

# Biometrisch-genetische Untersuchungen an Klonen und Nachkommenschaften bei *Phlox paniculata* L.

F. MORGNER und W. HORN

Institut für Angewandte Genetik der Technischen Universität Hannover (BRD)

## Biometric and Genetic Investigations on Clones and Progenies of *Phlox paniculata* L.

**Summary.** In clones and progenies linear phenotypic and genotypic correlations and interactions between genotypes, years and locations as well as methods for the estimation of the heritability are investigated.

The significant correlation coefficients found should facilitate selection for more than one character at one time. With one exception high genotypic correlations correspond to significant phenotypic ones (Table 1). Usually genotype/year and genotype/year/location-interactions were not significant, but genotype/location-interactions were regularly significant in trials carried over more than one season. There were also clear differences in the ability of genotypes to yield consistently in different locations over several seasons ("ecovalence").

Estimates of heritabilities both in the narrow sense and in the broad sense were relatively high, especially those of flowering date, plant height and leaf number. Both types of heritabilities showed the same ranking (Table 3). Half-sib families from polycrosses were not suitable for half-sib correlations.

From the results obtained it has been concluded that one year trials with replicated clones in different locations yield useful estimates of heritability. Therefore, in breeding plants with long generation times, raising of progenies may be dispensed with in the interest of saving time.

Biometrische Untersuchungsverfahren haben seit längerer Zeit und in wachsendem Ausmaß Verwendung im Bereich der allgemeinen und der angewandten Genetik gefunden. In der Pflanzenzüchtung haben sie u. a. im Zusammenhang mit Fragen der Selektion Bedeutung gewonnen. Eine dadurch mögliche Verbesserung der Wirksamkeit der Selektion ist in der Züchtung von Pflanzen mit mehrjähriger Generationsdauer insofern von besonderem Interesse als eine Reihe wirtschaftlich bedeutender Kulturpflanzen davon betroffen ist. Die Anwendung einiger biometrischer Verfahren stößt aber gerade bei dieser Pflanzengruppe immer dann auf erhebliche Schwierigkeiten, wenn Eltern und deren Nachkommen gleichzeitig beobachtet werden müssen. Es wurden jedoch einige Methoden entwickelt, welche die Schätzung genetisch-züchterischer Parameter, die für die Selektion von entscheidender Bedeutung sind, auch dann ermöglichen, wenn nur das Ausgangsmaterial, also die potentiellen Zuchteltern, zur Verfügung stehen. Es war ein Ziel der vorliegenden Arbeit, die Brauchbarkeit dieser Methoden an den Verfahren zu messen, die die Beziehungen zwischen Eltern und Nachkommen biometrisch-genetisch untersuchen.

Ein solcher Vergleich ist im Zusammenhang mit der züchterischen Bearbeitung der Pflanzen mit langer Generationsdauer von erheblichem Interesse. *Phlox paniculata* erschien als Modellobjekt für einen solchen Vergleich gut geeignet zu sein, da die Sorten dieser Art Klone sind wie die Sorten der von uns züchterisch bearbeiteten Liliifloren und der Obstgehölze. Darüber hinaus sind alle diese Pflanzen insektenbestäubte Fremdbefruchter. *Phlox paniculata* kann aber im

Unterschied zu den anderen genannten Pflanzen wie eine Winterannuelle zur Blüte gebracht werden und erlaubt daher neben Messungen an Klonen auch gleichzeitige Messungen an deren Nachkommen innerhalb eines kurzen Zeitraums. Im Rahmen der hier angedeuteten Probleme wurden in der vorliegenden Arbeit Varianzkomponenten, Korrelationen, die Erblichkeit  $H$  sowie Ökovalenzen als züchterische Parameter ermittelt.

## Material und Methoden

Die vorliegenden Untersuchungen wurden an einem Material durchgeführt, das in den Jahren 1963–1965 von Horn und von 1965 bis 1967 von Morgner bearbeitet wurde (Horn, 1966a, b; Morgner, 1968). Sie wurden an 23 Klonen und 55 ihrer Nachkommenschaften aus freier Bestäubung (Polycross) vorgenommen. Diese 78 Prüfglieder wurden unter Verwendung von Füllklonen zu einem  $9 \times 9$  Dreisatzgitter mit je drei Wiederholungen an zwei Orten aufgepflanzt und hier drei Jahre lang beobachtet. Das erste Jahr brachte allerdings bei einigen Merkmalen u. a. infolge Schädlingsbefalles keine brauchbaren Ergebnisse. An folgenden Eigenschaften wurden Zählungen und Messungen durchgeführt:

Pflanzenhöhe in cm (II),

Blattzahl (III),

Länge des Blütenstandes in cm (IV),

Anzahl der Verzweigungen 1. Ordnung innerhalb des Blütenstandes (V)

und Länge des ersten Internodiums im Blütenstand in cm (VI).

Die Merkmale IV bis VI sind in Abb. 1 erläutert. Darüber hinaus wurde der Tag des Blühbeginns (I) festgehalten, wobei derjenige Tag als Tag 1 bezeichnet wurde, an dem die erste Einzelblüte des zuerst blühenden Prüfgliedes aufblühte. Alle Zählungen etc. wurden an dem Trieb vorgenommen, der die erste offene Blüte trug, die

Merkmale II und III am Tag des Aufblühens, die restlichen nach Abschluß der Vegetationsperiode im Herbst.

Als Grundlage der Berechnungen dienten die korrigierten Parzellenmittel des Gitters. Die auf dieser Grundlage ermittelten Schätzwerte der Varianzkomponenten unterschieden sich nicht wesentlich von denen, die auf Grund von unkorrigierten Parzellenmitteln errechnet wurden (vgl. Utz, 1969). Jede Parzelle enthielt vier Pflanzen je Wiederholung, Ort und Jahr. In Fällen, wo nicht alle Prüfglieder verwendet werden konnten, wurde der Versuch wie eine Blockanlage ausgewertet. Die Meßwerte der Merkmale I und IV wurden in Logarithmen transformiert. Die genotypischen Korrelationen wurden nach der bei Falconer (1962) angegebenen Formel

$$r_A = \frac{Cov_{XY}}{\sqrt{Cov_{XX} Cov_{YY}}}$$

errechnet.

Hier symbolisieren  $X$  und  $Y$  die untersuchten Eigenschaften und die erste Position des Index den Elterwert, die zweite den Nachkommenschaftswert. Die Varianzkomponenten wurden wie bei früherer Gelegenheit (Horn und Wricke, 1964), die Ökovalenz nach Wricke (1964) ermittelt. Die Erblichkeit (engl. heritability), von Allard (1960) mit  $H$  bezeichnet, wird sowohl im engeren wie im weiteren Sinne ( $H_e$ ,  $H_w$ ) berechnet, die erstgenannte aus Elter-Nachkommen-Regression (Becker, 1964) bzw. Halbgeschwister-Korrelation,  $H_w$  mit Hilfe replizierter Klone aus Varianzkomponenten als „Operative Heritabilität“ (Strube 1967).  $H_w$  konnte auch aus einem zweiten zu diesem Zweck angelegten Versuch geschätzt werden, bei dem 600 zufällig ausgewählte Sämlinge, die von 42 Klonen abstammten, verwendet wurden. Nach einer Methode von Sakai und Hatakeyama (1963) können die erforderlichen Varianzkomponenten aus einer solchen heterogenen Sämlingspopulation errechnet werden.

Nach dieser Methode wird eine Sämlingspopulation in Parzellen verschiedener Form und Größe eingeteilt. Die Werte jeder Parzellengröße werden varianzanalytisch verrechnet, so daß man eine Anzahl von  $MQ$ -Werten „zwischen Parzellen“ und „innerhalb Parzellen“ erhält.

Die Varianz der Mittel ( $V_x$ ) gleichgroßer Parzellen kann in eine genotypische und eine phänotypische Komponente unterteilt werden:

$$V_x = \frac{G}{x} + \frac{E}{x^b},$$

bzw. nach Umstellung der Gleichung

$$x V_x = G + x^{1-b} E = G + x^B E.$$

Dabei bedeutet:

$G$  = genotypische Varianz

$E$  = Umweltvarianz

$b$  = eine Konstante zwischen 0 und 1

$B = 1 - b$ .

Eine solche Gleichung kann für jede Parzellengröße aufgestellt werden. Für  $B$  werden verschiedene Werte eingesetzt und die Gleichungen nach  $G$  und  $E$  gelöst. Der Wert  $B_0$  ergibt die beste Anpassung zwischen der beobachteten und der erwarteten Varianz „zwischen Parzellen“. Mit den  $G_0$ - und  $E_0$ -Werten, die mit  $B_0$  errechnet wurden, wird nach der Formel

$$H_w = \frac{G_0}{G_0 + E_0}$$

die Erblichkeit bestimmt.

Nähere Angaben zu den Berechnungen sind bei Morgner (1968) gemacht.

## Ergebnisse und Diskussion

### 1. Merkmals-Korrelationen

Korrelationen zwischen mehreren Merkmalen sind in der Züchtung zur Beantwortung verschiedener

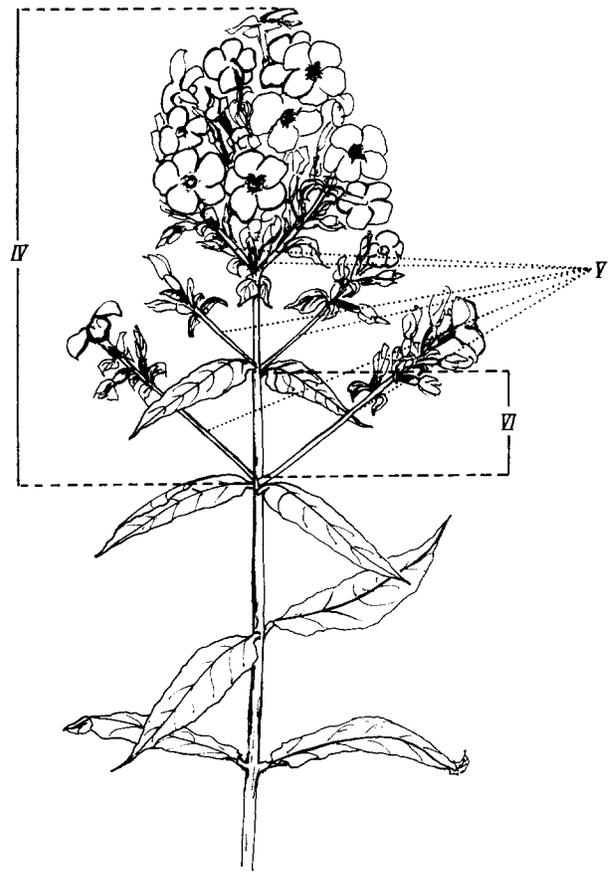


Abb. 1. *Phlox paniculata*; am Blütenstand erfaßte Eigenschaften (IV–VI)

Fragen von Interesse, so z. B. der Frage nach der Möglichkeit einer gleichzeitigen Selektion auf mehrere Eigenschaften oder der Frage nach der Verwendbarkeit mittelbarer Eigenschaften in der Auslese auf unmittelbar interessierende, ein Problem, was vielfach im Zusammenhang mit der Frühselektion auftritt. Im vorliegenden Fall wurden in den Jahren 1966 und 1967 außer phänotypischen auch genotypische Korrelationen ermittelt. Die Ergebnisse sind in Tabelle 1 wiedergegeben.

In beiden Jahren konnten signifikante phänotypische und größere genotypische Korrelationen beobachtet werden. Hierbei lassen sich drei Gruppen erkennen:

1. Die phänotypischen Korrelationen sind in beiden Jahren annähernd gleich groß und signifikant. Hierher gehören die zwischen Blattzahl und Blühbeginn, Blattzahl und Pflanzenhöhe, Blütenstandsgröße und Verzweigung sowie Blütenstandsgröße und Internodienlänge.

2. In beiden Jahren fehlte jegliche Beziehung zwischen zwei Eigenschaften, das ist z. B. bei Blühbeginn und Pflanzenhöhe der Fall.

In einer 3. Gruppe von Eigenschaften weichen die Ergebnisse der beiden Jahre signifikant voneinander

Tabelle 1. Genotypische (unterhalb der Diagonalen) und phänotypische (oberhalb) Korrelationen

Merkmal	Blühbeginn	Pflanzenhöhe	Blattzahl	Blütenstands- länge	Verzweigung	Internodiums- länge
Blühbeginn	1966	-0,01	0,36 <sup>+</sup>	-0,17	-0,20	0,14
	1967		0,48 <sup>+++</sup>	-0,01	0,04	-0,23
Pflanzenhöhe	1966	0,96	0,78 <sup>+++</sup>	0,60 <sup>+++</sup>	0,55 <sup>+++</sup>	0,52 <sup>+++</sup>
	1967	0,97	0,74 <sup>+++</sup>	0,24	0,23	0,30
Blattzahl	1966	0,64	0,52	0,42 <sup>++</sup>	0,46 <sup>++</sup>	0,16
	1967	0,37	0,82	0,09	0,22	-0,10
Blütenstands- länge	1966	0,03	0,24	-0,05	0,93 <sup>+++</sup>	0,45 <sup>++</sup>
	1967	-0,05	0,06	0,09	0,91 <sup>+++</sup>	0,40 <sup>++</sup>
Verzweigung	1966	-0,01	0,19	-0,01	1,00	0,24
	1967	-0,07	0,01	0,08	0,79	0,09
Internodium- länge	1966	0,10	0,37	-0,14	0,58	0,10
	1967	0,12	0,55	0,17	0,34	-0,11

ab, wie es bei den Korrelationen zwischen Pflanzenhöhe auf der einen Seite und Blütenstands-  
länge, Verzweigung sowie Internodienlänge auf der anderen Seite zu beobachten ist oder auch bei Blattzahl einerseits und Blütenstands-  
länge sowie Verzweigung andererseits.

In ähnlicher Weise treten bei den genotypischen Korrelationen Gruppen auf. Gleichmäßig hohe Korrelationen weisen in beiden Jahren die Merkmale der Gruppe 1 der phänotypischen Korrelationen auf. Niedrige oder nicht wesentlich von Null verschiedene genetische Korrelationskoeffizienten wurden in allen Fällen gefunden, in denen phänotypische Korrelationen zwischen zwei Merkmalen fehlen oder von Jahr zu Jahr schwanken. Wir können hier sicherlich einen ursächlichen Zusammenhang annehmen.

Von Interesse ist besonders auch die Korrelation zwischen Blühbeginn und Pflanzenhöhe. Hier entspricht einem nicht signifikanten phänotypischen Korrelationskoeffizienten ein in beiden Jahren sehr großer genetischer. Dieser Befund macht eindrucklich deutlich, wie wenig aus der Höhe einer phänotypischen Korrelation auf eine genotypische geschlossen werden kann. Das ist auch durchaus verständlich, wenn man sich vor Augen hält, daß eine phänotypische Korrelation durch Umwelt- und genetische Einflüsse völlig entgegengesetzt beeinflusst werden kann. Im übrigen sind derartige Beobachtungen auch von anderen Autoren gemacht (Cooper, 1960; Newell-Eberhart, 1961). Diese Überlegung führt aber auch zu dem Schluß, daß andererseits eine einmal gefundene Übereinstimmung zwischen phäno- und genotypischen Korrelationskoeffizienten keinesfalls auch bei anderen Umweltbedingungen gelten muß. Über die Konstanz solcher Übereinstimmungen können nur Untersuchungen unter allen interessierenden Umweltbedingungen Aufschluß geben.

Für die züchterische Selektion sind in jedem Falle die unter den Bedingungen der Zuchtstation gefundenen genotypischen Korrelationen von ausschlaggebender Bedeutung, auch wenn die phänotypischen Korrelationskoeffizienten andere Beziehungen vortäuschen. Bei *Phlox paniculata* wird man gleichzeitig mit der Pflanzenhöhe auf Blühbeginn, Blatt-

zahl und Internodienlänge im Bereich der Infloreszenz auslesen können, mit einer Selektion auf große Blütenstände wird man gleichzeitig die Verzweigung der Blütenstände erfassen. Dagegen wird eine Selektion auf frühe Blüte die auf große, reich verzweigte Blütenstände nicht beeinflussen, so daß eine frühe Selektion auf Blütenstandseigenschaften ausgeschlossen erscheint.

## 2. Interaktionen zwischen Prüfgliedern, Jahren und Orten

Die mehrjährige Versuchsdurchführung an zwei Versuchsorten erlaubte eine Schätzung der Interaktionen zwischen Prüfgliedern und Orten bzw. Jahren (vgl. Tab. 4). Derartige Schätzungen waren im Rahmen dieser Arbeit vor allem für die Ermittlung der operativen Heritabilitäten erforderlich.

Die Beurteilung derartiger Interaktionen soll hier nur auf Grund ihrer Signifikanz, nicht auf Grund ihrer absoluten oder relativen Größe stattfinden. Es zeigte sich, daß die Prüfglieder/Ort-Wechselwirkung mit wenigen Ausnahmen in zwei- und dreijährigen Versuchen für alle untersuchten Merkmale signifikant war, während sie bei einjährigen Versuchen nur ausnahmsweise Signifikanz bei 5% erreichte, mit Ausnahme des Merkmals Blattzahl, bei dem in allen drei Einzelversuchen eine Signifikanz bei  $p = 0,01$  vorlag.

Die Prüfglieder/Jahres-Interaktion ist im Versuch 1966/67, der ohne irgendwelche Störungen verlief, bei allen Eigenschaften nicht signifikant. Gleiches gilt für die Prüfglieder-/Ort-/Jahres-Interaktion. Lediglich im Falle der zwei- und dreijährigen Versuche, die das Jahr 1965 mit einschließen, traten einige signifikante Interaktionen auf. Auch hier war das Merkmal Blattzahl sowohl 1965/66 wie 1965/66/67 am stärksten jahresabhängig. Die Daten des Jahres 1965 sind allerdings nur bedingt verwendbar, weil ein schwerer Nematodenbefall der älteren Pflanzen, ein erkennbarer Effekt der Jugendphase bei Sämlingen und ein Pflanzeffekt nachweisbar ist.

Die Beobachtung, daß die Wechselwirkungen zwischen Prüfgliedern und Versuchsort beim Zustandekommen von Versuchsergebnissen häufig grö-

ber ist als die Prüflieder/Jahres-Interaktion, bestätigt entsprechende Befunde anderer Autoren, von denen hier nur Miller et al. (1962) und Liang et al. (1966) genannt werden sollen. Das unterstreicht erneut die vielfach erhobene Forderung, daß entsprechende Versuche an mehreren Orten gleichzeitig angestellt werden müssen und daß mehrere Versuchsorte eine mehrjährige Versuchsdurchführung unnötig machen können (Rundfeldt, 1957). Dieser Befund ist für die Züchtung von Pflanzen mit mehrjähriger Generationsdauer von besonderem Belang.

Neben den vorgenannten Interaktionen wurde für den Versuch 1966/67 auch die Ökovalenz nach Wricke (1964) als züchterisch wesentlicher Parameter ermittelt, das ist der Anteil eines jeden Prüfglieds an der Summe der Interaktionen  $P/O$ ,  $P/J$  und  $P/O/J$ . Auf die Wiedergabe aller Werte soll hier verzichtet werden (vgl. Morgner, 1968). Ihre Prüfung ergab, daß einige Prüflieder ein besonders gutes Anpassungsvermögen aufweisen. Einige besitzen hinsichtlich mehrerer Merkmale eine gleiche Anpassungstendenz. Diese Beziehung ist für drei Eigenschaften in Abb. 2 dargestellt, in der jeweils die prozentualen Anteile an der Gesamtinteraktion für alle Prüflieder angegeben sind. Dabei bedeuten hohe Prozentwerte eine niedrige Ökovalenz und somit schlechtes Anpassungsvermögen. Die Abb. 2 zeigt deutlich, daß einzelne Prüflieder in den angeführten Merkmalen gleich reagieren. Diese gleiche Reaktion läßt vermuten, daß an der Kontrolle dieser Merkmale Gene beteiligt sind, die in ähnlicher Weise auf bestimmte Umwelteinflüsse reagieren und die möglicherweise gekoppelt sind. Einen Hinweis auf Kopplung bilden übrigens die oben erwähnten hohen genotypischen Korrelationen zwischen solchen Eigenschaften.

Für die Züchtung reicht allerdings eine brauchbare Ökovalenz allein nicht aus. Sie ist nur dann von unmittelbarem züchterischen Interesse, wenn die ein-

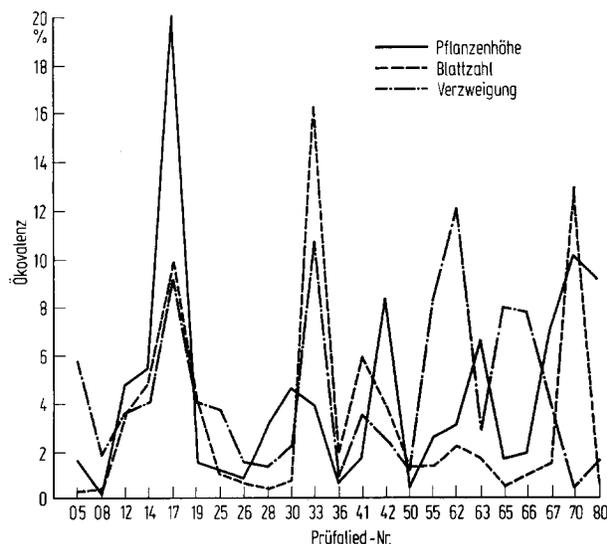


Abb. 2. Ökovalenz von 23 Prüfgliedern. Versuch 1966/67

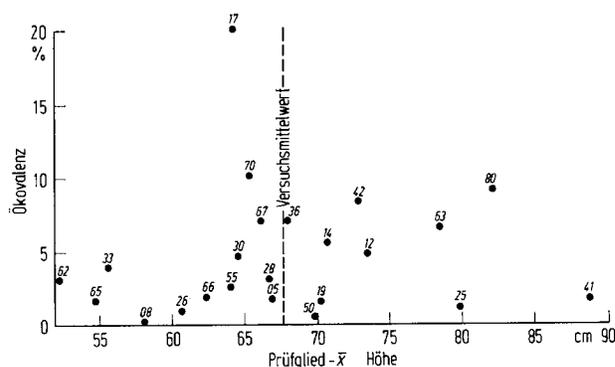


Abb. 3. Ökovalenz und Prüfgliedmittelwert. Versuch 1966/67

zelnen Prüflieder zugleich einen guten Leistungsmittelwert aufweisen. In Abb. 3 ist eine solche Beziehung graphisch für das Merkmal Pflanzenhöhe dargestellt. Eine Selektion auf niedrigen Wuchs bei gutem Anpassungsvermögen würde sich hier der Prüflieder 62, 65 und 8 bedienen, während eine auf hohen Wuchs auf die Prüflieder 41 und 25 zurückgreifen würde.

### 3. Schätzverfahren für die Erblichkeit $H$

Als weiterer Parameter wurde die Erblichkeit bestimmt. Sie ist für die Selektion insofern von großer Bedeutung als sie, mit Leistungswerten verbunden, Selektionsindizes ergibt und darüber hinaus Beziehungen zwischen  $H$  einerseits und der Selektionsintensität und dem Selektionsdifferential bestehen (vgl. Falconer, 1962). Im Rahmen der von uns gewählten Fragestellung interessierte vor allem ein Vergleich der auf verschiedene Weise ermittelten Schätzwerte. Im allgemeinen würde bei vegetativ vermehrten Pflanzen die Erblichkeit im weiteren Sinne ausreichende Information für züchterische Zwecke liefern, da die gesamte genotypisch bedingte Varianz bei ihnen in der vegetativen Nachkommenschaft nutzbar ist (Hanson 1963). Für Neuzüchtungen sind jedoch generative Nachkommenschaften erforderlich; dabei wird nur die additiv genetische Varianzkomponente von den Eltern auf die Nachkommen übertragen (Falconer, 1962). Deshalb wurde hier auch die Erblichkeit im engeren Sinne untersucht. Als Berechnungsmethoden wurden Eltern-Nachkommenregressionen und Halbgeschwisterkorrelationen benutzt.

Die Berechnung der Erblichkeit im engeren Sinne aus Halbgeschwisterkorrelationen wird hier am Beispiel des Merkmals Pflanzenhöhe dargestellt (Tab. 2).

Dieser aus Halbgeschwisterkorrelationen errechnete  $H$ -Wert bezieht sich auf acht Elternklone und ist daher nicht direkt mit dem aus Eltern-Nachkommenregressionen berechneten Wert vergleichbar, der sich auf 23 Elternklone bezieht. Für Tabelle 3 wurde daher noch zusätzlich für die acht Elternklone, von denen Halbgeschwisterfamilien vorhanden sind,

Tabelle 2. Berechnung der Erblichkeit der Pflanzenhöhe aus HG-Korrelationen

Varianzursache	SQ	FG	MQ
Gesamt	21079,41	239	
Orte	6093,36	1	
Wiederholungen	531,61	4	
zwischen Müttern	2427,94	7	346,85
Mütter/Orte	681,85	7	97,41
innerhalb Mütter	11344,65	220	51,57
$\sigma_M^2 = \frac{346,85 - 97,41}{15 \cdot 2} = 8,31$			
$\sigma_{Mo}^2 = \frac{97,41 - 51,57}{15} = 3,06$			
$r' = \frac{8,31}{8,31 + 51,57 + 3,06} = 0,132$			
$H = 4 \cdot 0,132 = 0,53$			

$H$  aus Eltern-Nachkommenregressionen berechnet. Nur diese Werte können zum Vergleich mit den aus Halbgeschwisterkorrelationen berechneten  $H$ -Werten verwendet werden.

Alle Schätzwerte für  $H$  („heritability“) sind in Tab. 3 zusammengefaßt.

Obwohl mit beiden Methoden das Verhältnis von additiv genetischer Varianz zur Gesamtvarianz erfaßt wird, ist die Abweichung zwischen den mit diesen beiden Methoden ermittelten Werten zum Teil beträchtlich, wobei allerdings die Rangfolge nahezu unverändert geblieben ist. Der aus der Halbgeschwisterkorrelation ermittelte Wert für das Merkmal Blattzahl ist sogar größer als 1.

Zunächst erscheint diese Beziehung überraschend, berücksichtigt man aber, daß die für die Halbgeschwisteranalyse benutzten Nachkommenschaften nicht aus gezielten Kreuzungen, sondern aus einem Polycross hervorgegangen sind, so kann man die

Gründe für die abweichenden Werte erklären. Die Blüten von *Phlox paniculata* enthalten drei Samenanlagen, jedoch verkümmern häufig ein bis zwei Samen in den Kapseln, so daß meist weniger als drei Samen je Kapsel ausgebildet werden. Zu einem kleineren Teil enthalten aber die Kapseln auch zwei oder sogar drei Samen. Da die Bestäubung durch Insekten erfolgt (Grant u. Grant, 1965), ist zu vermuten, daß in der Regel Pollen der zuvor besuchten Blüte auf die Narbe gelangt. Damit wären die Pflanzen, die aus zwei bzw. drei Samen einer Kapsel entstanden sind, mit großer Wahrscheinlichkeit eher Vollgeschwister als Halbgeschwister. Weiterhin ist anzunehmen, daß das Insekt nicht nur eine Blüte, sondern mehrere an der gleichen Pflanze besucht. Hieraus kann der Schluß gezogen werden, daß die Polycross-Nachkommenschaft einer Pflanze nicht nur aus Halbgeschwistern, sondern neben diesen auch noch aus Vollgeschwistern besteht.

Der aus Halbgeschwisterkorrelationen errechnete Korrelationskoeffizient  $r'$  umfaßt  $\frac{1}{4}$  der additiv genetischen Varianz, daher ist  $H_{HG} = 4r'$ . Bei der Berechnung mit Vollgeschwistern dagegen enthält  $r'$  neben  $\frac{1}{2}$  der additiv genetischen Varianz noch  $\frac{1}{4}$  der Dominanzvarianz (Falconer, 1962). Würde man also eine Nachkommenschaft, die sowohl aus Halbgeschwistern als auch aus Vollgeschwistern besteht, unkorrekterweise als Halbgeschwisterfamilie betrachten, so müßte der mit dem Intraklass-Korrelationskoeffizienten errechnete Wert für  $H$  viel zu groß ausfallen. Die für das Jahr 1966 berechneten Werte zeigen gegenüber den mit Eltern-Nachkommenregressionen berechneten Werten eine wesentliche Erhöhung und übersteigen in einem Falle sogar 1,0. Hieraus kann geschlossen werden, daß die Nachkommenschaften der einzelnen Klone zum Teil Vollgeschwister enthalten. Geschwisteranalysen zur Be-

Tabelle 3. Erblichkeit  $H$  (%)

		im engeren Sinne				im weiteren Sinne <sup>4</sup>				Methode Sakai u. Hatakeyama
		ENR		HG-Korrelationen	aus Varianzkomponenten errechnet s. S. 133			1966		
		23 Elternklone <sup>1</sup>	8 E-Klone <sup>2</sup> s. S. 133		1966	1967	1966/67		1963/64 <sup>3</sup>	
		1966	1967	1966	1966	1967	1966/67	1963/64 <sup>3</sup>	1966	
Blühbeginn	I	39 ± 10	43 ± 10	54 ± 11	88	90	88	86	91	99
Höhe	II	70 ± 10	65 ± 10	36 ± 14	53	90	89	88	89	47
Blattzahl	III	48 ± 10	53 ± 10	52 ± 25	104	80	88	85	82	96
Blütenstandslänge	IV	31 ± 11	32 ± 11	34 ± 12	56	72	84	80	77	97
Verzweigung	V	38 ± 11	29 ± 10	52 ± 15	56	64	82	74	74	98
Internodienlänge	VI	35 ± 11	23 ± 11	20 ± 11	56	73	74	82	64	98

<sup>1</sup> Alle  $H$ -Werte sind signifikant.

<sup>2</sup>  $Y$ -Werte sind Mittelwerte aus jeweils 5 Nachkommenschaften.

<sup>3</sup> Horn, 1966a.

<sup>4</sup> Werte aus Verrechnung als Blockanlage.

Tabelle 4. Varianztabelle — Merkmal Verzweigung — Versuch 1966/67

Varianzursache	SQ	FG	MQ
Gesamt	2349	275	
Orte	70	1	70,0 <sup>++</sup>
Jahre	27	1	27,0 <sup>+</sup>
Wiederholungen	82	8	10,3 <sup>+</sup>
Orte/Jahre	139	1	139,0 <sup>++</sup>
Prüfglieder	904	22	41,1 <sup>++</sup>
Prüfgl./Orte	185	22	8,4 <sup>+</sup>
Prüfgl./Jahre	101	22	4,6
Prüfgl./Orte/Jahre	76	22	3,4
Fehler	765	176	4,3

$$s_{P_{OJ}}^2 = \frac{3,44 - 4,34}{3} = 0$$

$$s_{P_O}^2 = \frac{8,41 - 3,44}{6} = 0,83$$

$$s_{P_J}^2 = \frac{4,58 - 3,44}{6} = 0,19$$

$$s_P^2 = \frac{41,10 - 8,41 - 4,58 + 3,44}{12} = 2,53$$

$$H = \frac{2,53}{2,53 + \frac{4,34}{12} + \frac{0,83}{2} + \frac{0,19}{2}} = 0,74$$

stimmung von *H* im engeren Sinne sind demzufolge bei Insektenblütlern nur dann sinnvoll, wenn die benutzten Nachkommenschaften aus gezielten Kreuzungen hervorgegangen sind. Nur dann können Verfälschungen, wie oben beschrieben, vermieden werden.

Die Erblichkeit im weiteren Sinne wurde mit Hilfe von Varianzkomponenten geschätzt. Die Berechnungsweise wird in Tab. 4 am Beispiel des Merkmals Verzweigung für den Versuch 1966/67 gezeigt.

Ein Vergleich der Erblichkeitswerte im weiteren Sinne zeigt über alle drei Versuche gute Übereinstimmung. Demnach könnten schon einjährige Versuche gute Anhaltspunkte über die Erfolgsaussichten einer Selektion geben, denn Genotyp-Jahres-Interaktionen spielen beim untersuchten Material offenbar keine Rolle. Alle Werte liegen relativ hoch, und damit wird die Selektion auf diese Merkmale in den durch vegetative Vermehrung erhaltenen Nachkommenschaften schnellen Erfolg zeitigen.

Daß alle Werte für die Erblichkeit im weiteren Sinne größer sind als die entsprechenden Werte für die Erblichkeit im engeren Sinne, liegt in der Definition der Begriffe und mußte erwartet werden.

Bei einer Verwendung von *H<sub>w</sub>* zur Schätzung des Selektionsverlaufs nach Kreuzung muß demnach berücksichtigt werden, daß der Anteil von *H<sub>e</sub>* an *H<sub>w</sub>* im Durchschnitt  $\frac{1}{2} - \frac{2}{3}$  ausmacht.

Eine Analyse der auf verschiedene Weise geschätzten *H*-Werte zeigt, daß die Merkmale I—III sämtlich über eine relativ hohe Erblichkeit verfügen. Sie stehen in fast allen Fällen an der Spitze der Rangordnung. Umgekehrt weisen die drei in der Tabelle

letzten genannten Eigenschaften zumeist eine wesentlich geringere Erblichkeit auf; sie stehen an den beiden letzten Plätzen der Rangordnung.

Ein Vergleich der Schätzwerte für *H<sub>e</sub>* und *H<sub>w</sub>* macht eine verhältnismäßig befriedigende Übereinstimmung deutlich. Eigenschaften, für die ein hoher *H<sub>e</sub>*-Wert ermittelt wurde, besitzen in der Regel auch einen ähnlichen *H<sub>w</sub>*-Wert. Es liegt in der Natur der hier verwendeten Schätzverfahren und z. T. auch an gewissen Mängeln unseres Versuchsmaterials, daß diese Übereinstimmung nicht perfekt ist. Wir glauben aber, daß die beobachteten Parallelen zwischen beiden Werten ausreichen, um die Frage nach dem Sinn der Ermittlung von *H<sub>w</sub>*-Werten aus Klonen anstelle der aus EN-Beziehungen positiv beantworten zu können. Das ist für eine effizientere Züchtungsmethodik bei Pflanzen mit mehrjähriger Generationsdauer ein überaus wichtiger Befund. Ein Vergleich der Tabellen 1 und 3 bestätigt im übrigen den Befund, daß die phänotypische Korrelation meistens um so stärker durch die genotypische bestimmt ist, je größer die Erblichkeit ist (Barthelmeß, 1964).

Für eine Population von 480 dreijährigen Sämlingspflanzen aus einem Polycross wurde die Erblichkeit im weiteren Sinne nach der unter Methoden besprochenen Weise von Sakai und Hatakeyama (1963) berechnet.

Für das Merkmal Pflanzenhöhe und die Varianzursache „zwischen Parzellen“ ergibt sich folgende Varianztabelle:

Tabelle 5. Varianztabelle — Merkmal Pflanzenhöhe — Varianzursache: zwischen Parzellen

Parzellen- größe	P. Form	SQ	FG	MQ	$\bar{X} - MQ$
1	1 × 1	68540,0	479	143,09	143,09
2	2 × 1	39822,5	239	166,62	170,33
	1 × 2	41597,5		174,05	
3	3 × 1	29606,7	159	186,21	189,06
	1 × 3	29521,3		185,67	
	2 + 1	31050,7		195,29	
4	4 × 1	24535,2	119	206,18	205,62
	1 × 4	24285,8		204,08	
	2 × 2	24584,7		206,59	
	5 × 1	20726,0		218,17	
5	1 × 5	19380,8		204,01	
6	6 × 1	20605,1	79	260,82	237,15
	1 × 6	17509,8		221,64	
	3 × 2	18089,8		228,98	
8	8 × 1	15973,3	59	270,73	257,41
	1 × 8	14401,6		244,10	
10	10 × 1	13290,5	47	282,78	284,57
	1 × 10	13458,9		286,36	
12	12 × 1	12545,1	39	321,67	291,98
	3 × 4	8452,1		216,72	
	6 × 2	13164,4		337,55	

Alle weiteren Berechnungen werden mit Durchschnitts- $MQ$ -Werten durchgeführt.

Die für die sechs Merkmale ermittelten Erblichkeitswerte sind in Tabelle 3 enthalten.

Obwohl auch schon die aus Varianzkomponenten errechneten Werte für die Erblichkeit im weiteren Sinne relativ hoch waren, erscheinen die mit dieser Methode ermittelten Werte extrem überhöht. Sie liegen mit Ausnahme des Merkmals Pflanzenhöhe für alle anderen Merkmale dicht bei 1,00. Es erscheint uns daher ratsam, sofern  $H_w$  auch aus Klon-Versuchen ermittelt werden kann, diese Methoden anzuwenden, zumal die von Sakai und Hatakeyama (1963) vorgeschlagene Berechnungsweise überaus aufwendig ist.

Die vorgetragenen Untersuchungsergebnisse erlauben die Beantwortung einiger für den Züchter wesentlicher Fragen. Generell ist eine züchterische Bearbeitung wegen der Größe der genotypischen Varianzen erfolgversprechend. Für die züchterische Bearbeitung von Pflanzen mit langer Generationsdauer ist besonders wichtig, daß einjährige, an mehreren Orten durchgeführte Klon-Versuche zur Schätzung von Varianzkomponenten und der Erblichkeit  $H_w$  zwar zu einer erheblichen Überschätzung der für Selektionsexperimente in und zwischen Nachkommenschaften verwertbaren Erblichkeit führen, aber doch infolge der unveränderten Rangordnung brauchbare Schätzwerte liefern. Das bedeutet eine wesentliche Verkürzung des Zuchtzyklus, da die Auswahl von Elternpopulationen zur Erzeugung der nächsten Generation bereits auf Grund der Leistungen dieser Populationen erfolgen kann, auch ohne daß zuvor Elter-Nachkommenschafts-Beziehungen analysiert werden müßten.

### Zusammenfassung

1. Die vorliegende Arbeit untersucht lineare phänotypische und genotypische Korrelationen, Interaktionen zwischen Genotypen, Orten und Jahren sowie Verfahren zur Schätzung der Erblichkeit  $H$  mit Hilfe von replizierten Klonen, Elter-Nachkommenschaftsregressionen, Halbgeschwister-Korrelationen und Varianzen von Sämlings-Parzellen.

2. Bei 15 Korrelationen zwischen 6 Eigenschaften konnten signifikante phänotypische sowie genotypische Korrelationskoeffizienten gefunden werden. Regelmäßig signifikanten phänotypischen Korrelationen entsprechen in der Regel hohe genotypische; lediglich in zwei der untersuchten Beziehungen wurde bei gleichmäßig fehlender oder von Jahr zu Jahr schwankender phänotypischer Korrelation ein regelmäßig hoher genotypischer Korrelationskoeffizient gefunden. Diese Beziehungen zwischen den einzelnen Eigenschaften sollten eine gleichzeitige Selektion auf gewisse Merkmale ermöglichen. Frühe Blüte ist mit relativ niedrigem Wuchs eng positiv korreliert, nicht

aber mit Eigenschaften des Blütenstandes, so daß eine Frühselektion auf Blütenstandseigenschaften zu Blühbeginn fraglich erscheint.

3. Die Interaktionen zwischen Genotypen und Versuchsorten waren in einjährigen Versuchen an zwei Orten in der Regel nicht, in den mehrjährigen aber regelmäßig signifikant. Die Genotyp/Jahr- sowie die Genotyp/Jahr/Ort-Interaktionen waren in der Regel nicht signifikant.

Weiter wurden Ökovalenzen für alle Prüfglieder ermittelt. Dabei zeigte sich, daß verschiedene Genotypen mit mehreren Eigenschaften gleichsinnig auf die Umwelteinflüsse reagierten. Unterschiede in der Anpassungsfähigkeit an variierende Umweltbedingungen zwischen Genotypen zusammen mit Leistungsmittelwerten ergeben wichtige Hinweise für die Selektion.

4. Die Schätzwerte für die Erblichkeit der untersuchten Merkmale lagen alle relativ hoch, am höchsten waren die für Blütezeit, Pflanzenhöhe und Blattzahl. Die Rangfolge der Erblichkeiten im engeren Sinne stimmte mit der der Erblichkeiten im weiteren Sinne weitgehend überein.

Halbgeschwister-Familien aus Polycross-Anlagen sollten bei insektenbestäubten Fremdbefruchtern wegen des Auftretens von Vollgeschwistern nicht zu einer Analyse von  $HG$ -Korrelationen herangezogen werden.

5. Aus den genannten Ergebnissen wurde geschlossen, daß schon einjährige Versuche an mehreren Versuchsorten mit Klonen brauchbare Erblichkeitsschätzungen ergeben und daß auf die Einbeziehung von Nachkommenschaften bei Pflanzen mit langer Generationsdauer im Interesse einer Verkürzung des Zuchtzyklus verzichtet werden kann.

Wir danken G. Wricke für viele fruchtbare Diskussionen.

Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

### Literatur

- Allard, R. W.: Principles of plant breeding. New York and London: John Wiley & Sons, Inc. 1960.
- Barthelmess, I.: Merkmalskorrelationen und Selektion bei *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Z. Pflanzenzücht. **52**, 273–332 (1964).
- Becker, W. A.: Manual of procedures in quantitative genetics. Wash. State University 1964.
- Cooper, J. P.: Selection and population structure in *Lolium*. IV. Correlated response to selection. Heredity **14**, 229–246 (1960).
- Falconer, D. S.: Introduction to quantitative genetics. Edinburgh and London: Oliver & Boyd 1962.
- Grant, V., Grant, K. A.: Flower pollination in the phlox family. Columbia University Press 1965.
- Hanson, W. D.: Heritability. Aus: Stat. Genetics and Plant Breeding. Nat. Ac. Sci., — Nat. Res. Council, Publ. 982, 125–140 (1963).
- Horn, W.: Zur Schätzung der genotypischen Varianz bei Pflanzen mit mehrjähriger Generationsdauer. Acta Agr. Scand. Suppl. **16**, 91–97 (1966a).
- Horn, W.: Polycross-progeny of insect-pollinated plants. Proc. 17th Intern. Hort. Congr. I, 214 (1966b).
- Horn, W., Wricke, G.: Zur Schätzung der Erblichkeit des Zwiebel-

- ertrages bei Tulpen. Z. Pflanzenzücht. **52**, 139–149 (1964). — 11. Liang, G. H. L., Heyne, E. G., Walter, T. L.: Estimates of variety  $\times$  environmental interactions in yield test of 3 small grains. Crop Sc. **6**, 135–139 (1966). — 12. Miller, P. A., Robinson, H. F., Pope, O. A.: Cotton variety testing: Additional information on variety  $\times$  environment interactions. Crop Sc. **2**, 349–352 (1962). — 13. Morgner, F.: Genetische Parameter bei *Phlox paniculata* L. Dissertation Techn. Universität Hannover 1968. — 14. Newell, L. C., Eberhart, S. A.: Clone and progeny evaluation in the improvement of Switchgrass (*Panicum virgatum* L.). Crop Sc. **1**, 117–121 (1961). — 15. Rundfeldt, H.: Über die Vorteile einer erweiterten Auswertung von Feldversuchen. Arb. DLG, Bd. 44 (Moderne Methoden der Pflanzenzüchtung). Frankfurt/Main: DLG Verlag 1957. — 16. Sakai, K. I., Hatakeyama, S.: Estimation of genetic parameters in forest trees without raising progeny. Silvae Gen. **12**, 141–180 (1963). — 17. Strube, H.-G.: Merkmalskorrelationen bei Hybridmais und ihre Bedeutung für die Selektion. Dissertation landw. Hochschule Hohenheim 1967. — 18. Utz, H. F.: Schätzen von Varianzkomponenten in Gitteranlagen. Tagung Deutsche Region, Intern. Biometrische Gesellschaft, 1969. — 19. Wricke, G.: Zur Berechnung der Ökovalenz bei Sommerweizen und Hafer. Z. Pflanzenzücht. **52**, 127–138 (1964).

Eingegangen 12. Februar 1970

Angenommen durch W. Seyffert

Dr. Frieder Morgner  
Hessische Lehr- und Forschungsanstalt für  
Grünlandwirtschaft und Futterbau  
643 Bad Hersfeld-Eichhof (BRD)

Prof. Dr. Wolfgang Horn  
Institut für Angewandte Genetik  
der Technischen Universität Hannover,  
Herrenhäuser Str. 2  
3 Hannover-Herrenhausen (BRD)