

Bundesversuchsanstalt für alpenländische Landwirtschaft Gumpenstein
A-8952 Irdning
Direktor: W.Hofrat Dipl.Ing. Dr. Anton Bruckner

Sonderdruck

aus

Bericht über die Arbeitstagung 1975 der Arbeitsgemeinschaft
der Saatzuchtler

in Gumpenstein vom 25. bis 27. November 1975

F₁-LEISTUNG UND ELTERNWAHL IN DER ZÜCHTUNG VON SELBSTBEFRUCHTERN

von

Prof. Dr. F.W. S c h n e l l und Dipl.Ing.Dr. H.F. U t z

Institut für Pflanzenzüchtung und Populationsgenetik der
Universität Hohenheim

Postfach 106, D-7000 Stuttgart 70

II. Zur Wahl des Ausgangsmaterials bzw. der Kreuzungseltern
bei der Züchtung neuer Sorten

Verlag und Druck der Bundesversuchsanstalt für alpenländische
Landwirtschaft Gumpenstein

F. Wolfgang S c h n e l l und
H. Friedrich U t z

F₁-LEISTUNG UND ELTERNWAHL IN DER ZÜCHTUNG VON SELBSTBEFRUCHTERN *)

Der im vorhergehenden Referat gegebene umfassende Überblick über die wichtigsten Anlageformen und Analysen für diallele Kreuzungen regt zu Überlegungen an, inwieweit derartige Kreuzungssysteme dem praktischen Züchter eine effizientere Auswahl der Kreuzungseltern ermöglichen würden. Damit stellt sich die Frage, ob und unter welchen Umständen für die Elternwahl F₁-Leistungen wertvollere Information liefern als die Leistungen der in Betracht gezogenen Eltern selbst. Im folgenden soll diese Frage erörtert werden, und zwar mit Bezug auf die Züchtung von selbstbefruchtenden Pflanzenarten, aber ohne Beschränkung auf Gramineen.

1. Elternwahl für den Aufbau von Hybridsorten

Neuerdings können in der züchterischen Bearbeitung von Selbstbefruchtern zwei verschiedene Sortentypen angestrebt werden, nämlich Selbstungssorten, also Sorten des herkömmlichen Typs, und andererseits Hybridsorten. Für diese alternativen Sortentypen ist unsere Frage grundsätzlich verschieden zu beantworten. Wir beginnen mit der Betrachtung der Hybridzüchtung, weil die Dinge dort ziemlich klar liegen.

Wenn man Kreuzungseltern zum Aufbau von Hybridsorten auswählt, ist die beabsichtigte Kreuzung nicht die Ausgangsform zur Entwicklung neuer Sorten sondern die neue Sorte selbst. Die Leistung der Kreuzungs-F₁ ist hier also identisch mit der zu erwartenden Sortenleistung. Infolgedessen enthalten die F₁-Leistungen für die Elternwahl zur Hybridzüchtung nicht nur die wertvollere sondern die letztlich allein ausschlaggebende Auskunft. Diese Information liefern die entsprechenden elterlichen Leistungen nicht, denn es ist ja gerade die eventuelle Mehrleistung einer F₁ gegenüber ihren Eltern, d. i. ihre Heterosis, die in der Hybridsorte genutzt werden soll. Und das Ausmaß der Heter^{ter}osis einer Kreuzung läßt sich nun einmal nicht von ihren Eltern her voraussagen.

Demnach ist die Prüfung aller in Erwägung gezogenen F₁-Kombinationen für die Auswahl der Kreuzungseltern in der Hybridzüchtung ganz unentbehrlich, bei autogamen Arten nicht anders als bei allogamen. Auch wird es immer vorteilhaft sein, solche Prüfungen in der Form dialleler Kreuzungssysteme durchzuführen, - schon weil sie zusätzliche Auskunft über die allgemeine Kombinationsfähigkeit der Eltern liefern. Bei Selbstbefruchtern bieten sich die Diallelanalysen mit Einschluß der Elternformen an, zumal die letzteren im Leistungsniveau gegenüber den Kreuzungen längst nicht so stark abfallen wie zumeist bei Fremdbefruchtern.

*) Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. Otto Tornau, Göttingen, zur Vollendung des 90. Lebensjahres am 17.3.1976 in Verehrung gewidmet.

2. Elternwahl für die Züchtung von Selbstungssorten

Wenn man nach geeigneten Ausgangskreuzungen zur Entwicklung von Selbstungssorten sucht, sind hohe F_1 -Leistungen kein Selbstzweck wie bei einer Hybridzüchtung. Vielmehr kann die Leistungshöhe einer Kreuzungs- F_1 nur insoweit interessieren, wie sie Auskunft über die züchterische Brauchbarkeit der betreffenden Kreuzung zu geben vermag. Bevor wir die Art dieser Auskunft erörtern, müssen wir definieren, was mit der züchterischen Brauchbarkeit einer Kreuzung gemeint ist.

2.1. Quantifizierung der "Brauchbarkeit" einer Kreuzung

Bei der Wahl zwischen zwei Kreuzungen für die Selbstungszüchtung würde man sich wohl immer, falls das im voraus zu sagen wäre, für diejenige Kreuzung entscheiden, aus der man die bessere neue Sorte zu selektieren hoffen darf. Mit Bezug auf irgendein Merkmal des Zuchtziels (wie etwa Ertrag) ist deshalb die "Brauchbarkeit" oder "Ergiebigkeit" einer Kreuzung nicht mit der mittleren Leistung aller daraus zu entwickelnden Linien sondern mit der Leistung der besten solchen Linie gleichzusetzen. Gemeint ist damit nicht das theoretische sondern das praktisch erreichbare Optimum, d.h. die Leistung der besten Linie, die man mit der anzuwendenden Zuchtmethod und mit dem verfügbaren Zuchtaufwand auszulesen erwarten kann.

Der Einfachheit halber stellen wir uns eine nach der Ramschmethode bearbeitete Kreuzungspopulation in der Auslesegeneration vor. Die Vielzahl der darin enthaltenen Genotypen wird durch Elitenwahl und schrittweise Einengung auf Grund mehrjähriger Prüfungen auf wenige aussichtsreiche Linien reduziert. Die beste Linie wird in ihrer Leistung als Sorte dem entsprechenden Mittelwert aller Linien aus dieser Kreuzung umso mehr überlegen sein, je größer (a) die Anzahl der geprüften Eliten, (b) die genotypische Varianz der Linienleistungen und (c) die operative Heritabilität der Prüfungsjahre insgesamt ist. Wie der Mittelwert der Linienleistungen ist auch deren Varianz ein Parameter der jeweiligen Kreuzungspopulation, der seinerseits - zusammen mit Prüfungsaufwand und Allokation - die Größe der operativen Heritabilität beeinflusst. Das wirklich zu erreichende Optimum hängt allerdings im einzelnen Züchtungsgang auch von den Stichprobenahmen und anderen Zufällen ab. Darum ist es der statistische Erwartungswert der unter den gegebenen Züchtungsbedingungen auszulesenden besten Linienleistung, der sich als quantitative Definition der Brauchbarkeit einer Kreuzung für die Selbstungszüchtung anbietet.

Das so definierte Maß der Brauchbarkeit von Kreuzungen werden wir der folgenden Diskussion zugrundelegen und mit dem Buchstaben U symbolisieren.

2.2 Der Gewinn an "Brauchbarkeit" durch Selektion zwischen Kreuzungen

Wir haben nun zu untersuchen, inwieweit F_1 - und Elternleistungen geeignet sind, die züchterische Brauchbarkeit von Kreuzungen vorherzusagen. Wir betrachten dazu diallele Kreuzungen von k Sorten oder Stämmen, die ohne reziproke Kombinationen und Eltern geprüft seien, so daß die Anzahl der Prüfglieder $m = k(k - 1)/2$ beträgt. Es werden demnach m F_1 -Leistungen ermittelt, auf Grund derer man zwischen ebenso vielen daraus zu entwickelnden Kreuzungspopulationen für die Züchtung zu wählen hätte. Der Erfolg dieser Wahl sollte darin bestehen, daß die selektierten Kreuzungen eine größere Brauchbarkeit U haben - entsprechend der in Tab. 1 nochmals aufgeführten Definition (1) - als die geprüften Kreuzungen im Durchschnitt. Es interes-

siert also der Selektionsgewinn in U gemäß der Definition (2) der Tab. 1 (wobei der Einfachheit halber angenommen ist, daß nur eine einzige Kreuzung ausgewählt wird).

Tab. 1: Definitionen und Formeln zum Gewinn an "Brauchbarkeit" durch Selektion zwischen Kreuzungen

$$U_{ij} = \text{Erwartungswert der Leistung der besten Selbstungssorte, die aus der Kreuzung der Eltern } i \text{ und } j \text{ mit gegebenem Zuchtverfahren und -umfang ausgelesen wird (= Maß der "Brauchbarkeit" dieser Kreuzung)} \quad (1)$$

$$G_{(U/F_1)} = \text{Zu erwartender Gewinn in U durch Wahl der Kreuzung mit der höchsten } F_1\text{-Leistung gegenüber der Benutzung einer beliebigen Kreuzung} \quad (2)$$

$$G_{(U/\bar{P})} = \text{Zu erwartender Gewinn in U durch Wahl der Kreuzung mit der höchsten mittleren Elternleistung, } \bar{P}, \text{ gegenüber der Benutzung einer beliebigen Kreuzung} \quad (3)$$

$$\left. \begin{array}{l} \text{Selektionsgewinn} \\ \text{in U durch Kreuzungswahl nach} \\ \text{F}_1\text{-Leistung, relativ zu dem} \\ \text{nach mittlerer} \\ \text{Elternleistung} \end{array} \right\} = \frac{G_{(U/F_1)}}{G_{(U/\bar{P})}} = \frac{i_{F_1} \cdot \rho_{U, F_1} \cdot h_{F_1}}{i_{\bar{P}} \cdot \rho_{U, \bar{P}} \cdot h_{\bar{P}}}, \quad (4)$$

worin:

$$i_{F_1}, i_{\bar{P}} = \text{Selektionsintensität bei Auslese der besten von } m \text{ geprüften } F_1\text{-Leistungen bzw. der besten von } n \text{ mittleren Elternleistungen } \bar{P}$$

$$\left. \begin{array}{l} \rho_{U, F_1} \\ \rho_{U, \bar{P}} \end{array} \right\} = \text{Genotypische Korrelation zwischen U und } F_1\text{-Leistung bzw. zwischen U und mittlerer Elternleistung } \bar{P}$$

$$h_{F_1}, h_{\bar{P}} = \text{Korrelation zwischen phänotypischem und genotypischem Wert der } F_1\text{-Leistungen bzw. der mittlereren Elternleistungen (= Wurzel aus der jeweiligen operativen Heritabilität)}$$

Unser eigentliches Problem ist dann die Frage, ob die Selektion zwischen Kreuzungen nach den F_1 -Leistungen oder nach den Elternleistungen den größeren Gewinn an Brauchbarkeit erwarten läßt. Um einen fairen Vergleich zu haben, muß in beiden Fällen ein gleich großer Prüfungsaufwand zugrundegelegt werden. Wenn man die F_1 -Leistungen, wie oben angenommen, an dialle-

len Kreuzungen ohne Reziproke ermittelt, werden für eine Prüfung mit r Wiederholungen mr Parzellen gebraucht. Zweckmäßigerweise planen wir die vergleichbare Prüfung der Elternformen nur mit $r/2$ Wiederholungen, weil dann die mittlere Leistung irgendeines Elternpaares (also der Mittelwert von 2 Prüfgliedern) etwa die gleiche Fehlervarianz haben sollte wie irgendeine F_1 -Leistung, die ja den Mittelwert eines einzigen Prüfgliedes darstellt. Mit $r/2$ Wiederholungen kann man auf mr Parzellen $2m$ Sorten oder Stämme als potentielle Elternformen prüfen. Und von den so festgestellten Leistungen lassen sich die mittleren Elternleistungen für sehr viele verschiedene Kreuzungen errechnen. Ihre Anzahl beträgt $n = 2m(2m - 1)/2 = m(2m - 1)$, d. i. das $(2m - 1)$ fache der m Kreuzungen, für die man die F_1 -Leistungen mit gleichem Prüfungsumfang und etwa gleicher Fehlervarianz schätzen kann. Das bedeutet, daß Elternleistungen gegenüber F_1 -Leistungen als Kriterien der Selektion zwischen Kreuzungen den Vorteil haben, wesentlich größere Selektionsintensitäten zu erlauben.

Um den hier interessierenden Vergleich deduktiv weiterführen zu können, müssen wir die durch Kreuzungswahl nach F_1 - und Elternleistung erreichbaren Selektionsgewinne in U zueinander in Beziehung setzen. Dazu bilden wir aus den in Tab. 1 unter (2) und (3) definierten Selektionsgewinnen den dort in Formel (4) gegebenen Quotienten. Seine rechtsseitige Zerlegung in selektionstheoretische Faktoren (vgl. z.B. FALCONER, 1960) zeigt, daß es sich um das Verhältnis von zwei Gewinnen aus indirekter Selektion handelt. Dieses Verhältnis müßte den Wert 1 übersteigen, falls F_1 -Leistungen effizientere Kriterien der Elternwahl sind als die mittleren Leistungen der Eltern. Zur Abschätzung seiner Größe werden wir das Verhältnis (4) als Produkt dreier Teilgrößen auffassen, nämlich des Quotienten der beiden Selektionsintensitäten, des Quotienten der beiden genotypischen Korrelationen und des Quotienten der Wurzeln der beiden operativen Heritabilitäten.

2.3. F_1 - gegen Elternleistung als Kriterien der Elternwahl

Wie oben dargelegt, erlauben F_1 -Leistungen als Kriterien der Elternwahl längst nicht so große Selektionsintensitäten wie Elternleistungen, sodaß der Quotient der beiderseitigen Selektionsintensitäten in Formel (4) der Tab. 1 stets kleiner als 1 sein wird. Beispielsweise lassen diallele Kreuzungen mit 8 Eltern einer Auslese zwischen 28 F_1 -Leistungen zu, während eine im Aufwand vergleichbare Prüfung von 56 potentiellen Kreuzungseltern die Selektion zwischen nicht weniger als 1540 mittleren Elternleistungen ermöglicht. Der Quotient der beiden Selektionsintensitäten beträgt in diesem Falle $2,01/3,34 = 0,60$, bei kleineren Dialleltafeln noch weniger.

Um einen Quotienten der Selektionsintensitäten von 0,60 zu kompensieren, müßte der Quotient der beiden genotypischen Korrelationen den Kehrwert 1,66 erreichen. Welche Werte der letztere Quotient tatsächlich annehmen kann, studierten wir in einer quantitativ-genetischen Untersuchung, die ausführlich an anderem Ort dargestellt werden wird. Hier müssen wir uns auf die Mitteilung beschränken, daß der in Formel (4) der Tab. 1 eingehende Quotient der genotypischen Korrelationen sehr verschiedene Werte unter und oberhalb 1 haben kann. Seine Größe ist abhängig vom Dominanzgrad, von der Frequenz des günstigeren Allels und von der Wahrscheinlichkeit, daß in der besten Linie das jeweils günstigere Allel fixiert wird. Nur wenn diese Wahrscheinlichkeit auf 95 % und zugleich die Frequenz des günstigeren Allels auf 90 % ansteigt, ist bei Dominanzgraden zwischen 0,8 und 1 zu erwarten, daß der in Rede stehende Quotient Werte von 1,66 und darüber er-

reicht. Jedoch bleibt in allen derartigen Fällen der dritte Quotient in Formel (4), d.i. das Verhältnis der Wurzeln der beiden operativen Heritabilitäten, unter 1, und zwar umso stärker, je größer die Fehlervarianz in den Prüfungen ist.

Nach alledem ist es wenig wahrscheinlich, daß in der Praxis jemals durch Elternwahl nach F_1 -Leistungen ein größerer Selektionsgewinn an Kreuzungsbrauchbarkeit erzielbar ist als durch Elternwahl nach deren Eigenleistungen. Vielmehr dürfte das letztere Verfahren wohl immer den effizienteren Weg zu besonders brauchbaren Kreuzungen darstellen. Voraussetzung ist dabei natürlich, daß die Prüfungen der potentiellen Eltern mit gleichem Aufwand und so zahlreichen Prüfgliedern angelegt werden, so daß ihr Vorteil, größere Selektionsintensitäten zuzulassen, ausgenutzt wird.

3. Allgemeine Gesichtspunkte zur Verwendung von F_1 -Diallelen

Unser Ergebnis steht nicht im Widerspruch zu züchterischen Erfahrungen, wonach sich aus Kreuzungen mit hohen F_1 -Leistungen besonders gute Linien entwickeln lassen. Hohe F_1 -Leistungen entstehen bei Selbstbefruchtern primär durch ein hohes Leistungsniveau der Eltern und können insoweit nur die (billigere) Information aus einer Prüfung der Eltern bestätigen. Eine etwaige heterotische Mehrleistung der F_1 ist nur indirekt, nämlich über die herausspaltende Varianz, mit demjenigen Teil der Kreuzungsbrauchbarkeit korreliert, der durch Fixierung der jeweils günstigeren Allele in den besten Linien realisiert wird. Diese Korrelation ist aber nur bei bestimmten Dominanzgraden und Genfrequenzen eng genug, um die generell größere Effizienz der mittleren Elternleistungen als Kriterien der Elternwahl kompensieren zu können. Hinzu kommt der praktische Gesichtspunkt, daß die Information aus Prüfungen potentieller Elternformen ein volles Jahr früher verfügbar wird als aus Prüfungen entsprechender F_1 -Diallele, ganz zu schweigen von deren immensen Schwierigkeiten in der Saatgutherstellung.

Soweit haben wir immer unterstellt, daß es bei der Elternwahl für die Selbstungszüchtung darauf ankomme, transgressive Verbesserungen in einzelnen Merkmalen wie etwa Ertrag zu ermöglichen. Tatsächlich aber dürfte die Elternwahl mindestens ebenso häufig unter der Problematik der Kombinationszüchtung zu entscheiden sein. Bei dem heutigen Stand der Züchtung, insbesondere bei dem der selbstbefruchtenden Getreidearten, macht ein hoher Ertrag nur dann einen Züchtungserfolg, wenn er mit wenigstens ausreichenden Ausprägungen in sämtlichen wichtigen Qualitäts- und Resistenz-eigenschaften, letztere auch gegen verschiedene Schädlingsrassen, kombiniert ist. Das erfordert die sorgfältige Klassifizierung der Eltern für alle derartigen Eigenschaften und die Auswahl von Elternpaaren unter dem Aspekt möglichst optimaler gegenseitiger Ergänzung. Dazu sind sowohl anspruchsvolle biometrische Methoden (vgl. z.B. GRAFIUS, 1963) wie auch einfachere tabellarische Verfahren vorgeschlagen worden, die aber durchwegs die Merkmalsausprägungen der potentiellen Elternformen benutzen. Das ist verständlich, denn die entsprechenden Ausprägungen in einem F_1 -Diallel könnten je nach den Dominanzverhältnissen sogar irreführende Auskunft über die Präsenz oder Nichtpräsenz erwünschter Allele liefern. Andererseits lassen F_1 -Pflanzen noch keine Schlüsse bezüglich des Gelingens von angestrebten Umkombinationen zu, wie sie durch Prüfung und Beobachtung der F_2 oder F_3 gezogen werden können. Deshalb besteht gerade im Hinblick auf Ziele der Kombinationszüchtung wenig Veranlassung, zur Elternwahl F_1 -Diallele einzusetzen.

In summa müssen wir,ähnlich wie BELL (1964) und andere Autoren,den Nutzen dialleler Kreuzungssysteme zur Elternwahl für die Züchtung von Selbstungs-
sorten skeptisch beurteilen.Ganz anders liegen die Dinge in bezug auf die
Hybridzüchtung,für die - wie eingangs dargelegt wurde - F₁-Diallele nicht
nur wertvolle sondern geradezu unentbehrliche Hilfsmittel darstellen. Ein
dritter Verwendungsbereich für diallele Kreuzungssysteme, nämlich zur Ge-
winnung genetischer Auskunft über eine Gruppe von Linien oder eine von
diesen repräsentierte Population, konnte hier nicht behandelt werden. Nur
soviel sei dazu angemerkt, daß man angesichts der für derartige quantita-
tiv-genetische Analysen erforderlichen Annahmen kritisch abwägen sollte,
welchen Nutzen die damit erarbeitete genetische Information eigentlich ha-
ben kann. Sofern diese genetische Information dem Züchter helfen soll,
müßte es sich jedenfalls um andere Probleme als die der Elternwahl han-
deln.

L i t e r a t u r

- BELL, G.D.H., 1964: Breeding techniques - general techniques.
In: Barley Genetics I, Proc. First Intern. Barley Genetics Symp.
1963, 285-302. Pudoc, Wageningen.
- FALCONER, D.S., 1960: Introduction to Quantitative Genetics.
Oliver and Boyd, Edinburgh and London.
- GRAFIUS, J.E., 1963: Vector analysis applied to crop eugenics and geno-
type-environment interaction.
In: Statistical Genetics and Plant Breeding, 197-217. NAS-NRC 982,
Washington, D.C.