

Angewandt-genetische Studien zur cytoplasmatischen Pollensterilität bei Winterroggen*

H.H. Geiger und K. Morgenstern

Universität Hohenheim, Institut für Pflanzenzüchtung und Populationsgenetik und Landessaatzuchtanstalt, Stuttgart-Hohenheim (BRD)

Applied Genetic Studies on Cytoplasmic Pollen Sterility in Winter Rye

Summary. Restorer test crosses of ten open-pollinated populations to CMS-line L1-P (P = 'Pampa' cytoplasm) in 1973 yielded 28 % male-fertile (mf), 27 % partially male-sterile (pms), and 45 % male-sterile (ms) plants. In 1974, with CMS-tester-linie L3-P, the respective values were 7, 56 and 37 %. Significant differences between populations were found for the ms-proportions only. Averaged over the two tests they ranged from 16 to 57 %.

Tested to L1-P in 1971, 3 homozygous inbred lines were found to be restorers, 38 partial restorers, and 46 nonrestorers. Tested to L3-P in 1974, the respective numbers were 1, 155 and 41 lines. 18 (out of 87) lines were classified in both tests as nonrestorers, but none as a restorer.

Continued search for CMS sources was successful in 15 cases up to 1974. Four forms trace back to the Argentinian cultivar 'Pampa', ten to samples of Persian primitive rye and one to European adapted material.

By means of diallel crosses, six genotypes (single crosses) were combined with three cytoplasm (Pampa-2 and two Persian sources). Three of the genotypes reacted equally with each of the cytoplasm: one as a restorer, one as a partial restorer, and one as a nonrestorer. The remaining combinations displayed pronounced plasmotype/genotype interactions.

Since 1971 an experiment has been in progress: to test the CMS mechanics for large scale hybrid seed production. Throughout, seed setting on the ms mother plants was similar to that on the pollinator plants. Fields were about 3 ha, and seed and pollinator parents were grown in strips 7, 50 m and 2, 50 m broad, respectively.

Zusammenfassung. Restorertestkreuzungen zwischen zehn offenbestäubten Populationen und der CMS-Linie L1-P (P = 'Pampa'-Cytoplasma) wiesen 1973 durchschnittlich 28 % pollenfertile (mf), 27 % partiell pollensterile (pms) und 45 % pollensterile (ms) Pflanzen auf. 1974 in Kreuzung mit der CMS-Linie L3-P ergaben sich demgegenüber Werte von 7, 56 bzw. 37 %. Signifikante Unterschiede zwischen den Populationen bestanden nur für die ms-Anteile. Gemittelt über beide Tests variierten sie zwischen 16 und 57 %. In einem Restorertest mit L1-P erwiesen sich 1971 drei homozygote Inzuchtlinien als Restorer, 38 als partielle Restorer und 46 als Nichtrestorer; 1974 mit dem Tester L3-P waren es dagegen 1, 155 bzw. 41 Linien. 18 (von 87) Linien wurden in beiden Tests als Nichtrestorer eingestuft, keine jedoch als Restorer.

Die fortgesetzte Suche nach CMS-Quellen führte bis 1974 in 15 Fällen zum Erfolg. Vier der Formen gehen auf die argentinische Herkunft Pampa, zehn auf iranischen Primitivroggen und eine auf europäisches Zuchtmaterial zurück.

Durch diallele Kreuzungen wurden 6 Genotypen (Einfachkreuzungen) mit 3 Cytoplasmaformen (Pampa-2 und zwei iranische Quellen) kombiniert. Drei der Genotypen reagierten (1973) mit allen Cytoplasmaformen jeweils in der gleichen Weise, nämlich einer als Restorer, einer als partieller Restorer und einer als Nichtrestorer. In den übrigen Kombinationen traten ausgeprägte Plasmotyp/Genotyp-Interaktionen zutage.

In einem seit 1971 laufenden Experiment zur Erprobung des CMS-Mechanismus für die kommerzielle Hybrid-saatgutproduktion wurde auf den ms-Mutterpflanzen durchweg ein ähnlich hoher Kornansatz wie auf den Bestäuberpflanzen festgestellt. Der Anbau erfolgte streifenweise auf etwa 3 ha großen Schlägen, wobei die Breite der Saatterstreifen 7, 50 m und die der Pollenelsterstreifen 2, 50 m betrug.

Einleitung und Literatur

Roggen (*Secale cereale* L.) besitzt als obligatorischer Fremdbefruchter ein ähnlich hohes Ausmaß an Heterosis wie Mais (Müntzing 1943; v. Mengersen 1950; Geiger und Schnell 1973 u.a.) und verfügt als Windbestäuber über hervorragende Pollenflugeigenschaften (Roemer 1932; D'Souza 1970 u.a.). Beides ließ die Hybridzüchtung seit langem als das für Roggen aussichtsreichste

Zuchtverfahren erscheinen. Die fortpflanzungsbiologischen Voraussetzungen für die Entwicklung von Hybridsorten konnten indessen erst vor wenigen Jahren durch das Auffinden einer cytoplasmatisch-genisch vererbten männlichen Sterilität (CMS) geschaffen werden.

Eine planmäßige Suche nach CMS-Quellen des Roggens wurde u.W. erstmals von Schnell (1959, 1960 und unveröffentlicht) durchgeführt. In den Jahren 1953 bis

* Erweiterte Fassung eines am 11.10. 1974 auf der 18. Jahrestagung der Gesellschaft für Pflanzenbauwissenschaften in Stuttgart-Hohenheim gehaltenen Vortrages.

1955 fand er in 60 S_1 - und S_2 -Linien aus europäischen Sorten erbliche Formen der Pollensterilität. Jedoch ergaben seine mit diesem Material angestellten Erbanalysen keine endgültige Klarheit über die Rolle des Cytoplasmas. In den sechziger Jahren beobachteten auch russische Forscher (Kobyljanskij 1962, 1968, 1969a und 1969b; Chekhovskaja 1965; Zdril'ko 1966) in mehreren Materialien erbliche Formen der männlichen Sterilität. Sie erwiesen sich überwiegend als monofaktoriell rezessiv bedingt. Die Beteiligung cytoplasmatischer Faktoren wurde offenbar nicht überprüft.

Den ersten Fall einer durch Interaktionen zwischen Cytoplasmafaktoren und Kerngenen verursachten Pollensterilität publizierten Geiger und Schnell (1970). Die Cytoplasmafaktoren ihres Materials gehen auf ein *Secale cereale*-Muster ('Pampa') argentinischer Herkunft zurück. Weitere CMS-Quellen wurden inzwischen von Kobyljanskij (1971), Geiger (1971) und Madej (1974) gefunden.

In den vorliegenden Vererbungsstudien interessieren vor allem Fragen, die für den praktischen Einsatz der CMS in der Hybridroggenzüchtung von Bedeutung sind. Die Experimente umfassen Restorertests für ein größeres Populations- und Inzuchtlinienmaterial, Suchprogramme zur Aufdeckung weiterer CMS-Quellen sowie diallele Kreuzungen zum Studium von Plasmotyp/Genotyp-Interaktionen.

Material

In den Restorertests verwendeten wir als Cytoplasmquelle die von Geiger und Schnell (1970) beschriebene Form 'Pampa -2', abgekürzt 'P'. Als pollensterile Tester dienten zwei durch Rückkreuzungen in dieses Cytoplasma eingelagerte Nichtrestorerlinien, 'L1-P' und 'L3-P'. Sie stammen aus den Sorten 'Petkuser Normalstroh' bzw. 'Petkuser Kurzstroh' und befanden sich bei ihrer Verwendung für die vorliegenden Experimente in der 5.-7. Rückkreuzungs- bzw. 15.-20. Selbstungsgeneration. Getestet wurden 19 Populationen und 197 Inzuchtlinien. Die Populationen setzen sich zusammen aus 5 deutschen und 9 ausländischen Sorten sowie aus 3 Stämmen und 2 Primitivformen. Die Inzuchtlinien stammen ausnahmslos aus europäischen Populationen, insbesondere des Petkuser Formenkreises. Im jeweiligen Kreuzungsjahr (1970 bzw. 1973, s.u.) befanden sie sich in der 7.-16. Selbstungsgeneration.

Die Programme zur Aufdeckung weiterer CMS-Quellen erstreckten sich (a) auf das von Schnell in den fünfziger Jahren studierte Pollensterilitätsmaterial (vgl. Einleitung), (b) auf die von Kuckuck (1956) gesammelten iranischen Roggenformen sowie (c) auf einige nord- und südamerikanische Herkünfte.

An den Untersuchungen über Plasmotyp/Genotyp-Interaktionen waren drei Plasmotypen (Pampa-2 und zwei iranische Formen) und sechs Genotypen (Einfachkreuzungen mit L1) beteiligt.

Cytoplasmatisch-genische Pollensterilität

Phänotypische Ausprägung

Pollensterile (ms) Blüten enthalten degenerierte, leere Antheren, die als solche mit bloßem Auge eindeutig von den großen, prall mit Pollen gefüllten Antheren pollenfertiler (mf) Blüten unterscheidbar sind. Zwischen völliger Sterilität und Fertilität kommen zahlreiche Abstufungen partiell pollensteriler (pms) Blüten vor. Mikroskopische Untersuchungen (nach Anfärben mit einer 1:1-Mischung aus Karminessigsäure und Glycerin) ergaben, daß der Anteil normal erscheinender Pollenkörner aus pms-Blüten nichtingezüchteter Pflanzen im Mittel etwa 15% beträgt bei einer Variationsbreite von 0-85%.

Die Ausprägung der Pollensterilität kann durch Einflüsse der Umwelt und/oder des Restgenotyps erheblich

Tabelle 1. Erläuterung der 1974 für die Einfachkreuzungen festgestellten Pollensterilitätsbonituren

Bonitur	Pollenster.-klasse	Erläuterung
1	ms	Kein Pollen; stark degenerierte, kleine Antheren, von denen nur wenige herausgeschoben werden.
2	ms	Kein Pollen; etwas weniger stark degenerierte Antheren, von denen viele herausgeschoben werden.
3	ms	Kein Pollen; mäßig degenerierte, fast normal große Antheren, die größtenteils herausgeschoben werden.
4	pms	Bei einigen Pflanzen befinden sich in einigen Antheren Spuren von Pollen.
5	pms	Bei den meisten Pflanzen befinden sich in mehreren Antheren geringe Pollenmengen.
6	pms	Bei allen oder fast allen Pflanzen befinden sich in den meisten Antheren geringe Pollenmengen.
7	mf	Die meisten Pflanzen besitzen Antheren, die zwar leicht degeneriert sind, aber größtenteils ausreichend stäuben.
8	mf	Alle oder fast alle Pflanzen besitzen Antheren, die nahezu normale Größe aufweisen und größtenteils gut stäuben.
9	mf	Alle Pflanzen besitzen normal oder fast normal große Antheren, die größtenteils sehr gut stäuben.

modifiziert werden. Ferner können Schwankungen vorkommen zwischen

verschiedenen Ähren derselben Pflanze, insbesondere zwischen Haupt- und Nachschossern,

Blüten aus verschiedenen Bereichen derselben Ähre, verschiedenen Antheren aus ein und derselben Blüte.

Experimentelle Erfassung

Die Erfassung der Pollensterilität erfolgte an Einzelpflanzenbeständen auf dem Feld. Untersucht wurden Blüten aus dem oberen, mittleren und unteren Bereich von wenigstens 3 Ähren pro Pflanze. Pflanzen, die ausschließlich leere Antheren aufwiesen, wurden als ms eingestuft, solche die überwiegend stäubende Antheren besaßen, als mf, und alle Übergänge zwischen diesen als pms. Bei den im Jahre 1974 untersuchten Einfachkreuzungen wurden darüberhinaus mittels einer Bonitur Abstufungen innerhalb der Klassen ms, pms und mf festgehalten. Wie aus den in Tabelle 1 gegebenen Erläuterungen zu ersehen ist, erfassen die Bonituren auch die umweltbedingte Variabilität zwischen den (genetisch uniformen) Pflanzen derselben Kreuzungsnachkommenschaft. Das gelegentliche Auftreten von bis zu zwei stark abweichenden Nachkommen wurde indessen als Fehler in der Versuchsdurchführung angesehen und daher nicht in die Bonituren einbezogen.

Restorerer tests

Populationen

Das Testen der Populationen hatte zum Ziel, die Häufigkeiten der Restorer-, partiellen Restorer- und Nichtrestorerergameten zu schätzen. Diese Frequenzen interessieren vor allem im Hinblick auf zwei Fragen:

Gibt es Populationen, die unmittelbar als Pollenelter zum Aufbau einer Hybridsorte verwendet werden könnten?

Welche Eignung besitzen die Populationen als Ausgangsmaterial zur Entwicklung von Restorer- bzw. Nichtrestorererlinien?

Die Kreuzungen wurden 1972 und 1973 hergestellt und 1973 bzw. 1974 in Hohenheim untersucht. CMS-Tester waren im ersten Jahr Linie L1-P und im zweiten Jahr Linie L3-P. Von den in Abschnitt 2 erwähnten 19 Populationen wurden mit L1-P alle, mit L3-P hingegen nur 10 getestet, und zwar 8 Sorten und 2 Stämme. Die Herstellung der Kreuzungen erfolgte durch Offenbestäubung in einer länglichen Isolierparzelle, in der die als Bestäuber fungierenden Populationen durch "Spannwände" aus Plastikfolie voneinander separiert waren. Jede Population war durch 24 Pflanzen repräsentiert. Die Pollensterilitätsuntersuchungen erstreckten sich durchweg auf

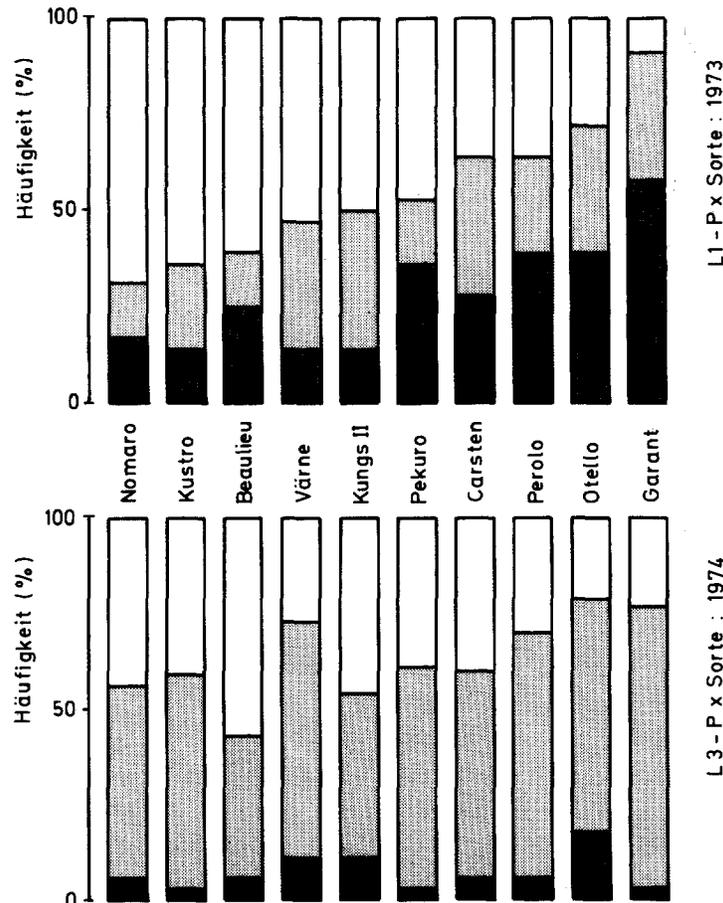


Abb.1. Anteile mf, pms und ms Nachkommen (dunkle, mittlere bzw. helle Felder) in den Testkreuzungen von zehn Populationen mit den CMS-Linien L1-P und L3-P; Hohenheim 1973 bzw. 1974

Tabelle 2. Verteilung der Anteile mf, pms, und ms Nachkommen in den Restorertestkreuzungen von 19 bzw. 10 Populationen mit den CMS-Linien L1-P und L3-P; Hohenheim 1973 bzw. 1974

	% mf	% pms	% ms
Mittelwert			
1973(Total)	27,2	26,7	46,1
1973(10) +	28,3	26,4	45,3
1974	7,2	55,7	37,1
Differenz			
1973(10)-1974	21,1**	-29,3**	8,2
Standardabweichung			
1973(Total)	15,5	8,2	19,0
1973(10)	14,7	9,2	18,6
1974	4,9	10,6	11,6
Korrelationskoeff.			
1973(10)/1974	-0,14	0,38	0,74**

+ 1973er Ergebnisse der zehn zweijährig getesteten Populationen

** Signifikant für P = 0,01

36 Nachkommen je Kreuzung (Ausnahmen: 5 Nrn. à 35 Pflanzen, 2 Nrn. à 33 Pflanzen).

Die Auszählergebnisse für die zehn Populationen, die in beide Tests einbezogen waren, sind in Abb. 1 graphisch dargestellt. Angaben über die Verteilung dieser Werte finden sich in Tabelle 2.

In Kreuzung mit L1-P (1973) zeigt sich eine deutliche Differenzierung zwischen den einzelnen Populationen: Den höchsten Sterilitätsgrad weisen die Kreuzungen mit 'Nomaro' und 'Kustro' (mf : pms : ms = 6 : 5 : 25 bzw. 5 : 8 : 23) und den höchsten Fertilitätsgrad die Kreuzungen mit 'Otello' und 'Garant' (14 : 12 : 10 bzw. 21 : 12 : 3) auf.

Ein Jahr später, mit Tester L3-P, ist die im ersten Test gefundene Differenzierung zwischen den Populationen allenfalls noch für den Anteil der ms-Nachkommen erkennbar. Die Anteile der mf- und pms-Pflanzen zeigen keine signifikante Assoziation mit den entsprechenden 1973er Daten, und die Variation der mf-Anteile ist so gering, daß sie leicht durch Stichprobeneffekte erklärbar ist.

Auch in den Mittelwerten weichen die Ergebnisse der beiden Tests erheblich voneinander ab: 1974 geht der mf-Anteil auf ein Viertel des Vorjahreswertes zurück, während der pms-Anteil auf über das Doppelte steigt. Für die ms-Anteile stimmen die Ergebnisse wiederum verhältnismäßig gut überein.

Wie ein Vergleich der Zeilen "1973 (Total)" und "1973 (10)" in Tabelle 2 zeigt, repräsentieren die 10 zweijährig geprüften Populationen recht gut das Reak-

tionsspektrum aller 19 mit L1-P gekreuzten Formen. Die Daten der 9 einjährig getesteten Populationen seien hier deshalb nicht im einzelnen aufgeführt.

Inzuchtlinien

Das Testen der Inzuchtlinien diene primär dem Zweck, erste Informationen über ihre Restorer- bzw. Nichtrestorerereigenschaften zu gewinnen, um über ihre Verwendbarkeit zum Aufbau von Experimentalhybriden und/oder von neuen Ausgangspopulationen entscheiden zu können.

Daneben interessierte die Frage, wie hoch die Ausbeute an zuverlässigen Restorer- und Nichtrestorerergetotypen in einem zuvor nur auf andere Eigenschaften selektierten Linienmaterial ist.

Die Testkreuzungen wurden 1970 und 1973 hergestellt und 1971 bzw. 1974 in Hohenheim ausgezählt. Als Tester dienten, wie bei den Populationen, die CMS-Linien L1-P bzw. L3-P. Das Linienmaterial setzte sich herkunftsmäßig wie folgt zusammen:

Anzahl Linien		Herkunftspopulation
1971	1974	
29	64	Petkuser Normalstroh
5	21	Petkuser Kurzstroh
6	16	Brandts Marien
4	7	Heines Hellkorn
6	32	Kungs II, Stahlroggen, Marchfelder, Marienhofer, Meusseldorfer, u. a.
11	13	Carstens × Petkuser Normalstroh
4	6	Kungs II × Petkuser Normalstroh
5	7	Heines Hellkorn × Petkuser Material
17	31	Verschiedene Kreuzungen × Petkuser Material
87	197	

Alle 1971 getesteten Linien wurden auch 1974 mitgeprüft. Da sowohl die Tester- als auch die Kandidatenlinien als praktisch homozygot betrachtet werden konnten, waren Stichprobeneffekte bei der Auswahl der Elternpflanzen nicht zu erwarten. Zum Kreuzen wurden deshalb nur jeweils zwei ♀- und ♂-Pflanzen herangezogen. Die Pollenisolierung erfolgte durch Pergamintüten. Untersucht wurden im ersten Test 24 und im zweiten 12 Pflanzen je Kreuzung.

Zur Vermittlung eines raschen Überblickes über die Restorerereigenschaften des Linienmaterials wurden die Spaltungsverhältnisse wie folgt zu einem Restorerindex, RI, zusammengefaßt:

$$RI = \% \text{ mf Nachkommen} + 0,5 \cdot \% \text{ pms Nachkommen.}$$

Die Verteilungen der in den beiden Tests erhaltenen Restorerindizes sind in Abbildung 2 veranschaulicht. In Kreuzung mit L1-P weisen 53% der Linien einen Index von 0 auf und sind somit als Nichtrestorer einzustufen. Dagegen entfallen nur knapp 4% der Linien in die Gruppe der absoluten Restorer mit RI = 100. Die restlichen 43% der Linien verteilen sich annähernd gleichmäßig auf die

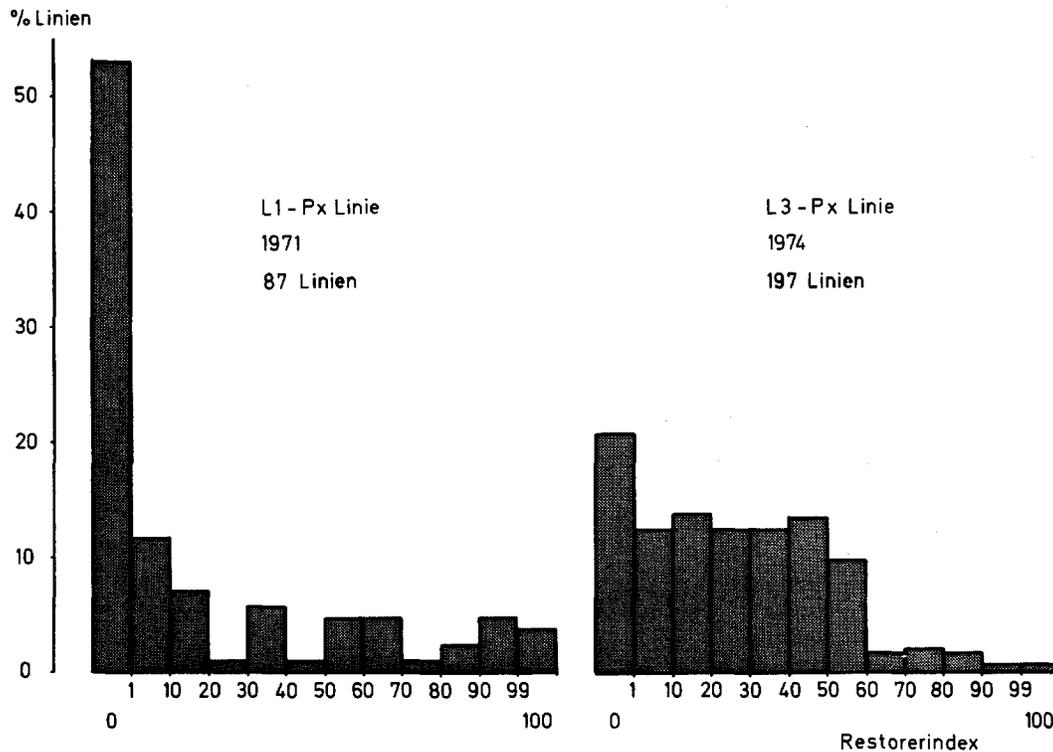


Abb.2. Verteilung der Restorerindizes von 87 bzw. 197 homozygoten Inzuchtlinien in Einfachkreuzungen mit den CMS-Linien L1-P (links) und L3-P (rechts); Hohenheim 1971 bzw. 1974

zwischen diesen Extremen liegenden 10 Klassen. Der Mittelwert beträgt $\overline{RI} = 20,4$.

Im zweiten Test umfaßt die Gruppe der Nichtrestorer ($RI = 0$) nur 21 % der Linien. Weitere 73 % entfallen auf die daran anschließenden sechs Klassen bis $RI = 60$ und nur 6% auf die nächsten 4 Klassen bis $RI = 99$. Lediglich eine Linie ($\hat{=} 0,5\%$) ist als absoluter Restorer mit $RI = 100$ eingestuft. Der Mittelwert beträgt $\overline{RI} = 25,7$.

Abb.3 zeigt die gemeinsame Verteilung der mit Tester L1-P im Jahre 1971 und mit Tester L3-P im Jahre 1974 erhaltenen Restorerindizes. Auf der Ordinate sind die RI-Klassen des ersten und auf der Abszisse die des zweiten Tests abgetragen. Hell-, mittel- und dunkelgraue Tönung der Felder besagt, daß 1-3, 4-9 bzw. ≥ 10 Linien in die betreffende RI-Klassen-Kombination fallen. Die genauen Häufigkeiten können den eingekreisten Zahlen entnommen werden.

Die Abbildung läßt eine deutliche Assoziation zwischen den Ergebnissen der beiden Tests erkennen. Der Korrelationskoeffizient beträgt $r = 0,627$ und ist hoch signifikant ($P < 0,01$). Von den 87 geprüften Linien sind 22 in beiden Tests jeweils in die gleiche RI-Klasse eingestuft (Diagonale). Bei 17 Linien weichen die Indizes um eine Klasse und bei den restlichen 48 Linien um zwei und mehr

Klassen voneinander ab. 18 Linien sind in beiden Tests als völlige Nichtrestorer ($RI = 0$), jedoch keine als absolute Restorer ($RI = 100$) eingestuft. Die drei im ersten Test als absolute Restorer eingruppierten Linien fallen im zweiten Test in die RI-Klassen 40-50, 70-80 und 80-90.

Die Verteilung der 1974 ermittelten Pollensterilitätsbonituren (vgl. Tabelle 1) ist in Abb.4 dargestellt. Mit Abstand die meisten Kreuzungen (35,0 %) weisen die Bonitur 4 auf. Mittlere Häufigkeiten finden wir für die Bonituren 5, 1 und 2 (18,8, 17,8 bzw. 12,7 %), während die Bonituren 3 und 6-9 nur selten vorkommen (5,6-1,0 %). Innerhalb der Klassen ms und pms ist ein deutliches Überwiegen der jeweils "sterileren" Typen zu beobachten.

Weitere CMS-Quellen

Das Programm zur Suche nach CMS-Quellen wurde in Hohenheim auch nach der Entdeckung des Pampa-Cytoplasmas konsequent weitergeführt. Es gliedert sich in Zyklen von jeweils dreijähriger Dauer:

Im ersten Jahr werden die zu testenden Cytoplasmaherkünfte als Saatelter mit einer Nichtrestorerlinie (für Pampa-2) gekreuzt. Im zweiten Jahr werden dann

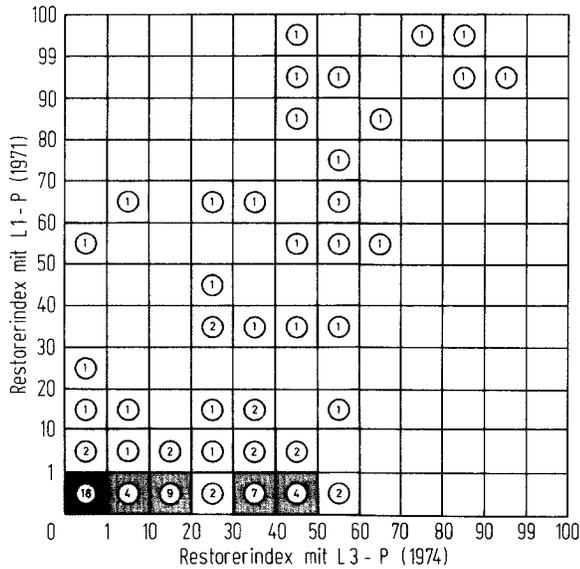


Abb. 3. Gemeinsame Verteilung der Restorerindizes von 87 homozygoten Inzuchtlinien in Einfachkreuzungen mit den CMS-Linien L1-P (Ordinate) und L3-P (Abszisse); Hohenheim 1971 bzw. 1974

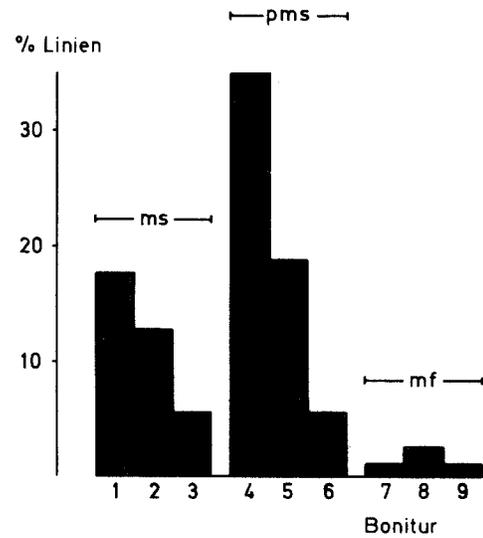


Abb. 4. Verteilung der Pollensterilitätsbonituren von 197 Einfachkreuzungen zwischen homozygoten Inzuchtlinien und dem CMS-Tester L3-P; Hohenheim 1974

die F₁en auf Pollensterilität ausgezählt und parallel dazu mit der Nichtrestorerlinie rückgekreuzt. Im dritten Jahr erfolgt schließlich die Auszählung der Rückkreuzungsnachkommenschaften. Das wiederholte Auftreten oder erstmalige Herausspalten pollensteriler Pflanzen in den Rückkreuzungsnachkommenschaften kann als vorläufige Bestätigung bzw. erster Hinweis auf das Vorliegen eines cytoplasmatischen Erbganges gewertet werden. Zur Überprüfung des Ergebnisses werden die Nachkommenschaften weiter rückgekreuzt, womit wir zugleich die Einlagerung der Nichtrestorerlinie in die betreffenden Cytoplasmaherkünfte erreichen. Die übrigen Cytoplasmaherkünfte kommen in einen neuen Testzyklus mit einer anderen Nichtrestorerlinie.

Nach dieser Methode konnten bis heute 15 Formen mit cytoplasmatisch vererbter Pollensterilität gefunden werden. Sie gehen mütterlicherseits auf folgendes Material zurück (vgl. "Material").

vier Pflanzen der argentinischen Herkunft Pampa (Pflanzen-Nr. 1, 2, 4 und 10; die hier mit P abgekürzte Form stammt von Pfl.-Nr. 2 ab),

zehn Muster der iranischen Primitivroggensammlung (155c, 230c, 235b, 241b, 256b, 266c, 278b, 279b, 389b, 425c),

eine Nummer des Pollensterilitätsmaterials europäischen Ursprungs ('Svalöf 0801').

Plasmotyp/Genotyp-Interaktionen

Das Vorkommen einer größeren Anzahl CMS-Formen verschiedener Herkunft warf die Frage auf, inwieweit diese auch funktionell voneinander verschieden sind. In einem ersten Experiment hierzu wurde Inzuchtlinie L1 (vgl. "Material") in die Cytoplasmaformen P, 235b und 279b eingelagert und anschließend diallel mit sechs Inzuchtlinien gekreuzt. Die drei CMS-Versionen von Linie L1 (L1-P, L1-235b, L1-279b) zeigen hochgradige Pollensterilität. Die Bestäuberlinien waren aufgrund unterschiedlicher Restorerereigenschaften gegenüber dem P-Cytoplasma ausgewählt worden.

Die Kreuzungsnachkommenschaften wurden 1973 in Hohenheim auf Pollensterilität untersucht. Die dabei erhaltenen Spaltungsverhältnisse (mf : pms : ms) lauten:

CMS-Form	Bestäuberlinie					
	2144(72)	L136	L166	L127	L103	L18
L1-P	0:0:17	0:0:18	8:4:6	0:18:0	8:10:0	15:0:0
L1-235b	0:0:18	18:0:0	2:7:9	18:0:0	0:14:0	18:0:0
L1-279b	0:2:15	17:0:0	2:3:13	7:8:0	0:18:0	17:0:0

Drei der Bestäuberlinien reagieren gegenüber allen CMS-Formen jeweils in gleicher Weise, nämlich 2144(72) als Nichtrestorer, L166 als partieller Restorer und L18 als Restorer. Dagegen treten in den Kreuzungen der übrigen drei Bestäuberlinien ausgeprägte Plasmotyp/Genotyp-Wechselwirkungen zutage: L136 ist Nichtrestorer gegenüber P, hingegen Restorer gegenüber 235b und 279b; L127 ist partieller Restorer gegenüber P, voller Restorer gegenüber 235b und schwacher Restorer gegenüber 279b; L103 schließlich ist schwacher Restorer gegenüber P und partieller Restorer gegenüber 235b und 279b. Danach kann die CMS-Quelle P eindeutig als funktionell verschieden von den beiden iranischen Cytoplasmaherkünften bezeichnet werden. Die zwischen letzteren aufgetretenen Differenzen erscheinen indessen noch zu wenig gesichert, um daraus endgültig Schlüsse ziehen zu können.

Einsatz des CMS-Mechanismus zur Hybridsaatgutproduktion

Bevor wir zur Diskussion der voranstehenden Ergebnisse kommen, seien kurz die entscheidenden Punkte beim Einsatz der CMS für die kommerzielle Hybridsaatgutproduktion herausgestellt und dazu erste Erfahrungen mitgeteilt.

Zunächst zu den Anforderungen, die an den "Hybridmechanismus" zu stellen sind. Sie lauten:

a) Absolute Pollensterilität der am Sortenaufbau beteiligten Saatelterkomponenten, i.e. absolute Nichtrestorerereigenschaften der zu ihrer Erhaltung bzw. Herstellung erforderlichen Genotypen. Schon einige wenige stäubende Pflanzen je m² können zu einem unvertretbar hohen Anteil Befruchtungen innerhalb des Saatelters führen.

b) Sehr gute Stäubeeigenschaften des Pollenelters auf der letzten Saatguterzeugungsstufe. Die Höhe des von den Bestäuberstreifen ausgehenden Pollendruckes entscheidet über die maximal mögliche Weite des Anbauverhältnisses von Saat- zu Pollenelter und beeinflusst auf diese Weise entscheidend die Wirtschaftlichkeit der Saatgutproduktion. Polleneltern in "sterilem" Cytoplasma sind daher unbedingt mit hervorragenden Restorerengen auszustatten.

c) Gute Stäubeeigenschaften von mindestens 25% der Pflanzen des Sortenbestandes. Diese Angabe enthält bereits einen angemessenen Sicherheitszuschlag, da unter günstigen Witterungsverhältnissen nach unseren Erfahrungen schon 5-10% stäubende Pflanzen zur Erzielung eines normalen Kornansatzes ausreichen.

Seit 1971 erproben wir jährlich die Eignung des CMS-Mechanismus für die Herstellung größerer Partien Kreuzungssaatgut. Der Anbau erfolgt auf einer Fläche von etwa 3 ha mit 7,50 m breiten Saatelterstreifen und 2,50 m breiten Pollenelterstreifen. Der bisher verwendete Pollenelter hat "normales" Cytoplasma und besitzt deshalb sehr gute Stäubeeigenschaften. Der Saatelter zeigte in keinem Jahr absolute Pollensterilität. Die produzierte Pollenmenge je Flächeneinheit betrug etwa 1-3% derjenigen des Pollenelters. Die Blühzeitpunkte der beiden Erbkomponenten stimmten gut überein. Der unter diesen Bedingungen auf dem Saatelter erzielte Kornansatz lag durchweg in gleicher Höhe wie beim Pollenelter.

Diskussion

Gehen wir davon aus, daß eine Hybridsorte mindestens 25% gut stäubende (mf) Pflanzen enthalten sollte, so kommt keine der im Restorertest geprüften Populationen unmittelbar als Pollenelterkomponente in Betracht. Vielmehr müßten zunächst geeignete Züchtungsmaßnahmen zur Erhöhung der Restorerengenfrequenz durchgeführt werden. Das träfe für manche Populationen freilich nicht zu, wenn fehlende Anteile an mf-Pflanzen durch entsprechend höhere Anteile an pms-Pflanzen kompensiert würden oder wenn sich die Forderung nach mindestens 25% gut stäubenden Pflanzen als überhöht erweisen sollte. Ob diese Möglichkeiten tatsächlich bestehen, wird man erst nach mehrjährigem Experimentieren endgültig beurteilen können.

Alle getesteten Populationen sind polymorph für die Fähigkeit, die Pollensterilität in den Nachkommen aufrechtzuerhalten bzw. wiederaufzuheben. Aus jeder der Populationen können daher grundsätzlich sowohl Nichtrestorer- als auch Restorerlinien gezogen werden. Die Ausbeute an voll befriedigenden Restorerengenotypen dürfte dabei allerdings relativ gering sein.

Die Testkreuzungen der Populationen weisen signifikante Unterschiede für die Anteile der ms-Nachkommen auf. Bei der Entwicklung von Saatelterlinien ist daher je nach Ausgangspopulation mit unterschiedlich hohen Ausbeuten an Nichtrestorerengenotypen zu rechnen. Um dies bei der Dimensionierung der Zuchtprogramme berücksichtigen zu können, sollten möglichst schon vor Beginn der Selbstungsphase Testkreuzungen zur Schätzung der Nichtrestorerengenfrequenz durchgeführt werden.

Die Ergebnisse der Restorertests der Inzuchtlinien haben insbesondere die beiden folgenden Sachverhalte deutlich werden lassen:

a) Unter Linien, die ohne Selektion auf Restorer- oder Nichtrestorerereigenschaften entwickelt wurden, befinden sich nur sehr wenige, die in der einen oder anderen Hinsicht voll befriedigen. Die meisten Linien weisen intermediäre Restorerindizes auf und sind deshalb auf der Saatelterseite gar nicht, auf der Pollenelterseite nur bedingt verwendbar.

b) Die Pollensterilitätsausprägung in den Testkreuzungen unterliegt erheblichen Wechselwirkungen der Linien mit den Testbedingungen. So befinden sich unter den 46 Linien, die im ersten Test Nichtrestorerereigenschaften zeigen, nur 18, die dasselbe Ergebnis auch im zweiten Test aufweisen.

Danach zeichnet sich für den Hybridzüchter die Notwendigkeit ab, spezielle Ausgangspopulationen für die Entwicklung von Saatelterlinien einerseits und Pollenelterlinien andererseits aufzubauen. Die Populationen sollten hohe Frequenzen sowohl für die - als "Schalter" fungierenden - Nichtrestorer- bzw. Restorerogene als auch für die pollensterilitäts- bzw. -fertilitätsfördernden Faktoren des genetischen Hintergrundes aufweisen.

Darüberhinaus wird in allen Phasen der Linienentwicklung streng auf hohe phänotypische Stabilität der Pollensterilitäts- bzw. -fertilitätsausprägung zu selektieren sein, wofür ein weiter Erb/Umwelt-Testbereich vorzusehen ist.

In den Wechselwirkungen der Linien mit den Testbedingungen sind Interaktionen der Linien (a) mit den Jahren, (b) mit den Testern und (c) mit den speziellen Jahr/Tester-Kombinationen vermengt. Nach unseren bisherigen Beobachtungen dürften alle drei Komponenten eine bedeutsame Rolle spielen. Erste konkrete Daten hierüber soll ein für 1975 und 1976 vorgesehene Experiment liefern.

Das Vorkommen mehrerer CMS-Quellen eröffnet die wichtige Möglichkeit, Sorten mit verschiedenen Plasmotypen zu züchten und so die in jeder einseitigen Verwendung eines genetischen Faktors liegenden Risiken zu meiden. In diesem Zusammenhang denken wir vor allem an die erhöhte Gefährdung uniformer Bestände durch Krankheitsepidemien. Letzteres würde sogar eine

plasmotypische Variabilität *innerhalb* der Sorten wünschenswert erscheinen lassen.

Für die gewissenhafte Mithilfe bei der Versuchsdurchführung danken wir Fräulein R. Hägele, Herrn V. Schiwitz und Herrn H. Breitschwerdt.

Literatur

- Chekhovskaja, E.S.: Sterile Formen des Winterroggens (russ.). *Selekcija i Semenovodstvo* **30** (5), 53-54 (1965)
- D'Souza, L.: Untersuchungen über die Eignung des Weizens als Pollenspender bei der Fremdbefruchtung, verglichen mit Roggen, Triticale und *Secalotricum*. *Z. Pflanzenzüchtg.* **63**, 246-269 (1970)
- Geiger, H.H.: Cytoplasmatisch-genetische Pollensterilität in Roggenformen iranischer Abstammung. *Naturwissenschaften* **58**, 98-99 (1971)
- Geiger, H.H.; Schnell, F.W.: Cytoplasmic male sterility in rye (*Secale cereale* L.). *Crop Sci.* **10**, 590-593 (1970)
- Geiger, H.H.; Schnell, F.W.: Hybridzüchtung, ein Weg zu höheren Leistungen des Roggens. *Getreide, Mehl und Brot* **27**, 245-249 (1973).
- Kobyljanskij, V.D.: Das Phänomen der männlichen Sterilität bei Roggen (russ.). *Selekcija i Semenovodstvo* **27**, 71 (1962)
- Kobyljanskij, V.D.: Roggen (russ.). *Trudy Priklad. Bot. Genet. Selekcii* **39**, 80-91 (1968)
- Kobyljanskij, V.D.: Zur Genetik der CMS beim Roggen (russ.). *Genetika* **5** (9), 43-46 (1969a)
- Kobyljanskij, V.D.: Cytoplasmatische männliche Sterilität bei diploidem Roggen (russ.). *Vestnik Sel'skokhoz. Nauki* **24** (6), 18-22 (1969b)
- Kobyljanskij, V.D.: Die Schaffung von sterilen Analogsorten des Winterroggens, von Fixatoren der Sterilität und Restorern der Fertilität (russ.). *Trudy Priklad. Bot. Genet. Selekcii* **44** (1), 76-85 (1971)
- Kuckuck, H.: Report to the government of Iran on the distribution and variation of cereals in Iran. *FAO Report* **517**, 1-22 (1956)
- Madej, L.: Research on male sterility in rye. Vortrag, EUCARPIA Meeting on the Breeding of Rye, Poznań, 18.-21. Juni 1974
- Mengersen, F. von: Untersuchungen über die Ausnutzung von Inzucht und Heterosis in der Roggenzüchtung. *DLG-Nachrichten für Pflanzenzüchtung* 115-135 (1950)
- Müntzing, A.: Double crosses of inbred rye. *Botaniska Notiser (Lund)* 333-345 (1943)
- Roemer, T.: Über die Reichweite des Pollens beim Roggen. *Z. Pflanzenzüchtg.* **17**, 14-35 (1932)
- Schnell, F.W.: Roggen. In: *Rudolf W. (Hrsg.), Dreißig Jahre Züchtungsforschung*, S. 135-139. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag 1959
- Schnell, F.W.: In: *Tätigkeitsbericht des Max-Planck-Institutes für Züchtungsforschung für die Zeit vom 1.4.1958 bis 31.3.1960*. *Naturwissenschaften* **47**, 598 (1960)
- Zdril'ko, A.F.: Cytoplasmatische männliche Sterilität bei Roggen (russ.). *Selekc. Mezved. nauc. Sborn.* 1966 (5), 68-69 (1966)

Eingegangen 21. März 1975
Angenommen durch F. Mechelke

Prof. Dr. Hartwig H. Geiger
Universität Hohenheim
Institut für Pflanzenzüchtung und Populationsgenetik
Postfach 106 (05500)
D-7000 Stuttgart 70, Germany (BRD)
Dipl.-Ing. agr. Klaus Morgenstern
Universität Hohenheim
Landessaatzuchtanstalt
Postfach 106 (45000)
D-7000 Stuttgart 70, Germany (BRD)