergrößern. Beide Partnerpopulationen können dabei so verändert werden, daß sie die wünschenswerten Allele allein enthalten (SCHNELL, 1961a). Es kommt in beiden Populationen zur Veränderung der Allelfrequenz an Überdominanzloci in gegensätzlichen Richtungen (LERNER, 1958). Ergebnisse mit der RRS werden von PENNY et al. (1963) berichtet. SEDLMAYR hat eine Abwandlung der Methode für die Züchtung anisoploider Zuckerrübensorten vorgenommen (SEDL MAYR 1954, 1957).

Bei der Familienauslese ist die Selektionseinheit nicht mehr die Einzelpflanze, sondern eine Gruppe von Pflanzen mit meist definierbarem Verwandtschaftsgrad (Klone, Vollgeschwisterlinien, Halbgeschwisterfamilien). Ihre Auslese erfolgt auf Grund der Ergebnisse von Testkreuzungen in Form der gebräuchlichen Standardverfahren, die eine Auslese auf allgemeine Kombinationseignung gestatten.

Im *Polycrosstest* (TYS DAL et al., 1942; FRANDSEN und FRANDSEN, 1948) wird die Summe aller im Test befindlichen Idiotypen als Tester aufgefaßt, wobei bei vollständiger Selbstunverträglichkeit die Pollenpopulation der jeweils in Frage stehenden Form ausgeschlossen ist. Das Ziel ist häufig die Herstellung einer synthetischen Sorte aus den Formen, die im Test die beste allgemeine Kombinationseignung zu allen anderen Idiotypen aufgewiesen haben. Leider stimmen hier Testverfahren und Form der Hybridherstellung nicht überein.

Im *Topcrosstest* ist der Tester eine angepaßte, stabile, meist gut bekannte heterogene Population (Sorte). Das Ziel ist hier, eine Einengung eines größeren Stammmaterials vorzunehmen oder/und die geeignetste Kombination direkt kommerziell zu nutzen.

Obwohl es im allgemeinen nicht üblich ist, den *Dialleltest* zur Auslese auf allgemeine Kombinations-eignung zu benutzen, muß dieses Verfahren an dieser

Stelle genannt werden, da auch hier die allgemeine Kombinationseignung einer Form bestimmt werden kann (SPRAGUE und TATUM, 1942; GRIFFING, 1956).

Bei allen Formen der Selektion auf allgemeine Kombinationseignung treten in den Hybriden (zu testender Genotyp \times Tester) Kombinationseffekte auf, die vorwiegend auf additiven Effekten und weniger auf Dominanzerscheinungen beruhen.

B: Dominanzvarianz gleich der Hälfte der additiven genetischen Varianz

Von völligem Fehlen unilocaler Interaktionen bis zu ihrem relativ starken Auftreten gibt es die verschiedensten Zwischenstufen (alle Grade partieller Dominanz bis zur Überdominanz). **B** ist eine dieser Zwischenstufen, die etwa in der Mitte der beiden typischen Extremfälle **A** und **C** steht.

Während bei kaum vorhandenen genetischen Interaktionen (**A**) Grundlage der Selektion im wesentlichen die Häufigkeit additiv verknüpfbarer Leistungsgene ist, gilt dies hier nur noch teilweise. Die Leistung eines bestimmten Genotyps wird nicht nur durch die Summe aller wünschenswerten Plusallele bestimmt, sondern zusätzlich noch durch eine Dominanzabweichung. Damit tritt neben σ_A^2 noch ein gewisser Anteil an Dominanzvarianz (σ_D^2) auf.

Zu **III**: Auslese auf das Merkmal selbst.

Es werden die bei I. sehr wirksamen Selektionsverfahren nicht lange genug zu deutlich sichtbaren Zuchtfortschritten führen, da sie nur die additive genetische Variation nutzbar machen. Grundsätzlich können jedoch hier die gleichen Verfahren zur Auslese auf den Phänotyp und auf den Genotyp angewendet werden.

Zu **IV**: Auslese auf die Kombinationseignung hinsichtlich des Merkmals.

Da es neben σ_A^2 auch einen gewissen Teil σ_D^2 gibt, werden hier die unter II. genannten Verfahren ebenfalls nicht so effektiv sein bzw. nicht so lange zu einer sichtbaren genetischen Verbesserung führen wie dort.

Bei der Individualauslese ist hier die *RSgca* noch ebenso sinnvoll, wie schon die Anwendung der *rekurrenten Selektion auf spezifische Kombinationseignung (RSsca)* (HULL, 1945). Die *RSsca* unterscheidet sich von der *RSgca* dadurch, daß als Tester eine homogene Form (Linie oder Einfachkreuzung) verwendet wird. Ziel des Verfahrens ist es, bessere Linien zur Substitution in bewährten Hybriden zu gewinnen.

SCHNELL (1961b) hat die Wirksamkeit der *RSsca* mit der hier ebenfalls erfolgreich anwendbaren *RRS* bei $\bar{a} = 1$ theoretisch verglichen. Danach ist bei Verwenden einer Einfachkreuzung als Tester die *RSsca* am Anfang des Zuchtprozesses ebenso effektiv wie die *RRS*. Während aber in weiteren Zyklen die Effizienz der *RSsca* stets auf gleicher Höhe bleibt, sinkt die Wirksamkeit der *RRS* in dem Maße ab, wie die Häufigkeit der Plusallele in einer oder in beiden Populationen zunimmt. (Voraussetzung ist allerdings, daß der Einfach-Kreuzungstester die dominanten Allele nur mit einer Häufigkeit von 0,5 bei den meisten Loci besitzt. Diese Voraussetzung

ist dann gegeben, wenn der Einfachkreuzungstester aus nahezu homozygoten Linien hergestellt worden ist.) LE ROY (1960) hat ebenfalls einen theoretischen Vergleich der Wirksamkeit verschiedener Selektionsverfahren bei verschiedenen Dominanzgraden im Zuchtmaterial angestellt und kommt zu dem Schluß, daß bei $\bar{a} = 1$ Selektion auf das Merkmal selbst (alle Verfahren von III) geeigneter als die rekurrenten Verbesserungsverfahren (alle Verfahren von IV) sind.

C: Dominanzvarianz deutlich größer als die Hälfte der additiven genetischen Varianz

Grundlage der Selektion ist hier nicht mehr die Zahl günstiger Allele, da bei Überdominanzloci die dominanten und rezessiven Allele keine Plus- oder Minuswerte im Hinblick auf das betreffende Merkmal besitzen. Deshalb ist hier auch nicht die Akkumulation von Leistungsgenen in Zuchtpopulationen das vorherrschende Selektionsprinzip, sondern die Herstellung von Hybriden, bei denen spezifische Kombinationseffekte in möglichst vollkommener Weise genutzt werden. Die genetischen Interaktionen können sehr spezifischer Natur sein [neben Dominanz auch epistatische Effekte im Sinne von Positionswirkungen sowie „internale oder relationale Balance“ (LERNER, 1958, S. 40)].

Gibt es in einem Zuchtmaterial Genotypen, die in Kombination mit anderen Genotypen zu leistungsstarken Hybriden führen (d. h. Typen mit relativ großer spezifischer Kombinationseignung), und ist deren Variation sehr groß, so liegt eine sichere Basis für die Auslese geeigneter Kreuzungspartner zum Erzielen großer Kombinationseffekte vor.

Zu **V:** Auslese auf das Merkmal selbst.

Grundsätzlich sind hier die gleichen Verfahren, wie sie unter I beschrieben wurden, anwendbar. Selektion auf das Merkmal selbst hat aber nur noch begrenzte Bedeutung, da die Wirksamkeit der Selektionen bei einer gegebenen Selektionsintensität mit steigendem Dominanzgrad von I über III nach V abnimmt. Simulationsstudien über Selektionsvorgänge (FRASER, 1957a, b; 1960; BELLMANN und AHRENS, 1965) bestätigen in überzeugender Weise die Abhängigkeit des Selektionsfortschrittes vom Dominanzgrad.

Zu **VI:** Auslese auf die Kombinationseignung hinsichtlich des Merkmals.

Da mit fehlender Korrelation zwischen phänotypischem Merkmalswert und spezifischer Kombinationseignung gerechnet werden muß, bleibt die Selektion auf den Phänotyp fast immer ohne Erfolg. Die Selektion von Kreuzungseltern geschieht ausschließlich nach dem Genotyp, wobei die Elternform in mancher Hinsicht selbst untauglich sein kann, wenn sie nur die zum Partnertyp passenden Gameten liefert.

Bei der Individualauslese sind die *RRsca* und die *RRS* nach HULL (1952) extreme Verfahren zur rekurrenten Selektion auf spezifische Kombinationseignung.

Die *RSsca* wurde 1945 von HULL vorgeschlagen. Anwendungsergebnisse liegen von SPRAGUE und MILLER (1950), SPRAGUE et al. (1959) und PENNY et al. (1963) vor.

Nach theoretischen Betrachtungen von COMSTOCK, ROBINSON und HARVEY (1949) wird die *RRS* im

Fall $\bar{a} > 1$ der *RSgca*, im Fall $\bar{a} < 1$ der *RSsca* überlegen sein. Bei einem anderen kritischen theoretischen Vergleich zwischen *RRS* und *RSsca* weist SCHNELL (1961b), wie oben erwähnt, nach, daß keine Information bezüglich spezifischer Kombinationseignung erarbeitet oder benutzt wird. Von σ_{sca}^2 macht die *RRS* erst dann Gebrauch, wenn sich in späteren Zyklen die genetische Variabilität in einer oder in beiden Populationen erschöpft hat. SCHNELL (1961c) beurteilt die *RSsca* im Fall $\bar{a} > 1$ nicht schlechter als die *RRS*. LE ROY (1960) gibt dagegen der *RRS* vor den anderen rekurrenten Selektionsverfahren im Fall $\bar{a} = 2$ den Vorzug.

Es gibt nun 4 weitere Gesichtspunkte, die bei der Entscheidung *RSsca* vs. *RRS* maßgebend sein können und deshalb hier kurz angedeutet werden müssen.

1. Liegt der Verdacht nahe, daß der festgestellte Dominanzgrad $\bar{a} > 1$ nicht durch Interaktion aller Gene vom Typ der Superdominanz zustande gekommen ist, sondern auf der Wechselwirkung nicht aller gekoppelter Gene mit partieller Dominanz (Pseudoüberdominanz) beruht, wird es nach längerer Rekombination zu einer Reduzierung des Dominanzgrades kommen, wie das von GARDNER und LONNGUIST, 1959; ROBINSON et al. (1960), GARDNER (1963) und MOLL et al. (1964) bei Mais nachgewiesen wurde. In diesem Fall ist die *RRS* im Verlauf einer längeren Zeitspanne effektiver als die *RSsca* (COMSTOCK, 1955).

2. Weiterhin muß das Ziel der rekurrenten Selektionsarbeit betrachtet werden. Besteht die Absicht, nicht nur eine langfristige Verbesserung der Kombinationseignung vorzunehmen, sondern auch kurzfristig neue Hybriden durch Einbau von Substitutionslinien in bewährte Hybriden zu schaffen, ist die *RSsca* angeraten. Als Tester sollte möglichst schon der spätere Hybridpartner (Einfachkreuzung) dienen. Die *RRS* ist dagegen nicht für die unmittelbar praktische Nutzung von Testkreuzungen gedacht. Ihr Wert liegt in einer Anhäufung genetischer Unterschiedlichkeit zwischen Ausgangspopulationen zukünftiger Zuchtarbeit (SCHNELL, 1961b).

Falls nach Prüfung der bisherigen Gesichtspunkte die Entscheidung zugunsten der *RSsca* ausgefallen ist, müssen 2 weitere Fakten Berücksichtigung finden, die von SPRAGUE (1955, 1959) betont und von SCHNELL (1961b) ausführlich und kritisch diskutiert worden sind.

3. Die *RSsca* sollte nur dort angewendet werden, wo man annehmen kann, daß über mehrere Zyklen hinweg die als Tester verwendete Einfachkreuzung konstant bleibt. Nur dann ist die Gewähr gegeben, daß z. B. die spezifische Kombinationseignung der Substitutionslinie zu dem Einfachkreuzungstester am Ende des Selektionsprogrammes voll genutzt werden kann. Befriedigt die Testerhybride im Laufe der Zeit nicht mehr (z. B. durch nicht genügende Krankheitsresistenz oder nicht mehr ausreichende günstige Saatguteigenschaften), muß sie durch eine bessere Hybride ausgewechselt werden, zu der dann aber evtl. eine wesentlich geringere spezifische Kombinationseignung als zu dem bisherigen Tester besteht. Deshalb wird die *RSsca* häufig zugunsten der *RRS* abgelehnt. SCHNELL (1961b) hat dieses Argument mit dem Hinweis entkräftet, daß derselbe Fall noch viel leichter bei der *RRS* eintreten kann und daß dann sogar beide Populationen getroffen sind.

4. Wenn die Tatsache, daß die Interaktion Testkreuzung \times ökologische Situation (Orte, Jahre) mit abnehmender Homozygotie des Testers kleiner wird, verallgemeinert werden kann, ist bei der *RRS* mit geringeren ökologisch bedingten Interaktionen zu rechnen als bei der *RSsca*. Man sollte deshalb die Nachkommenschaftsteste bei der *RSsca* über mehr Orte und Jahre ausdehnen als bei der *RRS*. Auffällig ist hierbei jedoch, daß bei beiden Methoden die zu erwartenden Interaktionen insofern nicht berücksichtigt werden, als nur 1 Prüffahr für die Testkreuzungen vorgesehen ist. Die Testkreuzungen sollten aber mindestens 2 Jahre lang an einer Anzahl von Orten geprüft werden, die für das Gebiet des späteren Anbaus der Hybride repräsentativ sind (SCHNELL, 1961b).

SCHNELL (1961a, b) schlägt mit der *alternierenden reziproken Verbesserung* ein völlig neuartiges Verfahren zur rekurrenten Verbesserung von beiden Hybridkomponenten vor, das ausschließlich die spezifische Kombinationseignung nutzt und mit dessen Hilfe es zusätzlich möglich ist, alle 4 Jahre eine neue Hybride zur Anmeldung bereitzustellen.

Bei der Familienauslese dominiert der *Dialleltest* in verschiedenen Formen (vgl. hierzu KEMPTHORNE und CURNOW, 1961), da Topcross- und Polycrosstest zur systematischen Nutzung spezifischer Kombinationseffekte wenig geeignet sind.

Die besprochenen und in Tab. 1 gezeigten Zusammenhänge können zu alternativen Entscheidungen, wie sie eingangs (vgl. S. 158) formuliert worden sind, benutzt werden:

1. Selektion lohnend oder nicht.

2. Anwendung von Selektionsverfahren zur Ausschöpfung der additiven oder nicht additiven genetischen Variation.

Da in den meisten Fällen nicht nur ein, sondern mehrere Merkmale gleichzeitig verbessert werden sollen, sind Kenntnisse über die genetischen Korrelationen zwischen diesen Eigenschaften notwendig. Es soll deshalb in folgendem nach Möglichkeit zur Beantwortung der eingangs gestellten Frage 3 nach der Selektion auf mehrere Merkmale eingegangen werden. Eine umfassendere Behandlung, als sie hier erfolgen kann, soll bei der Besprechung von Selektionsindizes erfolgen. Wir betrachten hier zunächst nur den Zusammenhang zwischen 2 Merkmalen X und Y .

3. Die Bedeutung der genetischen und umweltbedingten Korrelationen

Die phänotypische Korrelation zweier Merkmale X und Y ist kein sicheres Kriterium für die Möglichkeit oder Unmöglichkeit der gleichzeitigen Verbesserung beider Merkmale. Es können z. B. phänotypisch sehr vorteilhafte bzw. äußerst unvorteilhafte Beziehungen genetisch belanglos werden oder an Bedeutung noch zunehmen oder evtl. sogar in das Gegenteil umschlagen. Die Wahrscheinlichkeit, die sog. „Korrelationsbrecher“ zu finden, ist der genetischen Unbestimmtheit $(1 - r_G^2)$ proportional. Man kann somit die unterschiedlichen Chancen beim Auffinden solcher günstiger Merkmalskombinationen abschätzen.

Eine andere Bedeutung der genetischen Korrelationen besteht im folgenden: Besitzt ein zu verbesserndes Merkmal nur einen geringen Erblichkeitsgrad, dann ist es in bestimmten Fällen ratsam, die Selektion nicht auf dieses Merkmal (Y) vorzunehmen, sondern nach einem sekundären Merkmal (X) zu suchen, wenn dieses Sekundärmerkmal wenig durch die Umwelt modifiziert wird (h^2 groß) und zu Y eine hohe genetische Korrelation besitzt. Die Selektion erfolgt dann nach X (indirekte Selektion). Der Selektionserfolg in Y hängt dabei von 2 Größen ab:

1. Regression des additiven genetischen Wertes von Y auf den additiven genetischen Wert von X und
2. von der Reaktion des Zuchtmaterials auf die Selektion nach X .

Änderungen in Y bezeichnet man dann als korrelierte Reaktion auf die Selektion (correlated response to selection).

Die mathematischen Zusammenhänge sind wie folgt: Die phänotypische Korrelation zwischen zwei Merkmalen X und Y ist

$$r_{PX PY} = \frac{\text{Kov}(P_X, P_Y)}{\sigma_{P_X} \sigma_{P_Y}} \quad (26)$$

Da $P_X = G_X + U_X$ und $P_Y = G_Y + U_Y$, folgt

$$\begin{aligned} \text{Kov}(P_X, P_Y) &= \text{Kov}(G_X + U_X, G_Y + U_Y) \\ &= \text{Kov}(G_X, G_Y) + \text{Kov}(U_X, U_Y) \end{aligned}$$

unter der Voraussetzung, daß

$$\text{Kov}(G_Y, U_X) = \text{Kov}(G_X, U_Y) = 0.$$

Es ist $\sigma_P^2 = \sigma_G^2 + \sigma_U^2$, $h^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_P^2}$ und $\frac{\sigma_U^2}{\sigma_P^2} = 1 - h^2$. Folglich gilt

$$\sigma_P^2 = \frac{\sigma_G^2}{h^2}$$

und auch

$$\sigma_P^2 = \frac{\sigma_U^2}{1 - h^2}.$$

Daraus folgt

$$\sigma_P = \frac{\sigma_G}{h} \quad (27)$$

und auch

$$\sigma_P = \frac{\sigma_U}{\sqrt{1 - h^2}} \quad (28)$$

und zwar unabhängig von einem speziellen Merkmalswert.

Formel (26) lautet also

$$r = \frac{\text{Kov}(G_X, G_Y)}{\sigma_{P_X} \cdot \sigma_{P_Y}} + \frac{\text{Kov}(U_X, U_Y)}{\sigma_{P_X} \cdot \sigma_{P_Y}}$$

und unter Berücksichtigung von (27) und (28)

$$\begin{aligned} r_{PX PY} &= \frac{h_X h_Y \text{Kov}(G_X, G_Y)}{\sigma_{G_X} \cdot \sigma_{G_Y}} \\ &+ \frac{\sqrt{1 - h_X^2} \sqrt{1 - h_Y^2} \text{Kov}(U_X, U_Y)}{\sigma_{U_X} \cdot \sigma_{U_Y}} \end{aligned}$$

und damit

$$r_{PX PY} = h_X h_Y r_{GX GY} + \sqrt{1 - h_X^2} \sqrt{1 - h_Y^2} r_{UX UY} \quad (29)$$

Formel (29) zeigt die Zerlegung der phänotypischen Korrelation in eine Summe aus genetischer und umweltbedingter Korrelation mit den Wurzeln aus den Heritabilitäten als Koeffizienten.

Die Reaktion auf die Selektion nach dem Merkmal Y ist $R_Y = i h_Y \sigma_{A_Y}$ [vgl. Formel (22)].

Bei kleinem Wert von h_Y^2 wird R_Y sehr klein sein und daher die Selektion unvorteilhaft werden. Man sucht, wie vorn erwähnt, ein Sekundärmerkmal X mit relativ großer Erblichkeit und großer genetischer Korrelation zu Y . Die korrelierte Reaktion von Y bei Selektion auf X ist dann

$$R_Y^{\text{corr}} = b_{A_Y/A_X} \cdot R_X,$$

wobei der Regressionskoeffizient

$$b_{A_Y/A_X} = \frac{\text{Kov}(A_Y, A_X)}{\sigma_{A_X}} = r_{A_Y A_X} \frac{\sigma_{A_Y}}{\sigma_{A_X}}.$$

Indirekte Selektion ist immer dann ratsam, wenn der Quotient

$$\frac{R_Y^{\text{corr}}}{R_Y} > 1$$

ist.

Es ist der Versuch gemacht worden, die statistischen Grundlagen der biometrischen Genetik speziell im Hinblick auf ihre Anwendungsmöglichkeiten in der Pflanzenzüchtung in gedrängter Form zu zeigen. Wir haben dabei zunächst bewußt auf eine kritische Besprechung der Konsequenzen fehlender Voraussetzungen im Modell verzichtet. Dies soll erst nach

der Darlegung der experimentellen Möglichkeiten zur Schätzung genetischer Parameter in Kulturpflanzenpopulationen erfolgen.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit haben wir die verschiedenen Formen der genetischen Variabilität und ihre Bedeutung für die Selektion untersucht. Dabei sind einige Grundbegriffe der statistischen Genetik, wie Populationsmittel, additive genetische Varianz und Dominanzvarianz besprochen und als Funktion der Allelfrequenzen dargestellt worden. Die Kovarianz zwischen Verwandten wurde für verschiedene Verwandtschaftsbeziehungen hergeleitet und auf ihren Zusammenhang zur genetischen Varianz und zur Kombinationseignung hingewiesen. Die rel. Größen der beiden wesentlichsten Formen der genetischen Varianz dienen als Kenngrößen für die Auswahl bestimmter Selektionsverfahren.

Die Zusammenhänge zwischen Genwirkungsweise und Selektionsverfahren wurden diskutiert.

Literatur

1. VAN AARDE, I. M. R.: Covariances on relatives in random mating populations with linkage. Techn. Rep. Nr. MC 2; Natl. Sci. Found. Res. Nr. 19218 on MC studies of genetic selection. Sept. 1963). — 2. AHRENS, H., und K. BELLMANN: Simulationsstudien zur Prüfung der Signifikanz von Veränderungen genetischer Parameter. Monatsberichte der Dtsch. Akad. Wiss. Berlin, im Druck (1965). — 3. ALLARD, R. W.: Biometrical approach to plant breeding. In: Genetics in Plant Breeding, Brookhaven Symposia in Biology Nr. 9, 69–85 (1956). — 4. ALLARD, R. W., and P. E. HANSCH: Some parameters of population variability and their implications in plant breeding. Adv. in Agron. 16, 281–325 (1964). — 5. ANDERSON, V. L., and O. KEMPTHORNE: A model for the study of quantitative inheritance. Genetics 39, 883–989 (1954). — 6. ANONYM: Sitzungsprotokoll des Präsidiums der Akademie der Wissenschaften der UdSSR zum Thema „Molekularbiologie“ Moskau, 11. 5. 1962. — 7. ARTHUR, B. A., and H. ABPLANALP: Studies using computer simulation of reciprocal recurrent selection. Genetics 50, 233 (1964); Abstr. der Arbeit zur Jahrestagung der Genetic Soc. of America (1964). — 8. BAUMANN, H.: Die Beziehungen zwischen Witterungsverlauf und Ernteertrag bei Winterweizen und Winterroggen im Dikopshofer Dauerdüngungsversuch 1906–1957. Ein ökologischer Vergleich. Z. Acker- und Pflanzenbau 110, 345–363 (1960). — 9. BAUMANN, H.: Die Erträge von Wintergerste, Hafer und Zuckerrüben im Dikopshofer Dauerdüngungsversuch und in der Kölner Bucht in Beziehung zur Witterung. Z. Acker- u. Pflanzenbau 114, 281–294 (1962). — 10. BELLMANN, K.: Untersuchungen über die Stoffproduktion bei diploidem und tetraploidem Rotklee (*Trifolium pratense* L.). Der Züchter 32, 80–90 (1962). — 11. BELLMANN, K., G. MEINL und A. RAEUBER: Mehrjährige phänometrische Untersuchungen an einem größeren Maissortiment in Groß-Lüsewitz. Ermittlung von Sorten mit bestimmten Umweltreaktionen. Der Züchter 34, 273–286 (1964). — 12. BELLMANN, K. und H. AHRENS: Über den Zusammenhang zwischen Dominanzgrad und Selektionserfolg. In Vorb. (1965). — 13. BEYSEL, D.: Assimilations- und Atmungsmessungen an diploiden und polyploiden Zuckerrüben. Züchter 27, 261–272 (1957). — 14. BOEKOLT, K.: Die Unterschiede in der Ertragsstruktur zwischen ertragreichen und ertragärmeren Sorten und Neuzüchtungen von Winterweizen und Hafer. Z. Acker- und Pflanzenbau 115, 309–318 (1962). — 15. BOGUSLAWSKI, E. VON: Das Ertragsgesetz. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. IV, S. 943–976. Heidelberg: Springer-Verlag 1958. — 16. BOGUSLAWSKI, E. VON, und P. LIMBERG: Phänologische und physiologische Daten zur Charakteristik der Produktivität unserer Kultur-Pflanzen. 1. Mitt. Z. Acker- u. Pflanzenbau 111, 1–22 (1960). — 17. BOGUSLAWSKI, E. VON, P. LIMBERG und B. SCHNEIDER: Grundlagen und Gesetzmäßigkeiten der Ertragsbildung. Z. Acker- und Pflanzenbau 116, 231–256 (1962/63). — 18. BOGUSLAWSKI, E. VON, und B. SCHNEIDER: Die dritte Annäherung des Ertragsgesetzes (1. Mitt.) Z. Acker- und Pflanzenbau 114, 221–236 (1962). — 19. BOGUSLAWSKI, E. VON, und B. SCHNEIDER: Die dritte Annäherung des Ertragsgesetzes (2. Mitt.) Z. Acker- und Pflanzenbau 116, 113–128 (1962/63). — 20. BOGUSLAWSKI, E. VON, und B. SCHNEIDER: Die dritte Annäherung des Ertragsgesetzes (3. Mitt.) Z. Acker- und Pflanzenbau 119, 1–28 (1964). — 21. BOHIDAR, N. R., and D. G. PATEL: A Monte Carlo investigation of interaction between linkage and selection under stochastic models. Biometrics 20, 660 (1964); Abstr. der Arbeit zur Jahrestagung der Biom. Soc. of WNAAR 1964. — 22. BONNER, J.: The upper limit of crop yield. Science 137, 11–15 (1962). — 23. BOX, G. E. P.: Fitting empirical data. Techn. Summ. Rep. Mathematics Research Centre Univ. Wis. No. 151 (1960). — 24. BOX, G. E. P., and G. A. COUTIE: Application of digital computers in the exploration of functional relationships. Proc. Instr. elect. Engrs. B. 103: Suppl. 1 (1956). — 25. BOX, G. E. P., and P. V. YEOLE: The exploration and exploitation of response surfaces: an example of the link between the filled surface and the basic mechanism of the system. Biometr. Zeitschr. 11, 287–323 (1955). — 26. CHINOV, I. J., K. K. NANDA, G. S. SIROHJ, and K. L. SWAHNEY: Growth and phasis development of wheat. I. Vegetative period and photothermic requirement. Indian J. Pl. Physiol. 2, 29–45 (1959). — 27. COCKERHAM, C. C.: Genetic covariation among characteristics of swine. Ph. D. Thesis, Iowa State College Library (1952). — 28. COCKERHAM, C. C.: An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis for covariances among relatives when epistacy is present. Genetics 39, 859–882 (1954). — 29. COCKERHAM, C. C.: Analysis of quantitative Gene action. In: Genetics in Plant Breeding, Brookhaven Symposia in Biology Nr. 9, 53–67 (1956). — 30. COMSTOCK, R. E.: Theory of quantitative genetics: synthesis. In: Population Genetics: The nature and causes of genetic variability in populations. Cold Spring Harbor Symposia on quantitative Biology 20, 93–102 (1955). — 31. COMSTOCK, R. E., and H. F. ROBINSON: The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. Biometrics 4, 254–266 (1948). — 32. COMSTOCK, R. E., H. F. ROBINSON and P. H. HARVEY: A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. Agron. Jour. 41, 360–367 (1949). — 33. DICKERSON, G. E.: Biological interpretation of the genetic parameters of populations. In: Statistical Genetics and Plant Breeding. Nat. Acad. Sci. — Nat. Res. Council Washington 982, 95–107 (1963). — 34. EAST, E. M.: A mendelian interpretation of variation that is apparently continuous. Amer. Naturalist 44, 65 bis 82 (1910). — 35. ENGEL, K.-H.: Physiologie der Ertragsbildung vom Standpunkt der Stoffproduktion. Sitz. Ber. Dtsch. Akad. d. Landwirtsch.-Wiss. Berlin 12, 5–19 (1963). — 36. ENGEL, K.-H.: Untersuchungen über die Ertragsbildung als Grundlage für pflanzenzüchterische und pflanzenbauliche Maßnahmen. Bodenkultur, im Druck (1965). — 37. ENGEL, K.-H., und A. RAEUBER: Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Phänometrie und Pflanzenzüchtung. Sitz. Ber. Dt. Akad. Landwirtsch. Wiss. Berlin 9, (1960). — 38. ENGEL, K.-H., und A. RAEUBER: Untersuchungen über den Verlauf der Massenzunahme bei Kartoffeln in Abhängigkeit von Erbgut- und Umwelteinflüssen. Intern. Z. d. Landwirtsch. 5, 534–539 (1964). — 39. ERMILOV, G. B.: Die Rolle der Pflanzenphysiologie in der landwirtschaftlichen Forschung (russ.). Vestn. selkhozajstv. Nr. 11, 60–63 (1962). — 40. FALCONER, D. D. S.: Quantitative Genetics. Edinburgh, London: Oliver and Boyd 1960. — 41. FISHER, R. A.: The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. Trans. roy. Soc. Edinb. 52, 399–433 (1918). — 42. FISHER, R. A., F. R. IMMER and O. TEDIN: The genetical interpretation of statistics of the third degree in the study of quantitative inheritance. Genetics 17, 107–124 (1932). — 43. FRANDSEN, H. N., och K. F. FRANDSEN: Polycross-metoden Massekrydsningsmetode ved forædling af fremmed-befrugtende Planter. Nordisk Jordbruksforskning 7–8, 239–261 (1948). — 44. FRASER, A. S.: Simulation of genetic systems by automatic digital com-

- puters. I. Austral. J. Biol. Sci. 10, 484–491 (1957a). — 45. FRASER, A. S.: Simulation of genetic systems by automatic digital computers. II. Austral. J. Biol. Sci. 10, 492–499 (1957b). — 46. FRASER, A. S.: Simulation of genetic systems by automatic digital computers. 5-linkage, dominance and epistasis. In: Biometrical Genetics, S. 70–83. London-Oxford-New York-Paris: Pergamon Press 1960. — 47. FRIEDRICH, G., und G. SCHMIDT: Untersuchungen über das assimilatorische Verhalten von Apfel, Birne, Kirsche und Pflaume unter Verwendung einer neu entwickelten Apparatur. Arch. f. Gartenbau 7, 321–346 (1959). — 48. FRIEDRICH, G., und G. SCHMIDT: Weitere Untersuchungen über das assimilatorische und respiratorische Verhalten der Obstgehölze. Arch. f. Gartenbau 11, 209–245 (1963). — 49. GANDHI, S. M., M. P. BHATNAGAR, and A. K. SANGHI: Heterosis in Wheat (*Triticum aestivum* L.). J. Indian bot. Soc. 41, 448–455 (1962). — 50. GARDNER, C. O.: Estimates of genetic parameters in crossfertilizing plants and their implications in plant breeding. In: Statistical Genetics and Plant Breeding. Nat. Acad. Sci. — Nat. Res. Council Publ. 982, 225–252 (1963). — 51. GARDNER, C. O., and J. H. LONNQUIST: Linkage and the degree of dominance of genes controlling quantitative characters in maize. Agron. J. 51, 524–528 (1959). — 52. GOLDSCHMIDT, R. B.: Theoretische Genetik. Berlin: Akademieverlag 1961. — 53. GRAFIUS, J. E.: Components of yield in oats: A geometric interpretation. Agron. J. 48, 419–423 (1956). — 54. GRAFIUS, J. E.: Heterosis in barley. Agron. J. 51, 551–554 (1959). — 55. GRAFIUS, J. E.: Does overdominance exist in corn? Agron. J. 52, 361 (1960). — 56. GRAFIUS, J. E.: The complex trait as a geometric construct. Heredity 16, 225–228 (1961). — 57. GRAFIUS, J. E.: Vector analysis applied to crop eugenics and genotype-environment interaction. In: Statistical Genetics and Plant Breeding. Nat. Acad. Sci. — Nat. Res. Council Washington 982, 197–213 (1963). — 58. GRAFIUS, J. E., and R. L. KIESLING: Vector representation of biological fields of force. Agron. Journ. 50, 757–760 (1958). — 59. GRAFIUS, J. E., and R. L. KIESLING: The prediction of the relative yields of different oats varieties based on known environmental variables. Agron. Journ. 52, 396–399 (1960). — 60. GRAFIUS, J. E., and G. A. WIEBE: Expected genetic grain in yield in small grain. A geometrical interpretation. Agron. J. 51, 560–562 (1959). — 61. GRIFFING, B.: A generalised treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. Heredity 10, 31–50 (1956). — 62. GRIFFING, B.: Theoretical consequences of truncation selection based on the individual phenotype. Aust. J. Biol. Sci. 13, 307–343 (1960). — 63. GRIFFING, B.: Consequences of truncation selection based on combinations of individual performance and general combining ability. Aust. J. Biol. Sci. 15, 333–351 (1962a). — 64. GRIFFING, B.: Prediction formulae for general combining ability selection methods utilizing one or two random mating populations. Aust. J. Biol. Sci. 15, 650–665 (1962b). — 65. HALDANE, J. B. S.: The causes of evolution. London: Longmans, Green & Co., Ltd. 1932. — 66. HANSON, W. D.: Heritability. In: Statistical Genetics and Plant Breeding. Nat. Acad. Sci. — Nat. Res. Council Washington 982, 125–139 (1963). — 67. HAYMAN, B. J.: The theory and analysis of diallel crosses. Genetics 39, 789–809 (1954). — 68. HAYMAN, B. J., and K. MATHER: The description of genetic interactions in continuous variation. Biometrics 11, 69–82 (1955). — 69. HORNER, T. W.: Parent-offspring and full-sib correlations under a parent-offspring mating system. Genetics 41, 460–468 (1956). — 70. HORNER, T. W., R. E. COMSTOCK, and H. F. ROBINSON: Nonallelic gene interaction and the interpretation of quantitative genetic data. North Carolina Agric. Exp. Stat. Techn. Bull. Nr. 118 (1955). — 71. HUBER, B. und H. POLSTER: Zur Frage der physiologischen Ursachen der unterschiedlichen Stofferzeugung von Pappelklonen. Biol. Zbl. 74, 370–420 (1955). — 72. HULL, F. H.: Recurrent selection and specific combining ability in corn. J. Amer. Soc. Agron. 37, 134–145 (1945). — 73. HULL, F. H.: Recurrent selection and overdominance. In: Heterosis, S. 451–473. Ames: Iowa State Coll. Press 1952. — 74. JAIN, S. K., and R. W. ALLARD: The simulation of selection models involving linkage, epistasis, and inbreeding. Genetics 50, 259 (1964), Abstr. d. Arbeit zur Jahrestagung der Genetic. Soc. of America 1964. — 75. JENKINS, M. T.: The segregation of genes affecting yield of grain in maize. J. Amer. Soc. Agron. 32, 55–63 (1940). — 76. JENKINS, M. T., A. L. ROBERT and W. R. FINDLEY JR.: Recurrent selection as a method for concentrating genes for resistance to *Helminthosporium turcicum* leaf blight in corn. Agron. J. 46, 89–94 (1954). — 77. JINKS, J. L.: The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. Genetics 39, 767–788 (1954). — 78. JOHANNSEN, W.: Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Jena: Fischer 1909. — 79. JOHNSON, I. J.: Effectiveness of recurrent selection for general combining ability in Sweet clover, *Melilotus officinalis*. Agron. J. 44, 476–481 (1952). — 80. JOHNSON, H. W., and R. L. BARNARD: Soybean genetics and breeding. Adv. in Agron. 14, 149–221 (1962). — 81. JOHNSON, I. J., and A. S. EL BANNA: Effectiveness of successive cycles of phenotypic recurrent selection of sweet clover. Agron. J. 49, 120–125 (1957). — 82. JOHNSON, H. W., H. F. ROBINSON, and R. E. COMSTOCK: Estimates of genetic and environmental variability in soybeans. Agron. J. 47, 314–318 (1955a). — 83. JOHNSON, H. W., H. F. ROBINSON, and R. E. COMSTOCK: Genotypic and phenotypic correlations in soybeans and their implications in selection. Agron. J. 47, 477–482 (1955b). — 84. JONES, R. M.: Linkage distributions and epistasis in quantitative inheritance. Heredity 15, 153–159 (1960). — 85. KEMPTHORNE, O.: The correlations between relatives in a random mating population. Proc. Roy. Soc. Lond. B 143, 103–113 (1954). — 86. KEMPTHORNE, O.: The theoretical values of correlations between relatives in random mating populations. Genetics 40, 153–167 (1955a). — 87. KEMPTHORNE, O.: On the covariance between relatives under selfing with general epistasy. Proc. Roy. Soc. Lond. B 145, 100–108 (1955b). — 88. KEMPTHORNE, O.: The correlation between relatives in a simple autotetraploid population. Genetics 40, 168–174 (1955c). — 89. KEMPTHORNE, O.: The correlation between relatives in random mating populations. In: Population Genetics: The nature and causes of genetic variability in populations. Cold Spring Harbor Symposia on quantitative Biology 20, 60–75 (1955d). — 90. KEMPTHORNE, O.: An Introduction to Genetic Statistics. New York: Wiley & Sons Inc.; London: Chapman & Hall Ltd. 1957. — 91. KEMPTHORNE, O.: The role of system of mating in the determination variances and covariances in genetic populations. In: Statistical Genetics and Plant Breeding. Nat. Acad. Sci. — Nat. Res. Council Washington 982, 21–33 (1963). — 92. KEMPTHORNE, O., and R. N. CURNOW: The partial diallel cross. Biometrics 17, 229–250 (1961). — 93. KEPPLER, E.: Über einige Probleme bei der Züchtung von Fremdbestäubern. Vorträge für Pflanzenzüchter 6, 69–81 (1960). — 94. LEIN, A.: Entwicklungslinien der Getreidezüchtung. Kühn-Arch. 76, 49–55 (1962). — 95. LERNER, I. M.: Population Genetics and Animal Improvement. London: Cambridge University Press 1950. — 96. LERNER, I. M.: The Genetic Basis of Selection. New York: Wiley & Sons, Inc.; London: Chapman & Hall Ltd. 1958. — 97. LE ROY, H. L.: Statistische Methoden der Populationsgenetik. Stuttgart-Basel: Birkhäuser Verlag 1960. — 98. LEWONTIN, R. C.: The interaction of selection and linkage. Genetics 50, 757–782 (1964). — 99. LONNQUIST, J. H.: The development and performance of synthetic varieties of corn. Agron. J. 41, 153–156 (1949). — 100. LONNQUIST, J. H.: Recurrent selection as a means of modifying combining ability in corn. Agron. J. 43, 311–315 (1951). — 101. LONNQUIST, J. H., and D. P. MCGILL: Performance of corn synthetics in advanced generations of synthesis and after two cycles of recurrent selection. Agron. J. 48, 249–253 (1956). — 102. LUCAS, H. L.: Theory and mathematics in grassland problems. Proc. 8th Int. Grassland Congr. 732–736 (1960). — 103. LUEDDERS, V. D.: An analysis of the components of yield in 18 oats crosses. M. S. Thesis, Michigan State Univ., 1960. — 104. LUPRON, F. G. H.: Varietal differences in some physiological characters of wheat. Ann. appl. Biol. 49, 557–560 (1961). — 105. LUSH, J. L.: Animal Breeding Plans. Ames: Jour. State Coll. Press 1945. — 106. MÄDE, A.: Probleme der witterungsbedingten Ertragsbildung in regionaler Sicht. Sitz. Ber. Dt. Akad. Landwirtsch.-Wiss. Berlin 12, 41–50 (1963). — 107. MALÉCOT, G.: Les mathématiques de l'Hérédité. Paris: Masson et Cie. 1948. — 108. MARTIN JR.,

- F. G., and C. C. COCKERHAM: High speed selection studies. In: Biometrical Genetics, S. 35–45. London-Oxford-New York-Paris: Pergamon Press 1960. — 109. MATHER, K.: Biometrical Genetics. London: Methuen & Co. Ltd. 1949. — 110. MCGILL, D. P., and J. H. LONNGUIST: Effects of two cycles of recurrent selection for combining ability in an open pollinated variety of corn. *Agron. J.* 47, 319–323 (1955). — 111. MEINL, G.: Ein Beitrag zur Assimilationsmessung bei Kartoffeln. *Intern. Z. d. Landwirtschaft.* 5, 539–541 (1964). — 112. MEINL, G. und K. BELLMANN: Untersuchungen über die Photosynthese, Respiration und Transpiration des Mais. *Biol. Plantarum* 7 (1), 41–57 (1965). — 113. MEINL, G., und D. ROTHACKER: Untersuchungen über den CO_2 -Gas-Wechsel bei Kartoffelklonen verschiedener Valenzstufe. *Ber. Dt. Bot. Ges.* 76, 179–183 (1963). — 114. MILTHORPE, F. L.: The relative importance of the different physiological processes in the determination of yield. *Tag. Ber. Nr. 48 d. Dtsch. Akad. d. Landwirtschaft.-Wiss.* Berlin, S. 11–19 (1962). — 115. MOLL, R. H., M. F. LINDSEY, and H. F. ROBINSON: Estimates of genetic variances and level of dominance in maize. *Genetics* 49, 411–423 (1964). — 116. NEČAS, J.: Die Beziehungen von Blattfläche und Trockensubstanzproduktion bei Kartoffeln. *Tag. Ber. Dtsch. Akad. Landwirtschaft.-Wiss.* Berlin Nr. 48, S. 79–93 (1962). — 117. NELDER, J. A.: The fitting of generalization of the logistic curve. *Biometrics* 17, 89–110 (1961). — 118. NELDER, J. A.: Quantitative genetics and growth analysis. In: *Statistical Genetics and Plant Breeding*. Nat. Acad. Sci. — Nat. Res. Council Washington 982, 445–453 (1963). — 119. NEI, M.: Studies of the application of biometrical genetics to plant breeding. *Memoirs of the Coll. of Agric. Kyoto Univ.* Nr. 82, 1–100 (1960). — 120. NILSSON-EHLE, H.: Kreuzungsuntersuchungen am Hafer und Weizen (H.). *Lunds Univ. Arsskr. N. F. lfd. 2*, 5, 122 (1909). — 121. NITSCHPOROWITSCH, A. A., and L. E. STROGONOWA: Photosynthesis and problems of crop yield. *Agrochimica (Pisa)* 2, 26–53 (1957). — 122. PANSE, V. G.: The application of genetics to plant breeding. II. The inheritance of quantitative characters and plant breeding. *J. Genetics* 40, 283–302 (1940). — 123. PANSE, V. G.: Genetics of quantitative characters in relation to plant breeding. In: *Genetics and Plant Breeding in South Asia (Symposium)*, S. 318–328 (1957). — 124. PENNY, L. H., W. A. RUSSEL, G. F. SPRAGUE, and A. R. HALLAUER: Recurrent selection. In: *Statistical Genetics and Plant Breeding*. Nat. Acad. Sci. — Nat. Res. Council Washington 982, 352–367 (1963). — 125. PINTER, L.: Einfluß der meteorologischen Faktoren auf die Ernteergebnisse der wichtigsten Ackerpflanzen. *Angew. Meteor.* 3, 77–92 (1958). — 126. POLLMER, W. G.: Untersuchungen zur Ertragsbildung bei Sommerweizen. *Z. f. Pflanzenzüchtung* 37, 231–262 (1957). — 127. POLLMER, W. G.: Ertragsstrukturen von Winter- und Sommerweizensorten. *Z. Acker- und Pflanzenbau* 113, 361–370 (1961). — 128. RAEUBER, A., K. BELLMANN, G. MEINL, O. MRAZEK, CHR. PFEFFER und A. WINKEL: Anwendung nichtlinearer Korrelationen bei phänometrischen Arbeiten bei Mais. *Z. Pflzüchtg.* 46, 433–442 (1961). — 129. RAEUBER, A., und K.-H. ENGEL: Untersuchungen über den Verlauf der Massenzunahme bei Kartoffeln (*Solanum tuberosum* L.) in Abhängigkeit von Umwelt- und Erbguteinflüssen. *Habilitationsschrift Rostock*, 1963. — 130. RAEUBER, A., W. SCHWEIGER und G. MEINL: Die Abhängigkeit des Wachstums verschiedener Markstamm- und Futterkohle von einigen meteorologischen Faktoren. *Züchter im Druck* (1965). — 131. ROBINSON, P.: Heritability: a second look. In: *Statistical Genetics and Plant Breeding*. Nat. Acad. Sci. — Nat. Res. Council Washington 982, 609–612 (1963). — 132. ROBINSON, H. F., C. C. COCKERHAM and R. H. MOLL: Studies on the estimates of dominance variance and effects of linkage bias. In: *Biometrical Genetics*, S. 171–177. New York: Pergamon Press 1960. — 133. ROSEN, R.: DNA protein code problem. *Bulletin of Mathematical Biophysics* 21, 71–90 (1959). — 134. SCHILLING, G.: Physiologie der Ertragsbildung vom Standpunkt der Pflanzenernährungslehre. *Sitz. Ber. Dt. Akad. Landwirtschaft.-Wiss.* Berlin 12, 51–63 (1963). — 135. SCHNEIDER, B.: Die Bestimmung der Parameter im Ertragsgesetz von E. A. Mitscherlich. *Biometrische Z.* 5, 78–95 (1963). — 136. SCHNELL, F. W.: Vererbungsanalysen bei quantitativer Merkmalsvariation. In *Handbuch für Pflanzenzüchtung* 815–832. Berlin, Hamburg: Verlag Paul Parey, 1958. — 137. SCHNELL, F. W.: On some aspects of reciprocal recurrent selection. *Euphytica* 10, 24–30 (1961a). — 138. SCHNELL, F. W.: Über Methoden zur reziproken Verbesserung der Kombinationseignung. *Vorträge für Pflanzenzüchter* 6, 82–95 (1961b). — 139. SCHNELL, F. W.: Some general formulations of linkage effects in inbreeding. *Genetics* 46, 947–957 (1961c). — 140. SCHNELL, F. W.: The covariance between relatives in the presence of linkage. In: *Statistical Genetics and Plant Breeding*. Nat. Acad. of Sci. — Nat. Res. Council Washington 982, 468–483 (1963). — 141. SCHNELL, F. W.: Die Kovarianzen zwischen Verwandten in einer genorthologen Population. I. Allgemeine Theorie. *Biom. Zeitschrift* 7, 1–49 (1965). — 142. SCHRIMPF, K.: Die Bedeutung bestimmter entwicklungsphysiologischer Beobachtungen für die Züchtung auf Ertrag. *Z. f. Pflanzenzüchtung* 43, 390–403 (1960). — 143. SCHRIMPF, K.: Ausnutzung der Züchterfolge in der Züchtung auf Ertrag durch pflanzenbauliche Maßnahmen. *Der Züchter* 33, 40–44 (1963). — 144. SCHRÖDTER, H.: Phänometrisch-statistische Untersuchungen zum Problem „Witterung und Pflanzenwachstum. *Ann. Meteorol.* 8, 1–6 (1957). — 145. SCHULZ, G.: Über die Bedeutung des Assimilationsvermögens als züchterisches Merkmal (Untersuchungen an Zuckerrüben). *Der Züchter* 33, 116–222 (1963). — 146. SCOSSIOLO, R.: Diskussionsbeitrag. In: *Statistical Genetics and Plant Breeding*. Nat. Acad. Sci. — Nat. Res. Council Washington 982, 613–614 (1963). — 147. SEDLMAYR, K.: Kritik der Familienanalyse bei *Beta vulgaris*. *Növénytermelés* 3, 33–36 (1954). — 148. SEDLMAYR, K.: Rekurrente Selektion auf reziproke Kombinationsfähigkeit. *Der Züchter* 27, 65–69 (1957). — 149. SPRAGUE, G. F.: Problems in the estimation and utilization of genetic variability. In: *Population Genetics: The nature and causes of genetic variability in populations*. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 20, 87–92 (1955). — 150. SPRAGUE, G. F.: Mais (*Zea mays*). I. General Considerations on American Breeding Work. In: *Handbuch für Pflanzenzüchtung*, 2. Aufl. S. 103–143. Berlin-Hamburg: Parey 1959. — 151. SPRAGUE, G. F.: Orientation and objectives. In: *Statistical Genetics and Plant Breeding*. Nat. Acad. Sci. — Nat. Res. Council Washington 982, IX–XV (1963). — 152. SPRAGUE, G. F., and B. BRIMHALL: Relative effectiveness of two systems of selection for oil content of the corn kernel. *Agron. J.* 42, 83–88 (1950). — 153. SPRAGUE, G. F., and P. A. MILLER: A suggestion for evaluating current concepts of the genetic mechanism of heterosis in corn. *Agron. J.* 42, 161–162 (1950). — 154. SPRAGUE, G. F., P. A. MILLER, and B. BRIMHALL: Additional studies of the relative effectiveness of two systems of selection for oil content of the corn kernel. *Agron. Journ.* 44, 320–331 (1952). — 155. SPRAGUE, G. F., W. A. RUSSEL and L. H. PENNY: Recurrent selection for specific combining ability and type of gene action involved in yield heterosis in corn. *Agron. J.* 51, 392–394 (1959). — 156. SPRAGUE, G. F., and L. A. TATUM: General vs. specific combining ability in single crosses of corn. *J. Amer. Soc. Agron.* 34, 923–932 (1942). — 157. STERN, K.: Über erblich bedingte Unterschiede zwischen Wachstumsabläufen. *Biom. Zeitschrift* 1, 219–239 (1959). — 158. SVÁB, J.: Entwicklungsanalyse mit Hilfe kumulativer Ertragsanalyse (ung.). In: *Resultate der nat. Sortenversuche von Kulturpflanzenzüchtungsarten 1960*, S. 71–87. Budapest 1962. — 159. TYSDAL, H. M., F. A. KIESSELBACH and H. L. WESTOVER: Alfalfa breeding. *Coll. Agric. Univ. Nebraska Agr. Exp. Sta. res. bull.* 124, 1–46 (1942). — 160. UNGER, K.: Die Anwendung der Durchstrahlungsmethode für phänometrische Messungen mit Hilfe von radioaktiven Strahlungsquellen. *Angew. Meteor.* 3, 115–118 (1958). — 161. UNGER, K.: Die Anwendung radioaktiver Strahlungsquellen zur berührungslosen Massenbestimmung von Pflanzenbeständen und Einzelpflanzen am natürlichen Standort. *Der Züchter* 29, 289–293 (1959). — 162. UNGER, K.: Biophysikalische Untersuchungen der Ertragsbildung als Problem der Züchtungsforschung. *Sitz. Ber. Dt. Akad. Landwirtschaft.-Wiss.* Berlin 12, 21–40 (1963). — 163. WALEY, W. G.: Physiology of gene action in hybrids. In: *Heterosis*, S. 98–113. Ames: Iowa State College Press 1952. — 164. WATSON, D. J.: The physiological basis of variation

in yield. Adv. in Agron. 4, 101–145 (1952). — 165. WATSON, D. J., G. N. THORNE, and S. A. W. FRENCH: Physiological causes of differences in grain yield between varieties of barley. Ann. Bot. (Lond.) 22, 321–352 (1958). — 166. WATSON, D. J., and K. J. WITTS: The net assimilation rates of wild and cultivated beets. Ann. Bot. Lond. 23, 431–439 (1959). — 167. WHITEHOUSE, R. N. H., J. B. THOMPSON, and M. A. M. DO VALLE RIBEIRO: Studies on the breeding of self-pollinating cereals. 2. The use of diallel cross analysis in yield prediction. Euphytica 7, 147–169 (1958). — 168. WHITTINGTON, W. J., and A. J. KHEIRALLA: Genetic analysis of growth in tomato. In: Report of the School of Agriculture, Univ. Nottingham S. 47–50 (1961). — 169. WIENHUES, F.: Züchterische Voraussetzungen der Ertragsstruktur. Vorträge für Pflanzenzüchter 3, 62–103 (1958). — 170. WIENHUES, F.: Frühreife und Ertragsbildung bei Weizen in

Abhängigkeit von der entwicklungsphysiologischen Veranlagung. DLG Pflanzenzucht. Frankfurt/Main, Vortr. Pflanzenzüchter Nr. 6, 167–170 (1960). — 171. WILLIAMS, W.: Heterosis and the genetics of complex characters. Nature 184, 527–530 (1959). — 172. WRICKE, G.: Über die Methoden zur Untersuchung der Wirkungsweise quantitativer Gene. Der Züchter 25, 262–274 (1955). — 173. WRIGHT, S.: Systems of mating. Genetics 6, 111–178 (1921). — 174. WRIGHT, S.: Genetic principles governing the rate of progress of livestock breeding. Proc. Amer. Soc. Animal Prod. 18 (1939). — 175. ZILLMANN, K.-H.: Über die witterungsbedingte Körnerertragsbildung beim Petkuser Winterroggen. Habil.-Schrift Humboldt-Univ. Berlin (1960). — 176. ZIMMERMANN, K. F.: Über die Möglichkeiten der Futterpflanzenzüchtung in der Zukunft. Sitz. Ber. Dt. Akad. Landwirtsch.-Wiss. Berlin 10, 15–33 (1961).

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung Groß-Lüsewitz der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin

Untersuchungen über Knollen- und Lagerfäulen der Kartoffel

I. Zur Methodik der Resistenzprüfung mit dem Erreger der bakteriellen Knollennaßfäule (*Pectobacterium carotovorum*) var. *atrosepticum* (van Hall) Dowson*

Von H. HENNIGER

Mit 9 Abbildungen

1. Einleitung

In der Höhe der Lagerverluste durch Lagerfäulen ist in den letzten Jahren bei Speise- und Pflanzkartoffeln eine steigende Tendenz nachweisbar. Ob hierfür allein die stärkeren als Eintrittspforte der Fäulniserreger dienenden Knollenbeschädigungen infolge der fortschreitenden Anwendung vollmechanisierter Ernteverfahren oder eine Häufung ungünstiger Witterungsbedingungen verantwortlich sind, ist schwierig abschätzbar. Zweifellos ist seitens der Kartoffelzüchtung dieses Problem nach dem zweiten Weltkrieg infolge dringenderer Erfordernisse (Schaffung virus- und nematodenresistenter Sorten) in der DDR zu wenig beachtet worden. Trotz aller Anstrengungen der Landmaschinenindustrie zur Minderung der Knollenbeschädigungen beim vollmechanisierten Erntevorgang wird es zukünftig unbedingt notwendig sein, die Resistenzeigenschaften gegenüber Lagerfäulen bei der Sortenzulassung als entscheidenden Faktor stärker als bisher zu bewerten.

Wegen des Fehlens geeigneter Infektionsmethoden wird eine systematische Züchtung gegenüber der bakteriellen Naßfäule als sehr schwierig angesehen (SCHICK und HOPPE, 1962). Der Erfolg der Schaffung resistenter Sorten oder des entsprechenden Ausgangsmaterials ist jedoch in hohem Maße von den zur Verfügung stehenden Methoden zur Ermittlung der Resistenzeigenschaften abhängig. Über die Resistenz sowie geeignete Prüfungsmethoden von Kartoffelknollen gegenüber den bakteriellen Naßfäulen sind nur ältere und spärliche Literaturangaben vorhanden. In den umfangreichen Sortenuntersuchungen von STAPP (1935, 1937, 1950 und 1951) wird fast ausnahmslos nur über die Reaktion gegenüber der vom gleichen Erreger verursachten Schwarzbeinigkeit berichtet. Nach Angaben von STAPP sowie KOTILA

und COONS (1925) verhielten sich die Anfälligkeit von Kraut und Knollen verschiedener Sorten nicht gleich, sondern in der Reihenfolge widerstandsfähig zu anfällig bei den geprüften Sorten zum Teil völlig gegensätzlich.

2. Ziel und Umfang der Arbeit

Von einer Resistenzprüfungsmethode sollten nachstehende Forderungen weitgehend erfüllt sein:

a) Durchführung möglichst als Laborprüfung, geringer Arbeitsaufwand, einfache und übersichtliche Ausführung;

b) geringe Variabilität und Streuung der Meßergebnisse oder Bonitierungswerte, hohe Reproduzierbarkeit, möglichst Auswertung mittels quantitativer Messungen und Vermeidung einer Schätzskala;

c) bei Labortesten Übereinstimmung mit den unter praktischen Bedingungen ermittelten Resistenzeigenschaften.

In der vorliegenden Mitteilung sollte untersucht werden, welche Möglichkeiten zur Entwicklung von Prüf- und Selektionsmethoden für die praktische Züchtung sowie die Sorten- und Stammesprüfung bestehen.

Auf die Beurteilung der einzelnen Verfahren nach den obengenannten Gesichtspunkten wurde dabei besonderer Wert gelegt. Es wird nur über Methoden berichtet, die auf der Grundlage künstlicher Infektionen mit dem Krankheitserreger beruhen. Die Untersuchungsergebnisse mit mittelbaren Verfahren (Beziehungen zur Geschwindigkeit der Wundkorkbildung, Zersetzung der Mittellamellen durch Pektinasepräparate u. a.) bleiben einer späteren Mitteilung vorbehalten.

Die technische Durchführung der Versuche lag in den Händen von Fräulein DAHLEBURG. Für die gewissenhafte Ausführung sei ihr an dieser Stelle recht herzlich gedankt.

* Herrn Prof. Dr. R. SCHICK zum 60. Geburtstag gewidmet.