

Die Züchtung von Roggensorten aus Inzuchtlinien

I. Selbstungsanteile in Polycross-Nachkommenschaften

H. H. GEIGER und F. W. SCHNELL

Lehrstuhl für angewandte Genetik und Pflanzenzüchtung der Universität Hohenheim,
Stuttgart-Hohenheim (BRD)

Breeding Rye Varieties from Inbred Lines

I. Selfing-Proportions in Polycross Progenies

Summary. Proportions of polycross seed resulting from self-fertilization ("selfing-proportions" in short) were ascertained in homozygous inbred lines of rye (*Secale cereale* L.). The proportions could be determined in polycross progenies by visually recognizable differences between inbred and hybrid plants. The influence of genetic and environmental factors on the variability of the selfing-proportions was investigated.

Polycross nurseries were planted in 1960 and 1961 at Scharnhorst, and in 1966 through 1968 at Hohenheim. Selfing-proportions were determined in 1961, 1962 and 1967 to 1969, respectively. Mean values varied among 41 lines from 4.3% to 85.9%, and among years from 34.93% to 56.37%, with an overall mean of 46.45%. Estimates of variance components showed 57.31% of the phenotypic variance to be caused by genetic effects, and only 16.00% by genotype-environment interactions. No significant variation was found between mean selfing-proportions of lines from different varietal sources. Polycross blocks with 4 plants per plot exhibited slightly higher selfing-proportions than blocks with 1 plant per plot.

The findings are discussed as to various possible explanations, and with special regard to their bearing on the evaluation of combining ability and on establishing synthetic varieties.

Einleitung

Inzuchtlinien allogamer Pflanzenarten können zur Entwicklung von sehr verschiedenartigen Sortenstrukturen benutzt werden, nämlich von Selbstungs-, Panmixie- und Hybridsorten (Bezeichnung der Sortenstrukturen nach Schnell, 1969). Der Versuch, bei Roggen *Selbstungssorten* zu entwickeln (Krasniuk, 1935; Ossent, 1938), kann heute nicht mehr als erfolgversprechend betrachtet werden. Wie auch bei anderen fremdbefruchtenden Nutzpflanzen läßt sich ein Höchstmaß an Leistungsfähigkeit nur durch bestmögliche Nutzung von Heterosiseffekten erzielen. Optimal wäre dies durch die Züchtung von *Hybridsorten* zu erreichen. Bereits Fruwirth (1913), v. Rümker und Leidner (1914), Müntzing (1943) und andere hatten hierauf nachdrücklich hingewiesen, jedoch fehlte bei Roggen bisher — wie z. B. Wricke (1965) feststellt — ein geeignetes Verfahren für die kontrollierte Kreuzung von Erbkomponenten zur Produktion von Hybridsaatgut in kommerziellen Mengen. Der Weg dazu ist neuerdings frei geworden, nachdem auch für Roggen eine durch Wechselwirkungen zwischen cytoplasmatischen und genischen Faktoren verursachte Pollensterilität nachgewiesen werden konnte (Geiger und Schnell, 1970). Weniger Voraussetzungen erfordert die Saatgutproduktion von „synthetischen Sorten“, die als *Panmixiesorten* in ihrer Leistungsfähigkeit ebenfalls Heterosiswir-

kungen ausnutzen (vgl. Hoffmann, 1956), wenn auch nicht in gleichem Maße wie Hybridsorten. Über Erfolge in der Züchtung von synthetischen Roggensorten aus Inzuchtlinien liegen in der Literatur mehrere Berichte vor (Brewbaker, 1926; Peterson, 1934; Grafius, 1951; Arriaga, 1956).

Der Aufbau von Hybrid- und Panmixiesorten aus homozygoten anstatt aus genetisch variablen Erbkomponenten bietet folgende Vorteile:

- a) Eine wiederholte Herstellung des gleichen Zuchtproduktes ist leicht und beliebig oft möglich.
- b) Letalgene und viele Subletalgene werden ausgeschaltet.
- c) Die züchterisch nutzbare Varianz der Kombinationsfähigkeit ist bei homozygoten Linien wesentlich größer als bei wenig oder gar nicht ingezüchteten Formen.

Beim Roggen erschwert dessen hochgradige Selbstinkompatibilität (vgl. Lundqvist, 1956) die Entwicklung von Inzuchtlinien. Durch Selektion auf Selbstfertilität während des Inzuchtprozesses (Peterson, 1934; Ossent, 1938; v. Mengersen, 1951) oder durch die Übertragung von Selbstfertilitätsgenen in die Ausgangspopulationen (Kuckuck und Peters, 1967; Wricke, 1969) können jedoch Linien mit befriedigender Selbstfertilität geschaffen werden.

Für den Aufbau einer Hybrid- oder synthetischen Sorte sind solche Inzuchtlinien auszuwählen, die zu-

vorin Testkreuzungsprüfungen eine überdurchschnittliche Kombinationsfähigkeit erwiesen haben. Das Saatgut der Testkreuzungen läßt sich bei Roggen unter vertretbarem Arbeitsaufwand nur gewinnen, indem man Pflanzen der zu prüfenden Linie zusammen mit einer Überzahl von Pollenspenderpflanzen — z. B. in Topcross- oder Polycross-Isolierzellen — frei abblühen läßt. Ein gewisser Anteil des Testsaatgutes kann dabei durch Selbstbefruchtungen entstehen (Ferwerda, 1951; Walther, 1960). Diese — nachfolgend kurz als „Selbstungsanteil“ bezeichnete — Eigenschaft des Testsaatgutes kann unter Umständen die Aussagekraft der damit durchgeführten Leistungsprüfungen erheblich beeinträchtigen.

Die vorliegende Arbeit berichtet über die Selbstungsanteile von homozygoten Roggen-Inzuchtlinien, die zur Herstellung von Testkreuzungen in Polycross-Isolierparzellen angebaut waren. In einem weiteren Beitrag sollen die Beziehungen zwischen den Selbstungsanteilen dieser Linien und den Leistungen ihrer Polycross-Nachkommenschaften behandelt werden.

Material und Methoden

Für die vorliegende Untersuchung wurden 100 Winterroggen-Inzuchtlinien aus dem Sortiment des Max-Planck-Institutes für Züchtungsforschung benutzt (vgl. v. Mensgersen, 1951 und Schnell, 1959). Die Linien, die sich zu Beginn der Experimente in der 6. bis 13. Selbstungsgeneration befanden, stammen aus folgenden europäischen Sorten:

Ausgangsorte	Anzahl Inzuchtlinien
1 Petkuser Normalstroh	44
2 Petkuser Kurzstroh	11
3 Brandts Marien	17
4 Heines Hellkorn	7
5 Marchfelder	2
6 Marienhofer	3
7 Königsroggen	3
8 Stahlroggen	1
9 Svalöf 0801	6
10 Nicht näher bekannte schwedische Herkünfte	6
	100

Durchweg handelt es sich um Formen, die ohne wesentliche Schwierigkeiten durch Selbstung unter Pergamintüten vermehrt werden können. Es ist daher anzunehmen, daß der Selbstinkompatibilitätsmechanismus des Roggens seine Funktion bei diesen Linien verloren hat, vermutlich durch einen in homozygoter Form vorliegenden Selbstfertilitätsfaktor (vgl. Wricke, 1969). Als Folge der langjährigen Inzucht sind die Linien in ihrer Wüchsigkeit und Fertilität erheblich geschwächt. Die weitgehende Homozygotie des Materials manifestiert sich in phänotypischer *Uniformität innerhalb* der einzelnen Linien und läßt die *Variabilität zwischen* den Linien deutlich hervortreten.

Die Experimente wurden von 1960 bis 1962 in Scharnhorst an der Zweigstelle des Max-Planck-Institutes für Züchtungsforschung und von 1966 bis 1969 in Hohenheim am ehemaligen Institut für Pflanzenzüchtung mit Landes-

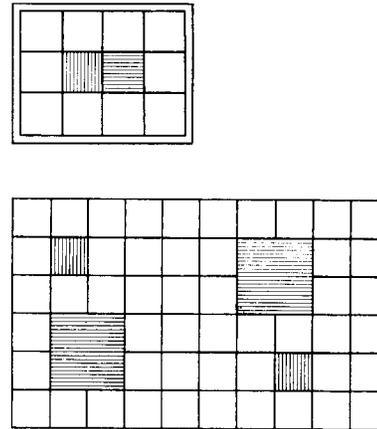


Abb. 1. Relative Größe und Anordnung der Wiederholungen für die Polycross-Isolierparzellen der Jahre 1960 (oben) und 1966 (unten). Aus den senkrecht und waagrecht schraffierten Wiederholungen stammt das Saatgut für die A- bzw. B-Parzellen der Bestäubungskontrollversuche

saatzuchtanstalt durchgeführt*. In jedem der Jahre 1960, 1961, 1966, 1967 und 1968 wurde eine Polycross-Isolierparzelle angelegt, deren Pflanzen offen abblühten. Das so produzierte Polycross-Saatgut der Linien wurde in dem jeweils folgenden Jahr in Leistungsprüfungen angebaut, über die an anderer Stelle berichtet werden soll. Ein kleinerer Teil des Saatgutes wurde gleichzeitig, d. h. 1961 und 1962 in Scharnhorst und 1967, 1968 und 1969 in Hohenheim, zur Ermittlung der Selbstungsanteile ausgelegt. Diese Experimente seien im folgenden als „Bestäubungskontrollversuche“ bezeichnet.

In Scharnhorst wurden alle Versuche einzelkornweise unmittelbar ins Freiland ausgesät und nach dem Auflaufen auf die vorgesehene Dichte von 20–30 Pflanzen/m² vereinzelt. In Hohenheim kam diese Technik nur beim Bestäubungskontrollversuch des Jahres 1967 zur Anwendung. Für alle übrigen Versuche wurde hier im Gewächshaus ausgesät und etwa 2 bis 3 Wochen nach dem Auflaufen ins Freiland pikiert.

Allgemeine Angaben über die einzelnen Polycross-Isolierparzellen sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Dazu veranschaulicht Abbildung 1 die relative Größe und Anordnung der Wiederholungen für die Parzellen der Jahre 1960 und 1966. Die Polycrossanlagen der Jahre 1961 und 1967 entsprachen denen der Jahre 1960 bzw. 1966, jedoch waren die Wiederholungen wegen der geringeren Linienzahlen (siehe Tabelle 1) etwas kleiner. Im Jahre 1968 bestand die Polycross-Isolierparzelle aus einem Rechteck von 4 × 5 Wiederholungen. Die Form der Teilstücke war in allen Jahren quadratisch.

In den Bestäubungskontrollversuchen wurden von jeder Polycross-Nachkommenschaft in 1,20 m breiten Beeten zwei fünfzeilige Parzellen (A- bzw. B-Parzelle) angebaut, zwischen die jeweils eine zweireihige Parzelle mit Selbstungspflanzen der betreffenden Mutterlinie eingeschoben wurde. Das Saatgut für die A- und B-Parzellen stammte in allen Versuchen außer denen des Jahres 1969 aus verschiedenen Polycross-Wiederholungen. Diese sind in Abbildung 1 durch senkrechte (A-Parzelle) bzw. waagrechte (B-Parzelle) Schraffur gekennzeichnet. Im Jahre 1967

* Wir danken dem Direktor des Max-Planck-Institutes für Züchtungsforschung, Herrn Prof. Dr. J. Straub, für die großzügige Überlassung des Materials, die uns die Weiterführung und abschließende Auswertung der Untersuchungen ermöglichte.

Tabelle 1. Allgemeine Angaben zu den Polycross-Isolierparzellen in den Jahren 1960–61 und 1966–68

Jahr	Anzahl Wiederholungen	Anzahl Linien	Pflanzenzahl je Teilstück	Teilst.-größe in m ²	Größe der Isolierparz. mit Rand in m ²
1960	12	121 ⁺	1	0,04	71
1961	12	100	1	0,04	60
1966	52*	93 ⁺⁺	1	0,04	240
	2		4	0,16	
1967	52*	90	1	0,04	216
	2		4	0,16	
1968	20	90	4	0,25	450

* Nach der Pflanzenzahl je Teilstück sind zwei Wiederholungstypen zu unterscheiden (siehe Text und Abb. 1 unten).
 + Nur 100 Linien wurden geerntet und für die Experimente der nächsten Jahre vorgesehen. ++ Wegen schlechter Keimfähigkeit waren 7 von 100 vorgesehenen Linien ausgefallen. Die dafür eingepflanzten Teilstücke wurden zufallsgemäß mit Pflanzen der 93 verbliebenen Linien besetzt.

und 1968 wurden Saatgutmischungen aus den jeweils gleichartig schraffierten Wiederholungen verwendet. Im Jahre 1969 kamen Saatgutmischungen aus allen Polycross-Wiederholungen zum Anbau.

In der Zeit zwischen Ährenschieben und Blüte wurden die Nachkommen visuell nach Selbstungs- und Kreuzungspflanzen klassifiziert. In dieser Entwicklungsperiode treten die morphologischen und Wüchsigkeitsunterschiede zwischen den Linien- und Hybridpflanzen meist deutlich hervor. Gelegentlich war die endgültige Einstufung einer Pflanze erst zur Zeit der Reife unter zusätzlicher Berücksichtigung von Ähren- und Samenmerkmalen möglich. Die in den zweireihigen Parzellen angebauten Pflanzen der Mutterlinie erleichterten das Erkennen und Überprüfen von Selbstungsnachkommen in den A- und B-Parzellen.

Die fünf Bestäubungskontrollversuche wurden sowohl einzeln als auch zusammenfassend analysiert. In den Einzelanalysen wurden alle diejenigen Nachkommenschaften ausgewertet, bei denen in der A- und B-Parzelle je mindestens 15 Pflanzen vorhanden waren. Bedingt durch Saatgutmangel, geringe Keimfähigkeit und schlechten Aufgang wurden diese Zahlen von einigen Linien nicht erreicht. Die Anzahl und durchschnittliche Größe der in den Einzelanalysen ausgewerteten Nachkommenschaften betragen:

Jahr	Anzahl Nachkommenschaften	Durchschnittliche Pflanzenzahl je Nachkommenschaft
1961	51	61,7
1962	75	74,1
1967	76	55,6
1968	78	54,4
1969	80	48,7

In den Varianzanalysen der Einzelversuche wurden auf Parzellenbasis ermittelte prozentuale Selbstungsanteile verrechnet. Eine Transformation der Daten erschien nicht notwendig, nachdem die Testmaßzahlen für Schiefe und Exzeß sich in keinem der Versuche als signifikant erwiesen hatten. In den Jahren 1961, 1962 und 1969 wurden die Kontraste zwischen den A- und B-Parzellen nur zur Berechnung der Fehlervarianz („Rest“) benutzt. Dagegen erfolgte in den Jahren 1967 und 1968 eine zweifache Klassifizierung der Daten, weil hier das Saatgut für

die A- und B-Parzellen aus Polycross-Wiederholungen mit 1 bzw. 4 Pflanzen je Teilstück stammte (s. Tabelle 1). Daher trugen in diesen Jahren zur Restvarianz Interaktionseffekte der Nachkommenschaften mit den Teilstückgrößen zusätzlich bei. Schließlich wurden nach der Sortenherkunft der Linien fünf Nachkommenschaftsgruppen (Ausgangssorten 1, 2, 3, 4–6 und 7–10; siehe Seite 306) gebildet. Das erlaubte in jeder der Einzelanalysen eine entsprechende Unterteilung der Summe der Abweichungsquadrate für Nachkommenschaften.

In die zusammenfassende Analyse wurden nur solche Nachkommenschaften einbezogen, die in jedem der Bestäubungskontrollversuche mit mindestens 30 Pflanzen vertreten waren. Dadurch reduzierte sich die Anzahl der beteiligten Linien auf 41.

Der Varianzanalyse wurde folgendes Modell zugrunde gelegt:

$$x_{ij} = \mu + g_i + u_j + (gu)_{ij} + \sum_k e_{ijk}/2$$

Darin ist

- x_{ij} der über die A- und B-Parzelle gemittelte Selbstungsanteil in der i-ten Nachkommenschaft des j-ten Bestäubungskontrollversuches,
- μ der allgemeine Mittelwert,
- g_i der Effekt der i-ten Nachkommenschaft,
- u_j der Effekt der j-ten (Makro-)Umwelt,
- $(gu)_{ij}$ der Effekt der Interaktion der i-ten Nachkommenschaft mit der j-ten Umwelt,
- e_{ijk} die Fehlerabweichung der k-ten Parzelle der i-ten Nachkommenschaft im j-ten Bestäubungskontrollversuch (wobei $k = A$ oder B).

Alle rechtsseitigen Glieder des Modells außer μ wurden als unkorrelierte, normalverteilte Zufallsvariable mit den Mittelwerten Null und den Varianzen σ_g^2 , σ_u^2 , σ_{gu}^2 und σ^2 angenommen.

Die zusammenfassende Varianzanalyse hat nachstehende Form (FG = Freiheitsgrade, MQ = Mittleres Abweichungsquadrat):

Ursache	FG*	Erwartungswerte der MQ
Umwelten (Jahre)	$Q - 1$	$\sigma^2/2 + \sigma_{gu}^2 + N\sigma_u^2$
Nachkommenschaften	$N - 1$	$\sigma^2/2 + \sigma_{gu}^2 + Q\sigma_g^2$
Nachsch. \times Umwelten	$(N - 1)(Q - 1)$	$\sigma^2/2 + \sigma_{gu}^2$
Zusammengef. Fehler	$\sum_j n_j$	$\sigma^2/2$

* Q = Anzahl Umwelten, N = Anzahl Nachkommenschaften, n_j = „Rest“-Freiheitsgrade in der Varianzanalyse des j-ten Bestäubungskontrollversuches.

Bei der Durchführung der Varianzanalyse wurde von dem vorstehenden Modell geringfügig abgewichen, indem die x_{ij} -Werte nicht als arithmetisches Mittel aus den für die A- und B-Parzellen gefundenen Selbstungsanteilen berechnet wurden, sondern als Quotient aus der über beide Parzellen summierten Anzahl Selbstungspflanzen und der Gesamtpflanzenzahl. Diese Methode berücksichtigt die unterschiedlichen Stichprobenfehler bei ungleicher Nachkommenschaftszahl je Parzelle und schien uns daher eine größere Genauigkeit der MQ's zu gewährleisten. Letzteres gilt allerdings nicht für die Fehlervarianz, in der die Restvarianzen der Einzelanalysen zusammengefaßt wurden.

Aus den MQ's wurden Schätzwerte für die Varianzkomponenten und die Standardabweichungen der Schätzwerte in der üblichen Weise (s. z. B. Crump, 1951) berechnet. Dabei wurde in Kauf genommen, daß die oben erläuterte Abweichung vom Modell u. U. zu einer Unterschätzung der Interaktionskomponente σ_{gu}^2 führen würde.

Ergebnisse

Die Mittelwerte und Variationsbreiten der Selbstungsanteile des in Einzelanalysen ausgewerteten Materials sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Sie zeigt, daß erhebliche Unterschiede zwischen den mittleren Linienanteilen der einzelnen Jahre auftreten. Der höchste Mittelwert betrug 52,28% (1961), der niedrigste 33,49% (1967). In den Jahren 1967 und 1968 liegen die Mittelwerte der B-Parzellen erwartungsgemäß über denen der A-Parzellen, und zwar in beiden Jahren um etwa den gleichen Betrag. Die von Jahr zu Jahr ziemlich konsistenten Variationsbreiten demonstrieren die großen Schwankungen der Selbstungsanteile zwischen den Linien.

Tabelle 2. Mittelwerte und Variationsbreiten der Selbstungsanteile (%) des in den Einzelanalysen ausgewerteten Materials

Jahr	Mittelwert	Variationsbreite*	
		Minimum	Maximum
1961	52,28	1,7	94,1
1962	45,44	3,6	95,8
1967	A-Parz.	0	83
	B-Parz.	0	86
	Total	0	79,3
1968	A-Parz.	0	96
	B-Parz.	0	96
	Total	1,7	90,7
1969	52,16	0	94,4

* Zusammengefaßt über die A- und B-Parzellen außer in den entsprechend gekennzeichneten Zeilen der Jahre 1967 und 1968.

Die Varianzanalysen für die Selbstungsanteile in den einzelnen Bestäubungskontrollversuchen sind in Tabelle 3 gegeben. Die Varianz zwischen den Nachkommenschaften ist in allen Jahren hochsignifikant. Dagegen ist das MQ „Zwischen Populationen“ in keinem der Versuche signifikant größer als das MQ „Innerhalb Populationen“. Besondere Effekte der Ausgangssorten üben demnach keinen wesentlichen Einfluß auf die Selbstungsanteile der Linien aus. Auch die in Tabelle 2 gegebene Differenz zwischen den Selbstungsanteilen von Nachkommenschaften aus Polycross-Wiederholungen mit 1 und 4 Pflanzen je Teilstück (A- vs. B-Parzellen) überschreitet weder 1967 noch 1968 die Signifikanzschwelle von $P = 0,05$. Das kleinste MQ „Rest“ finden wir erwartungsgemäß im Jahre 1969, da in diesem Jahr keine Effekte der speziellen Umgebung der Mutterpflanzen im Polycross zur Restvarianz beitragen.

In Tabelle 4 sind die zusammenfassend verrechneten Selbstungsanteile (x_{ij} -Werte) aufgeführt, und zwar geordnet nach den Mittelwerten der Linien.

Die Aufstellung zeigt, daß die Linien nicht nur hinsichtlich ihrer Mittelwerte, sondern auch in ihren Reaktionen gegenüber Umweltschwankungen variieren. Zum Beispiel finden wir in den 5 Jahren für einige Formen (Nr. 80, 61, 23, 60 und 25) sehr konsistente, für andere (Nr. 62, 82, 43, 94 und 39) dagegen stark divergierende Selbstungsanteile. Manche Linien (Nr. 64, 2, 94 und 56) zeigten in Scharnhorst erheblich höhere Werte als in Hohenheim, während für zwei Formen (Nr. 86 und 89) das Gegenteil zutrifft. Ferner ist aus Tabelle 4 ersichtlich, daß sich die Jahresmittelwerte in der Größe weitgehend und in der Rangfolge völlig mit den in Tabelle 2 für die Einzelanalysen gegebenen Werten decken. Auch die dort aufgeführten Minimum- und Maximumwerte stimmen mit denen in Tabelle 4 gut überein. Demnach können die 41 zusammenfassend analysierten Linien als repräsentative Stichprobe aus den 100 beteiligten Linien betrachtet werden.

Tabelle 5 zeigt die Ergebnisse der zusammenfassenden Varianzanalyse und die daraus berechneten Schätzwerte der Varianzkomponenten σ_g^2 , σ_u^2 , σ_{gu}^2 und σ^2 . Die MQ's für „Nachkommenschaften“, „Umwelten“ und „Nachkommenschaften \times Umwelten“ sind hochsignifikant. Allerdings tragen die einzelnen Faktoren in sehr unterschiedlichem Maße zur Gesamtvariation bei: Die Schätzwerte der Varianzkomponenten ergeben, daß die Variabilität in erster Linie durch Unterschiede zwischen den Nachkommenschaften, d. h. genetisch, bedingt ist. Im Vergleich dazu sind die durch Umweltschwankungen und durch Interaktionen zwischen den Nachkommenschaften

Tabelle 3. Varianzanalysen der Selbstungsanteile (%) für die Einzelversuche in den Jahren 1961–62 und 1967–69

Ursache	1961		1962		1969	
	FG	MQ	FG	MQ	FG	MQ
Nachkommenschaften	50	1163,56**	74	1285,52**	79	1278,89**
Zwischen Popul.	4	1873,69	4	1278,60	4	2305,47
Innerhalb Pop.	46	1101,81**	70	1285,92**	75	1224,14**
Rest	51	172,43	75	147,57	80	87,82

Ursache	1967		1968	
	FG	MQ	FG	MQ
Nachkommenschaften	75	754,61**	77	1129,18**
Zwischen Popul.	4	1056,39	4	2200,00
Innerhalb Pop.	71	737,61**	73	1070,45**
A- vs. B-Parzellen	1	441,22	1	488,31
Rest	75	124,69	77	141,22

** Signifikant für $P = 0,01$ (F -Test; das MQ „Zwischen Populationen“ wurde gegen das MQ „Innerhalb Populationen“ getestet, alle übrigen MQ's gegen das MQ „Rest“).

Tabelle 4. Selbstungsanteile für 41 zusammenfassend analysierte Linien in den Bestäubungskontrollversuchen der Jahre 1961–62 und 1967–69, geordnet nach den Mittelwerten der Linien

Nr. der Linie	Selbstungsanteile in %					Mittelwert
	Scharnhorst		Hohenhelm			
	1961	1962	1967	1968	1969	
80	4,8	6,0	5,3	1,7	3,7	4,30
61	17,1	9,5	0	11,7	0	7,66
64	35,4	43,4	10,7	5,1	1,8	19,28
86	7,2	7,1	11,9	45,8	29,1	20,22
29	44,9	17,1	1,8	21,4	20,4	21,12
31	22,9	15,7	21,7	36,2	12,5	21,80
78	26,1	26,5	6,8	22,0	36,5	23,58
89	14,3	13,1	26,4	21,1	46,9	24,36
97	16,9	3,6	41,4	41,2	25,0	25,62
62	69,7	25,0	11,7	9,4	17,6	26,68
30	46,4	36,9	20,0	17,9	25,4	29,32
82	61,0	22,6	9,6	22,2	37,0	30,48
17	34,3	53,3	40,0	10,9	32,0	34,10
87	20,4	45,5	14,3	57,9	44,9	36,60
22	51,6	25,0	32,0	42,1	32,7	36,68
43	66,7	15,5	31,7	40,7	29,5	36,82
96	80,0	30,1	26,3	33,3	33,3	40,60
1	55,3	48,6	32,2	33,3	54,8	44,84
23	44,1	50,7	44,1	42,9	45,3	45,42
52	66,7	42,9	36,4	29,1	52,0	45,42
32	42,9	67,1	29,4	35,6	58,8	46,76
2	63,2	67,9	25,0	53,3	33,3	48,54
11	69,7	51,8	32,7	36,8	55,8	49,36
68	70,6	22,5	44,1	50,0	59,6	49,36
83	62,7	45,2	30,9	60,4	54,2	50,68
94	61,4	92,9	33,3	17,5	53,7	51,76
85	79,7	62,2	33,8	42,9	62,8	56,28
95	73,5	72,8	37,3	40,0	73,5	59,42
13	68,5	59,4	39,6	58,0	75,0	60,10
79	55,3	70,0	78,0	40,4	61,7	61,08
9	77,3	56,9	46,3	71,9	53,8	61,24
15	69,4	60,7	52,8	41,8	82,8	61,50
39	76,8	52,4	28,1	71,7	86,7	63,14
99	73,3	65,6	48,3	55,6	73,5	63,26
33	69,2	72,6	46,7	61,7	85,7	67,18
56	94,1	91,7	56,9	68,4	64,9	75,20
60	78,0	72,5	72,7	79,7	76,6	75,90
67	81,3	73,5	60,0	77,6	88,1	76,10
40	92,7	82,1	58,2	90,7	89,8	82,70
25	81,5	79,0	79,3	85,5	94,4	83,94
24	84,2	95,8	74,5	86,8	88,2	85,90
Mittelwert	56,37	47,63	34,93	43,22	50,08	46,45

und Umwelten verursachten Varianzanteile wesentlich niedriger. Die genetische Komponente σ_g^2 , die 57,31% der gesamten phänotypischen Varianz beinhaltet, ist über dreimal so groß wie die Interaktionskomponente σ_{gu}^2 und fast siebenmal so groß wie die Umweltkomponente σ_u^2 .

Diskussion

Als mögliche Ursachen für die Schwankungen der Selbstungsanteile zwischen den Inzuchtlinien sind vornehmlich Unterschiede im Blürrhythmus, im Blühtermin und in der Pollenfertilität der Mutterpflanzen zu nennen. Linien, bei denen die Antheren

Tabelle 5. a) Zusammenfassende Varianzanalyse, b) Schätzwerte der Varianzkomponenten σ_g^2 , σ_u^2 , σ_{gu}^2 und σ^2 für die Selbstungsanteile (%) in den Jahren 1961–62 und 1967–69

a) Ursache	FG	MQ
Umwelten (Jahre)	4	2624,13**
Nachkommenschaften	40	2229,40**
Nachk. × Umwelten	160	180,08**
Zusammengef. Fehler	358	65,65

** Signifikant für $P = 0,01$ (F-Test)

b) Varianzkomponente	Schätzwert	
	absolut	relativ
σ_u^2	59,61 ± 36,96	8,33
σ_g^2	409,86 ± 97,38	57,31
σ_{gu}^2	114,43 ± 20,60	16,00
σ^2	131,30 ± 9,79	18,36
		100,00

bereits vor dem Spreizen der Deckspelze befruchtungsfähigen Pollen in die Blüte entlassen, werden einen hohen Selbstungsanteil aufweisen. Das Gegenteil ist zu erwarten, wenn die Antheren erst einige Zeit nach dem Öffnen der Blüte aufplatzen. Ferner werden Linien, die im Vergleich zum übrigen Material extrem früh oder spät blühen, relativ hohe Selbstungsanteile aufzeigen. Schließlich ist anzunehmen, daß Selbstbefruchtungen um so seltener auftreten, je weniger fertilen Pollen die Mutterpflanzen produzieren. Es ist bekannt (Putt, 1954; Sybenga, 1958), daß gerade in dieser Eigenschaft große Schwankungen zwischen homozygoten Inzuchtlinien bestehen. Außer den drei genannten Einflußgrößen könnte man noch Unterschiede in der Selbstfertilität der Linien als mögliche Ursache für die Variation der Selbstungsanteile in Erwägung ziehen. Auf Grund der von Wricke (1969) mitgeteilten Vererbungsstudien und unserer Beobachtungen beim erzwungenen Selbst des Materials dürfte in dieser Hinsicht jedoch nicht mit wesentlichen Schwankungen zu rechnen sein.

Bei der technischen Durchführung eines Polycross ist eine erhebliche Arbeitersparnis und eine bessere Überprüfung der Linienidentität möglich, wenn mehrere Pflanzen je Teilstück angebaut werden. Da die vorliegenden Ergebnisse zeigen, daß die Selbstungsrate bei 4 Pflanzen je Teilstück nur unbedeutend höher als bei 1 Pflanze je Teilstück liegt, wird man zukünftig auf die einfachere Anbaumethode übergehen können.

Der beträchtliche Anteil der genetischen an der phänotypischen Varianz erscheint insofern bemerkenswert, als zur Umweltvarianz σ_u^2 und Genotyp-Umwelt-Interaktionsvarianz σ_{gu}^2 eine Vielzahl von Effekten bzw. Wechselwirkungen beitragen, die durch Schwankungen der Boden- und Klimaverhältnisse

(Scharnhorst, Hohenheim) und der Witterungsbedingungen in den einzelnen Jahren sowie durch Unterschiede in der Anlage der Polycrossparzellen bedingt sind. In die Fehlerkomponente σ^2 gehen ferner Stichprobenfehler, Effekte der Umgebung der Mutterpflanzen in den jeweiligen Polycross-Wiederholungen sowie experimentelle Fehler (Verwechslungen, Saatgutvermischungen etc.) ein.

Ferwerda (1951) ermittelte Selbstungsanteile in *Topcross*- und *Paarkreuzungsnachkommenschaften* einiger schwedischer Roggen-Inzuchtlinien. Seine Ergebnisse zeigten, daß diese Eigenschaft erblich ist und großen Schwankungen von Linie zu Linie unterliegt. Ferwerdas Befunde werden in der vorliegenden Untersuchung für *Polycross*-Nachkommenschaften eines wesentlich umfangreicheren Linienmaterials voll bestätigt. Ferner konnten wir nachweisen, daß keine signifikante Variation zwischen den mittleren Selbstungsanteilen von Linien der verschiedenen Ausgangspopulationen besteht. Darüber hinaus war es möglich, die relative Bedeutung der Jahres- und Ortseinflüsse und — vor allem — der Genotyp-Umwelt-Interaktion abzuschätzen.

Für die Züchtung von Roggensorten aus Inzuchtlinien sind die beschriebenen Experimente in zweifacher Hinsicht bedeutsam:

a) Schätzwerte der Kombinationsfähigkeit als Kriterium für die Linienselektion werden um so geringere Aussagekraft haben, je höher die Selbstungsanteile der Testkreuzungs-Nachkommenschaften liegen, je größer die Varianz dieser Eigenschaft zwischen den Linien ist und je stärker die Leistungen der Inzuchtlinien von denen der Hybriden abweichen und dabei unterschiedliche Rangfolgen ergeben. Unter diesen Gesichtspunkten lassen die vorliegenden Ergebnisse nur eine mehr oder weniger fehlerhafte Schätzung der Kombinationsfähigkeit von Roggenlinien erwarten, solange bei der Herstellung der Testkreuzungen keine kontrollierte Bestäubung realisierbar ist. An anderer Stelle soll untersucht werden, inwieweit die Aussagekraft der Schätzwerte für die Kombinationseignung mit Hilfe von Kovarianzanalysen erhöht werden kann.

b) Der Aufbau einer synthetischen Sorte erfolgt üblicherweise, indem man die selektierten Linien in einer Isolierparzelle randomisiert anbaut (Syn 0), offen abblühen läßt und das so hergestellte Saatgut stufenweise (Syn 1, 2, . . .) weitervermehrt (siehe z. B. Allard, 1960). Offenkundig können die einzelnen Linien bei diesem Verfahren nur dann mit etwa gleichen Anteilen zum Genpool der neuen Population beitragen, wenn ihre Selbstungsanteile wenig voneinander abweichen. Letzteres wird jedoch nach unseren Befunden selten zutreffen. Deshalb ergibt sich für den Züchter die Notwendigkeit, entweder die Linien auf hohe Kombinationsfähigkeit und ausgeglichene Selbstungsanteile zu selektieren, oder aber die Syn 1-Generation durch diallele Kreuzungen (mittels Handkastration) herzustellen. Allerdings könnte

man auch bewußt auf gleichgroße gametische Beiträge aller Erbkomponenten verzichten; in diesem Falle würde die relativ hohe Erblichkeit der Selbstungsneigung gute Aussichten für eine identische Reproduzierbarkeit von solchen nicht-paritätisch aufgebauten synthetischen Sorten bieten.

Frau Borstel und Herrn Schiwitz gilt unser Dank für die verantwortungsvolle technische Durchführung der Versuche in Scharnhorst bzw. Hohenheim.

Zusammenfassung

Die durch Selbstbefruchtung entstandenen Anteile (kurz „Selbstungsanteile“) im *Polycross*-Saatgut von homozygoten Roggen-Inzuchtlinien wurden ermittelt durch visuelle Bestimmung der relativen Häufigkeit von Linienpflanzen in den einzelnen *Polycross*-Nachkommenschaften. Der Einfluß genetischer und umweltbedingter Effekte auf die Variation der Selbstungsanteile wurde untersucht.

In den Jahren 1960 und 1961 wurde in Scharnhorst und von 1966 bis 1968 in Hohenheim je eine *Polycross*-Isolierparzelle angelegt. Die Selbstungsanteile wurden in den jeweils nachfolgenden Jahren bestimmt. Die Mittelwerte von 41 zusammenfassend analysierten Linien schwankten zwischen 4,3% und 85,9% und betragen im Durchschnitt 46,45%. Die Jahresmittelwerte variierten von 34,93% bis 56,37%. Die phänotypische Varianz wurde zu 57,31% durch Unterschiede zwischen den Nachkommenschaften, dagegen nur zu 16,00% durch Genotyp-Umwelt Interaktionen verursacht. Für die mittleren Selbstungsanteile von Linien verschiedener Ausgangssorten wurden keine signifikanten Unterschiede gefunden. Die Selbstungsrate lag bei Anbau von 4 Pflanzen je *Polycross*-Teilstück geringfügig höher als bei Anbau von 1 Pflanze je Teilstück.

In der Diskussion wurden mögliche Ursachen für die unterschiedliche Selbstungsneigung der Linien besprochen und die züchterischen Konsequenzen der Befunde für die Schätzung der Kombinationsfähigkeit und für den Aufbau synthetischer Sorten erörtert.

Literatur

- Allard, R. W.: Principles of plant breeding. New York-London: Wiley 1960. — 2. Arriaga, H. O.: El centeno "Insave F. A.". Híbrido sintético resistente a la toxemia del „pulgón verde de los cereales“. Rev. Fac. Agron. La Plata (3. a época) **32**, 191—209 (1956). — 3. Brewbaker, H. E.: Studies of self-fertilization in rye. Univ. Minn. AES Techn. Bull. **40**, 1—40 (1926). — 4. Crump, S. L.: The present status of variance component analysis. Biometrics **7**, 1—16 (1951). — 5. Ferwerda, F. P.: In-teelt en heterosis bij rogge. Landbouwk. Tijdschr. **63**, 319—330 (1951). — 6. Fruwirth, C.: Geschlechtliche Mischung von Roggenformenkreisen. Z. Pflanzenzücht. **1**, 504—507 (1913). — 7. Geiger, H. H., Schnell, F. W.: Cytoplasmic male sterility in rye (*Secale cereale* L.). Crop Sci. **10** (1970, in press). — 8. Grafius, J. E.: Pierre rye. Bull. S. Dak. Agr. Stat. **406**, 4 (1951). — 9. Hoffmann, W.: Die Grundlagen der Heterosiszüchtung zur Erzeu-

- gung „synthetischer Sorten“. Acta Agron. Scient. Hung. **4**, 181–188 (1956). — 10. Krasniuk, A. A.: Inbreeding in rye and its utilization in practical plant-breeding. Socialist Grain Farming, Saratov (1935); zit. nach Plant Breed. Abstr. **6**, 162 (1936). — 11. Kuckuck, H., Peters, R.: Genetische Untersuchungen über die Selbstfertilität bei *Secale vavilovii* Grossh. und *Secale cereale* L. var. Dakold im Hinblick auf Probleme der Züchtung und der Phylogenie. Z. Pflanzenzücht. **57**, 167–188 (1967). — 12. Lundqvist, A.: Self-incompatibility in rye. I. Genetic control in the diploid. Hereditas **42**, 293–348 (1956). — 13. Matzinger, D. F., Kempthorne, O.: The modified diallel table with partial inbreeding and interactions with environment. Genetics **41**, 822–833 (1956). — 14. Mengersen, F. v.: Die Wirkung der Inzucht auf verschiedene Merkmale beim Roggen (*Secale cereale* L.). Z. Pflanzenzücht. **30**, 218–249 (1951). — 15. Müntzing, A.: Double crosses of inbred rye. Botaniska Notiser 333–345, Lund 1943. — 16. Ossent, H. P.: 10 Jahre Roggenzüchtung in Müncheberg. Züchter **10**, 255–261 (1938). — 17. Peterson, R. F.: Improvement of rye through in breeding. Sci. Agric. **14**, 651–668 (1934). — 18. Putt, E. D.: Cytogenetic studies of sterility in rye. Canad. J. Agric. Sci. **34**, 81–119 (1954). — 19. Rümker, K. v., Leidner, R.: Ein Beitrag zur Frage der Inzucht bei Roggen, Z. Pflanzenzücht. **2**, 429–444 (1914). — 20. Schnell, F. W.: Roggen. In: W. Rudorf (Hrsg.), Dreißig Jahre Züchtungsforschung, S. 135–139. Stuttgart: G. Fischer 1959. — 21. Schnell, F. W.: Leistung und Struktur heutiger Zuchtsorten. Vorträge des 5. Landw. Hochschultages, 56–75, Mainz 1969. — 22. Sybenga, J.: Inbreeding effects in rye. Z. Vererbungsl. **89**, 338–354 (1958). — 23. Walther, F.: Modellversuche zur Erzeugung synthetischer Heterosisorten beim Roggen. Z. Pflanzenzücht. **42**, 11–24 (1960). — 24. Wricke, G.: Beiträge zu einer modernen Züchtungsmethodik bei Roggen. Papers of Intern. Rye Conference, Part I, P. II, Poznań, Poland, 10.–15. 5. 1965. — 25. Wricke, G.: Untersuchungen zur Vererbung der Selbstfertilität beim Roggen (*Secale cereale*). Theor. Appl. Genetics **39**, 371–378 (1969).

Eingegangen 27. Mai 1970

Angenommen durch F. Mechelke

Dr. H. H. Geiger
 Prof. Dr. F. W. Schnell
 Lehrstuhl für angewandte Genetik
 und Pflanzenzüchtung der Universität
 Hohenheim, Postfach 106
 7 Stuttgart-Hohenheim (BRD)