

Züchtung synthetischer Sorten

II. Leistungsvorhersage und Selektion der Eltern

H. C. BECKER

Institut für Pflanzenzüchtung, Saatgutforschung und
Populationsgenetik, Universität Hohenheim

Die praktische Züchtung von synthetischen Sorten setzt gewisse theoretische Vorstellungen darüber voraus, in welcher Weise die Leistungsfähigkeit einer solchen Sorte durch ihre Eltern bestimmt wird. Bereits aus nur 10 verschiedenen Eltern lassen sich nämlich über 1000 verschiedene synthetische Sorten herstellen, und bei 16 Eltern bestehen bereits 65 519 verschiedene Kombinationsmöglichkeiten. Somit kann nur ein ganz kleiner Teil der möglichen Kombinationen auch tatsächlich experimentell hergestellt und geprüft werden, und es ergibt sich die Notwendigkeit

1. bereits aus Eigenschaften der Eltern die zu erwartende Leistung des daraus gebildeten Synthetiks vorherzusagen, und
2. einen geeigneten Weg zur Auswahl derjenigen Eltern zu finden, deren Kombination eine Sorte mit maximaler Leistungsfähigkeit erwarten läßt.

Die Theorie der Züchtung synthetischer Sorten ist in neuerer Zeit zusammenfassend von WRIGHT (1981) für diploide und von GALLAIS (1981) für autopolyploide Arten dargestellt worden. Ich möchte in diesem Beitrag die züchterisch wichtigsten Aspekte dieser theoretischen Forschungen herausarbeiten und an einem Zahlenbeispiel erläutern, sowie die Beziehung zu experimentellen Untersuchungen herstellen. Zunächst wird das grundlegende Prinzip einer Leistungsvorhersage dargestellt werden, und im zweiten Abschnitt der Arbeit werden dann verschiedene Möglichkeiten zur Selektion der Eltern diskutiert werden.

Leistungsvorhersage synthetischer Sorten

Im einfachsten Fall entsteht die Syn-1 Generation durch Zufallspaarung der als Eltern für die synthetische Sorte ausgewählten Klone, Inzuchtlinien oder Populationen. Die Syn-1 kann dann gedacht werden als das in Abb. 1 dargestellte diallele Kombinationsquadrat, und die erwartete Leistung ist:

$$\hat{Y}_{\text{diallel}} = \frac{\sum_{ij} Y_{ij}}{n^2} \quad \text{mit} \quad \hat{Y}_{\text{diallel}} : \text{vorhergesagte Leistung}$$

$\sum_{ij} Y_{ij} : \text{Summe sämtlicher Kombinationen}$
 $n : \text{Anzahl Eltern}$

Elter	E ₁	E ₂	.	.	E _n
E ₁	Y ₁₁	Y ₁₂			Y _{1n}
E ₂	Y ₂₁	Y ₂₂			Y _{2n}
.					
.					
E _n	Y _{n1}	Y _{n2}			Y _{nn}

Abb. 1 : Schema zur genetischen Zusammensetzung der Syn-1 Generation

Becker, 1982

Bei den Feldern des Kombinationsquadrates kann unterschieden werden zwischen den Feldern der Diagonalen, die die Kreuzungen eines Elters mit sich selbst bedeuten, und den übrigen Feldern, die Kreuzungen zwischen zwei verschiedenen Eltern darstellen. Diese Unterscheidung führt zu der Schreibweise:

$$\hat{Y}_{\text{diallel}} = \frac{\sum_{i=1}^n Y_{ii} + \sum_{i \neq j} Y_{ij}}{n^2} \quad \text{oder:}$$

Selbstk...
Y₁₁...

$$\sum y_{ij} = \frac{n^2 \sum y_{ij}}{n^2 - n} - \frac{n^2 \bar{y}_{ij}}{n(n^2 - n)} \quad - 25 -$$

Linien: $\hat{y}_i = \bar{y} - \frac{\bar{y}_i - \bar{y}}{n}$ *unterhalb bedingte der homozygoten*

$$(1) \hat{y}_{\text{diallel}} = C - \frac{C - S}{n} \quad \text{mit } C = \frac{\sum_i \sum_j y_{ij}}{n^2 - n} \text{ und } S = \frac{\sum_i y_{ii}}{n}$$

C ist der Mittelwert aller möglichen Kreuzungen zwischen verschiedenen Eltern; S ist der Mittelwert aller Kreuzungen innerhalb jeweils desselben Elters, im folgenden kurz 'Selbstung' genannt.

Eine solche Leistungsvorhersage wurde zuerst von Sewall WRIGHT (1922) für vollständig homozygote Inzuchtlinien als Eltern entwickelt (in diesem Falle bedeutet S einfach die Eigenleistung der Linien), Gleichung (1) wird daher in der Literatur auch häufig als 'Sewall-Wright-Formel' bezeichnet. Sie ist auch dann anwendbar, wenn die Eltern heterozygote Klone (GILMORE 1969; S ist die Leistung nach einmaliger Selbstung) oder heterogene Stämme oder Populationen sind (EBERHART et al. 1967; S ist die Leistung nach isolierter Zufallspaarung innerhalb jedes Elters).

Beispiel:

Als Zahlenbeispiel möchte ich hier und im folgenden die Daten aus dem klassischen Experiment von KINMAN und SPRAGUE (1945) verwenden (Tabelle 1). Es handelt sich dabei um ein dialleles Kreuzungssystem von 10 Mais-Inzuchtlinien. Auf der Diagonalen der Tabelle (unterstrichen) steht die Eigenleistung der Linien. Die Kreuzungen wurden in diesem Experiment nur jeweils in einer Richtung und nicht reziprok durchgeführt, in der Tabelle sind daher für die beiden reziproken Kreuzungen jeweils dieselben Werte angegeben.

Für eine synthetische Sorte aus den Linien 1 bis 3 ergibt sich aus den Werten der Tabelle 1 $S = 23,2 \text{ dt/ha}$
 und $C = 50,0 \text{ dt/ha}$
 und als erwartete Leistung $\hat{Y} = 50,0 - (50,0 - 23,2)/3 = 41,1 \text{ dt/ha}$;
 für eine synthetische Sorte aus allen 10 Linien ergibt sich
 $S = 17,7 \text{ dt/ha}$
 und $C = 50,1 \text{ dt/ha}$
 und als erwartete Leistung $\hat{Y} = 50,1 - (50,1 - 17,7)/10 = 46,9 \text{ dt/ha}$.

Tabelle 1 : Körnerträge (dt/ha) eines 10-Linien Diallels bei Mais (KINMAN und SPRAGUE 1945)

L i n i e											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Mittel
1	<u>20,0</u>	51,2	47,2	42,1	52,3	50,3	46,2	51,8	45,9	39,3	44,6
2	51,2	<u>25,0</u>	51,6	55,3	59,5	55,2	43,0	43,7	41,4	52,8	47,9
3	47,2	51,6	<u>24,5</u>	64,1	<u>61,4</u>	<u>55,1</u>	66,0	53,3	56,6	38,2	51,8
4	42,1	55,3	64,1	<u>17,9</u>	54,6	49,1	53,8	52,8	45,1	44,2	47,9
5	52,3	59,5	<u>61,4</u>	54,6	<u>16,6</u>	<u>59,4</u>	57,7	39,4	62,7	41,3	50,5
6	50,3	55,2	<u>55,1</u>	49,1	<u>59,4</u>	<u>31,2</u>	53,6	63,9	50,8	50,3	51,9
7	46,2	43,0	66,0	53,8	57,7	53,6	<u>17,9</u>	50,0	54,5	49,3	49,2
8	51,8	43,7	53,3	52,8	39,4	63,9	50,0	<u>9,5</u>	30,7	42,2	43,7
9	45,9	41,4	56,6	45,1	62,7	50,8	54,5	30,7	<u>12,6</u>	27,2	42,8
10	39,3	52,8	38,2	44,2	41,3	50,3	49,3	42,2	27,2	<u>1,7</u>	<u>38,7</u>
Gesamtmittel:											46,9

Da für jedes Gen die Genotypenhäufigkeiten bereits nach einer Generation Zufallspaarung einen Gleichgewichtswert erreicht haben (HARDY-WEINBERG-Gesetz), gilt eine Leistungsvorhersage der Syn-1 nach Gleichung (1) auch für alle späteren Vermehrungsgenerationen unter folgenden Voraussetzungen:

1. Zufallspaarung: Es darf keine natürliche Selektion wirksam sein, es darf keine partielle Selbstbefruchtung auftreten, es müssen aber Kreuzungen zwischen verschiedenen Pflanzen desselben Elters vorkommen; sind solche Kreuzungen nicht möglich (selbstinkompatible bzw. diözische Arten oder Erzeugung der Syn-1 durch künstliche Kreuzung statt durch offenes Abblühen), so gilt Gleichung (1) erst für die Leistung ab der Syn-2.
2. Fehlen von Epistasie: Die einzelnen Genorte müssen unabhängig voneinander additiv zusammenwirken; ist dies nicht

der Fall, kann sich die Leistung im Verlauf der folgenden Generationen noch ändern, da für mehrere Gene gemeinsam betrachtet erst nach mehrmaliger Zufallspaarung ein angenähertes HARDY-WEINBERG-Gleichgewicht erreicht wird. Vorhersageformeln mit Berücksichtigung der Epistasie sind von GALLAIS (1976a) entwickelt worden, ihre Anwendung erfordert jedoch Schätzwerte (z.B. für die F_2 en) die in der Regel nicht verfügbar sind.

3. Diploidie: Bei Autopolyploiden nähert sich die Leistung erst im Laufe der Vermehrungsgenerationen einem konstanten Wert an; bei Zufallspaarung und Fehlen von Epistasie beträgt diese Gleichgewichtsleistung (GALLAIS 1976a):

$$(2) \hat{Y} = C - \frac{2k-1}{k} \frac{C-S}{n} \quad \begin{array}{l} \text{mit } k = 1 \text{ diploid} \\ k = 2 \text{ tetraploid} \\ k = 3 \text{ hexaploid usw.} \end{array}$$

Diese Formel setzt nicht-ingezüchtete Eltern, Chromosomenspaltung und Auftreten von Wechselwirkungen zwischen nur jeweils zwei Allelen voraus. Gleichung (1) ergibt sich als Spezialfall durch Einsetzen von $k = 1$ in (2).

Obwohl diese Voraussetzungen niemals vollständig erfüllt sein werden, ist in den meisten experimentellen Untersuchungen die Übereinstimmung zwischen vorhergesagter und beobachteter Leistung sehr gut. Für diploide Objekte wurde die Formel (1) vor allem bei Mais experimentell bestätigt (u.a. von NEAL 1935, SPRAGUE und JENKINS 1943, KINMAN und SPRAGUE 1945 für Inzuchtlinien und CASTRO et al. 1968 für Populationen). Bei den tetraploiden Objekten Luzerne (BUSBICE und GURGIS 1976) und Knaulgras (GALLAIS 1976a) stimmten die nach Formel (2) vorhergesagte und die tatsächliche Leistung mit Korrelationskoeffizienten von über 0,8 ebenfalls gut überein.

Aufgrund dieser experimentellen Ergebnisse scheint es berechtigt zu sein, den nun folgenden züchterischen Überlegungen diese Vorhersageformeln zugrunde zu legen. Die wichtigsten Konsequenzen von natürlicher Selektion und Epistasie sowie Besonderheiten bei partiellen Selbstbefruchtern und Polyploiden werden anschließend in diesem Vortragsband von GEIGER (1982) behandelt. Nicht eingegangen werden kann auf Vorher-

sagemöglichkeiten in speziellen Situationen, wie z.B. der Verwendung von Pollensterilität (KOBABE 1978) oder dem Aufbau eines Synthetiks aus verschiedenen großen Anteilen der einzelnen Eltern (Vorhersage nach VENCOSKY, zitiert bei HALLAUER und MIRANDA 1981). Außerdem möchte ich die Diskussion hier beschränken auf Sorten, deren Eltern zumindest auf allgemeine Kombinationsfähigkeit getestet wurden, obwohl der Begriff 'synthetische Sorte' in der Literatur oft sehr unterschiedlich verwendet wird (SCHNELL 1982).

Selektion der Eltern für synthetische Sorten

Die Eltern einer synthetischen Sorte können selektiert werden a) nach der allgemeinen Kombinationsfähigkeit, wenn ein Polycross- oder Topcrosstest durchgeführt wurde,

b) unter zusätzlicher Berücksichtigung der Selbstungsleistung, wenn diese geprüft wurde,

c) unter zusätzlicher Berücksichtigung der spezifischen Kombinationsfähigkeit, wenn ein Dialleltest durchgeführt wurde.

a) Selektion nach der allgemeinen Kombinationsfähigkeit (gca)

Die allgemeine Kombinationsfähigkeit (engl. 'general combining ability' = gca) wird am häufigsten durch einen Polycrosstest ermittelt. Bei einigen Objekten, z.B. Mais, ist ein Topcrosstest technisch einfacher durchzuführen als ein Polycrosstest. Wird als Tester ein Gemisch der zu prüfenden Eltern angebaut, so ist ein solcher Topcrosstest genetisch identisch mit einem Polycrosstest; jedoch bietet der Topcrosstest die Möglichkeit, auch andere Tester zu verwenden (ALLISON und CURNOW 1966).

Beispiel:

Wenn die 10 Linien unseres Beispiels (Tabelle 1) in einem Polycross durchkreuzt worden wären, wäre im Polycrosstest die in der Spalte 'Mittel' angegebene Leistung erfaßt worden. Der Effekt der allgemeinen Kombinationsfähigkeit einer Linie errechnet sich aus der Abweichung der

Nachkommenschaft dieser Linie vom allgemeinen Mittelwert, also die Linie 1 hat den gca-Effekt $44,6 - 46,9 = -2,3$ dt/ha und die Linie 2 hat den gca-Effekt $47,9 - 46,9 = +1,0$ dt/ha. Auf diese Weise ermittelte gca-Werte ergeben sich aus einem Polycross bei selbstferlen Objekten oder einem vollständigen Diallel, ein Diallel ohne Einbeziehung der Eltern führt zu anderen Schätzwerten (GRIFFING 1956).

Bei der Standardmethode der Züchtung synthetischer Sorten wird zunächst die allgemeine Kombinationsfähigkeit der Eltern ermittelt, und dann werden die Eltern mit der besten gca durchkreuzt. Dabei stellt sich die Frage, aus wievielen Eltern die Sorte aufgebaut werden soll.

Formel (1) zeigt, daß die erwartete Leistung einer synthetischen Sorte (\hat{Y}) immer unter der mittleren Leistung der entsprechenden F_1 -Kreuzungen (C) liegt. Diese inzuchtbedingte Unterlegenheit ist umso stärker, je kleiner die Anzahl verwendeter Eltern ist. Daher wird z.B. ein Synthetik aus 8 Linien im Durchschnitt eine geringere Leistung haben als ein Synthetik aus 16 Linien. Aus 16 insgesamt vorhandenen Linien kann aber nur ein 16-Linien Synthetik gebildet werden, während 12 870 verschiedene Synthetiks aus je 8 Linien möglich wären, von denen einige die Leistung des 16-Linien Synthetiks weit übertreffen können. Allgemein gesprochen nimmt mit steigender Anzahl Eltern die mittlere Leistung aller möglichen Synthetiks zwar zu, die Varianz zwischen den verschiedenen Synthetiks gleicher Größe dagegen aber ab, so daß in der Regel ein Optimum bei einer mittleren Anzahl Eltern existiert (HILL 1971, GALLAIS 1974).

Beispiel:

Aus den Daten des Diallels (Tabelle 1) lassen sich nach Formel (1) die erwarteten Erträge errechnen für

1. den Mittelwert aller möglichen Synthetiks aus n Eltern,
2. den Synthetik aus den n Eltern mit höchster gca,
3. den Synthetik aus den n Eltern mit niedrigster gca.

Das Ergebnis ist in Abb. 2a dargestellt. Man erkennt, daß mit zunehmendem n der Mittelwert aller Synthetiks zwar ansteigt, die Differenz zwischen bestem und schlechtestem Synthetik (und damit der züchterische Selektionsspielraum) dagegen abnimmt. Die höchste Leistung läßt sich in

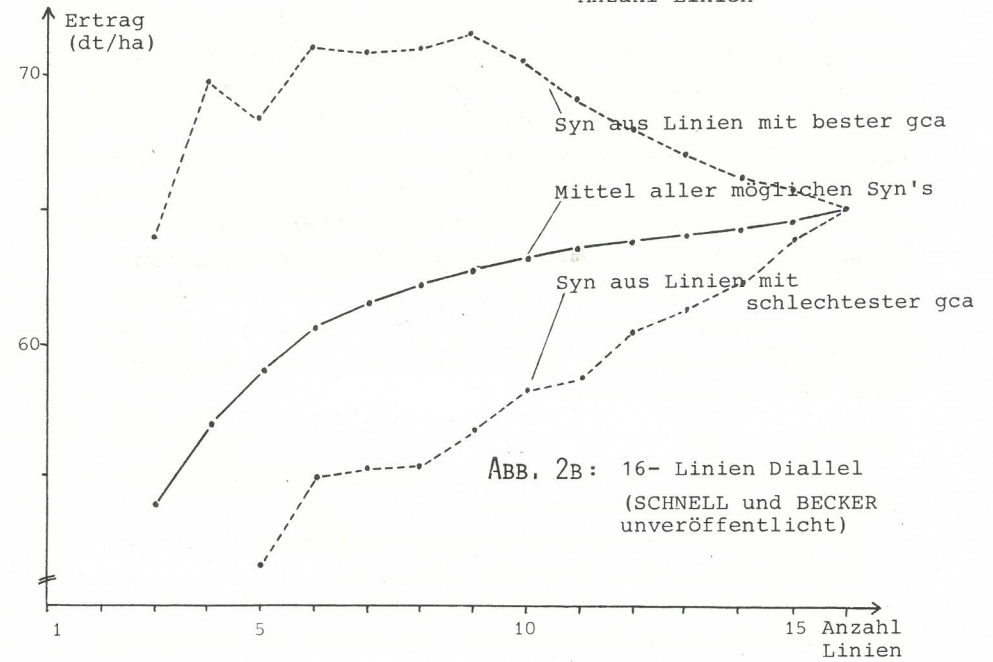
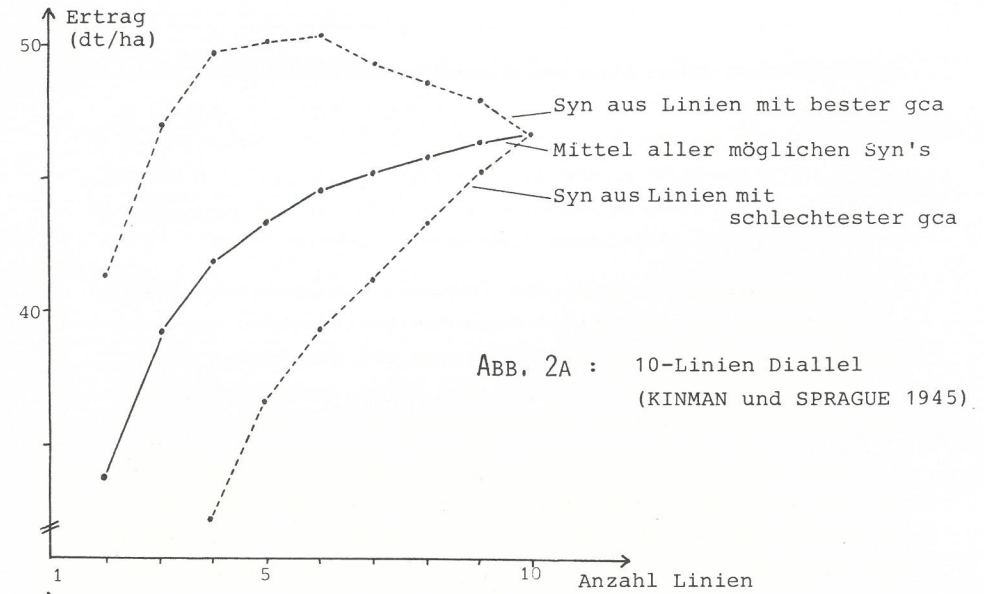


Abb. 2 : Abhängigkeit der Leistung von der Anzahl Eltern

diesem Beispiel mit einem Synthetik aus 5 bis 6 Linien erreichen.

Die optimale Anzahl von Eltern ist stark abhängig vom jeweiligen Material; in Abb. 2b ist ein 16-Linien Diallel dargestellt, das analog ausgewertet wurde, und bei dem die optimale Anzahl Eltern deutlich höher liegt als beim 10-Linien Diallel von KINMAN und SPRAGUE (1945).

Der Einfluß der Anzahl Eltern auf die Leistung der synthetischen Sorte ist abhängig von der genetischen Struktur der verwendeten Komponenten. Bei heterozygoten Pflanzen (Klone oder Einfachhybriden) als Eltern ist die im Synthetik vorhandene Inzucht so groß wie bei der doppelten Anzahl homozygoter Linien als Eltern. Es lassen sich nämlich aus z.B. 8 Inzuchtlinien 4 nichtverwandte Einfachkreuzungen herstellen, und die synthetische Sorte aus den 8 Inzuchtlinien entspricht in ihrer Leistung der Sorte aus den 4 Einfachkreuzungen oder auch aus den 4 S_1 -Linien dieser Einfachkreuzungen (GILMORE 1969).

Für polyploide Objekte folgerte GRAUMANN (1952) aus experimentellen Beobachtungen, daß bei heterozygoten tetraploiden Klonen als Eltern die Inzucht im Synthetik nur so groß ist wie bei der vierfachen Anzahl homozygoter diploider Linien als Eltern. Dies steht in Übereinstimmung mit theoretischen Berechnungen von BUSBICE (1969), jedoch kann unter anderen Modellannahmen (überwiegend Wechselwirkungen zwischen mehr als zwei Allelen) die Inzucht bei Polyploiden sogar höher liegen als bei Diploiden (GALLAIS 1981). Auch kann anders als bei Diploiden bei Polyploiden die Verwendung von teilweise ingezüchteten Eltern vorteilhaft sein (ROTILI und ZANNONE 1974, GALLAIS 1976b).

Experimentelle Untersuchungen über die optimale Anzahl von Eltern liegen bei verschiedenen Objekten vor. Ohne Anspruch auf Vollständigkeit sind einige solche Untersuchungen in Tabelle 2 zusammengefaßt. In den meisten Experimenten blieb die Variation der Anzahl Eltern in gewissen Grenzen ohne Einfluß auf die zu erreichende Leistung.

Tabelle 2 : Einige experimentelle Untersuchungen zur optimalen Anzahl Eltern bei synthetischen Sorten

Art	Empfohlene Anzahl Eltern	Autor
<i>diploid :</i>		
Mais	4 - 6 Inzuchtlinien	KINMAN und SPRAGUE 1945
Roggen	3 - 8 Inzuchtlinien	WRICKE und WEBER 1978
Dtsch. Weidelgras	4 Klone	BREESE und LEWIS 1960
<i>tetraploid :</i>		
Luzerne	2 - 4 Klone	BOLTON 1948
	2 - 4 Klone	SIMON 1971
	2 - 6 Klone	GRAUMANN 1952
	4 - 9 Klone	BUSBICE und GURGIS 1976
	ca.8 Klone	HILL und ELGIN 1981
Knaulgras	4 - 8 Klone	VINCOURT et al. 1977
	4-10 Klone	WEISS et al. 1951

Während die empfohlene Anzahl Eltern bei allen züchtmethodischen Untersuchungen in einigermaßen ähnlicher Größenordnung liegt, findet man in der züchterischen Praxis eine weit größere Variation hinsichtlich der Anzahl verwendeter Klone (Tabelle 3). Bei synthetischen Sorten von Futterpflanzen wurden in den USA von 4 bis zu über 40 Klonen verwendet. Ein Einfluß des Ploidiestufe ist nicht erkennbar.

Betrachtet man die in den USA registrierten Luzernesorten (Abb. 3), so ist auch dort die Zahl verwendeter Klone sehr unterschiedlich. Zwar bestehen etwa 2/3 der Sorten aus 4 bis 10 elterlichen Klonen, bei den übrigen Sorten werden aber weit mehr Klone verwendet als in allen züchtmethodischen Arbeiten empfohlen (vgl. mit Tabelle 2).

Diese Diskrepanz zwischen züchterischer Praxis und züchtmethodischer Forschung kann teilweise durch unterschiedliches Material bedingt sein. Die erwartete optimale Zahl Klone ist nämlich um so größer, je mehr Klone mit guter gca insgesamt zur Verfügung stehen. Das erklärt auch die Beobachtung, daß

Tabelle 3 : Verwendete Anzahl Klone bei synthetischen Sorten von Futterpflanzen in den USA

Ploidie*	Art	Anzahl Sorten	Anzahl Klone**
diploid	<i>Elymus junceus</i>	4	6, 10, 20, 26
	<i>Erharta calycina</i>	1	9
	<i>Melilotus alba</i>	1	5
	<i>Trifolium pratense</i>	3	10, 30, 58
tetraploid	<i>Dactylis glomerata</i>	4	4, 4, 4, 5
	<i>Lotus corniculatus</i>	1	34
	<i>Medicago media</i>	2	7, 15
	<i>Medicago sativa</i>	49	vgl. Abb. 3
hexaploid	<i>Trifolium repens</i>	3	5, 6, 9
	<i>Agropyron trichophorum</i>	1	12
	<i>Festuca arundinacea</i>	4	8, 11, 12, 13
oktoploid	<i>Phleum pratense</i>	2	9, 22
	<i>Astragalus cicer</i>	1	40
	<i>Bromus inermis</i>	2	5, 16
dodekaploid	<i>Buchloë dactyloides</i>	1	10
	<i>Elymus angustus</i>	1	22

* Angaben nach DARLINGTON und WYLIE (1955)

** Angaben nach den Sortenregistrierungen durch die Crop Science Society of America 1960-1981 (Crop Sci. 1-21)

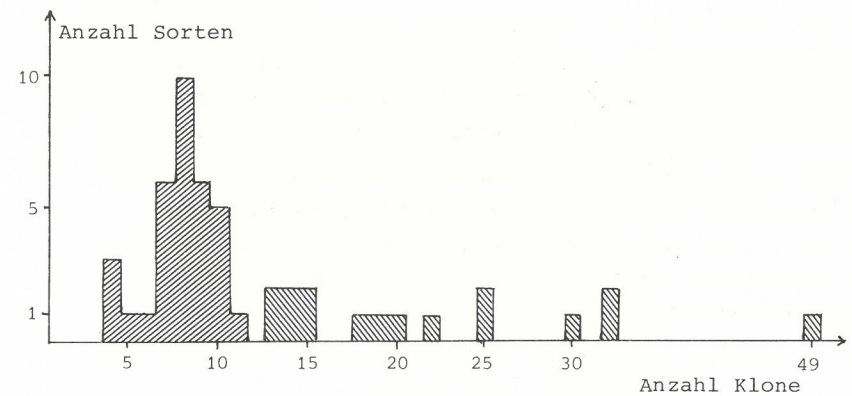


Abb. 3 : Verwendete Anzahl Klone bei synthetischen Luzerne-sorten in den USA (Quelle wie bei Tabelle 3)

mit steigendem Zuchtfortschritt ein Trend zu einer größeren Anzahl Eltern in synthetischen Sorten besteht (POEHLMAN 1979). Außerdem kann die Verwendung einer großen Zahl von Eltern Vorteile bringen, die bisher nicht erwähnt wurden. Synthetische Sorten aus vielen Eltern zeigen eine bessere Ertragsicherheit (LOWE et al. 1974, MORGENSTERN et al. 1982), sind zuverlässiger vorherzusagen (VINCOURT et al. 1977), führen zu weniger Problemen hinsichtlich Homogenität und Beständigkeit (SCHELLER 1976), und schließlich kann bei ihnen notfalls ein Klon eher durch einen anderen ersetzt werden, ohne daß sich das Sortenbild wesentlich ändert.

b) Berücksichtigung der Selbstungsleistung

Wie aus Formel (1) zu erkennen, ist die Leistung eines Synthetiks nicht nur vom Mittel aller Kreuzungen (C) abhängig, sondern auch von der Leistung der Selbstungen der Eltern (S). Diese Selbstungsleistung wird berücksichtigt bei der Berechnung der allgemeinen Sorteneignung eines Elters (engl. 'general varietal ability' = gva). ^{x abhängig $\mu(u)$ [Effekt!]}

Unter der allgemeinen Sorteneignung eines Elters ist die mittlere Leistung aller Synthetiks der Größe n zu verstehen, an denen dieser Elter beteiligt ist. Anders als die gca ist die gva also abhängig von der Größe der jeweils vorgesehenen synthetischen Sorte. Sie ist eine Kombination aus gca und Selbstungsleistung, wobei die Selbstungsleistung umso stärker berücksichtigt wird, je kleiner die Anzahl Eltern ist.

Das Konzept der allgemeinen Sorteneignung ist für Diploide von WRIGHT (1974) entwickelt worden, und wurde von GALLAIS (1975) auf Polyploide erweitert. Aus den Gleichungen (1) und (2) läßt sich unter den dort genannten Voraussetzungen ableiten:

für: $n \leq k$,
 k : Anzahl verfügbarer, untereinander komplementärer Komponenten

$$\begin{cases} (3) & gva(n)_i = \frac{1}{n} (2gca_i - \frac{2gca_i - l_i}{n}) \quad \text{für Diploide, und} \\ (4) & gva(n)_i = \frac{1}{n} (2gca_i - \frac{2k-1}{k} \frac{2gca_i - l_i}{n}) \quad \text{für nicht in-} \\ & \text{gezüchtete Polyploide, wobei } gva(n)_i \text{ die allgemeine Sorteneignung des Elters } i \text{ für eine synthetische Sorte aus } n \text{ El-} \end{cases}$$

sonst: (3) $gva(n)_i = \frac{k-n}{n^2(k-1)} l_i + \frac{2(k-n)(n-1)}{n^2(k-2)} gca_i$

tern und l_i der Effekt der Selbstungsleistung ($S_i - \bar{S}$) ist.

Die Berechnung der gva führt zu einer Selektion der Eltern für den Synthetik, die nicht immer in der Rangfolge mit einer Selektion nach der gca übereinstimmen muß. Außerdem läßt sich aus der gva die Leistung eines Synthetiks vorhersagen:

$$(5) \quad \hat{Y}_{gva} = \mu(n) + \sum_i gva(n)_i$$

wobei $\mu(n)$ der Mittelwert aller Synthetiks der Größe n ist.

Beispiel:

In der Tabelle 4 sind die Daten der Tabelle 1 so ausgewertet worden, als wären nur die gca (Spalte 'Mittel') und die Selbstungsleistung (Eigenleistung der Linien auf der Diagonalen) bekannt. Für die jeweils n besten Eltern sind die nach Formel (3) berechneten gva-Werte angegeben.

Tabelle 4 : Leistungsvorhersage synthetischer Sorten aus gca und Selbstungsleistung

Linie	gca_i	S_i	l_i	$gva(2)_i$	$gva(3)_i$	$gva(4)_i$	$gva(5)_i$	$gva(6)_i$	$gva(7)_i$	$gva(8)_i$	$gva(9)_i$
6	5,0	31,2	13,5	5,9	3,7	2,7	2,1	1,8	1,5	1,3	1,2
3	4,9	24,5	6,8	4,2	2,9	2,3	1,8	1,6	1,3	1,2	1,1
5	3,6	16,6	-1,1		1,5	1,3	1,1	1,0	0,9	0,8	0,7
7	2,3	17,9	0,2			0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,5
4	1,0	17,9	0,2					0,3	0,3	0,2	0,2
2	1,0	25,0	7,3				0,6	0,5	0,4	0,3	0,3
1	-2,3	20,0	2,3						-0,5	-0,5	-0,4
8	-3,2	9,5	-8,2							-0,8	-0,7
9	-4,1	12,6	-5,1								-0,9
10	-8,2	1,7	-16,0								
Mittel	0	17,7	0								
$\mu(n)$				33,9	39,3	42,0	43,6	44,7	45,5	46,1	46,5
\hat{Y}_{gva}				44,0	47,5	49,2	50,1	50,4	49,3	49,1	48,3
$\hat{Y}_{diallel}$				41,5	47,1	49,8	50,3	50,3	49,2	48,9	48,4
\hat{Y}_{gca}				40,0	45,9	48,3	49,3	49,9	49,4	48,9	48,2

In diesem Beispiel haben die Linien mit bester gca fast immer auch die höchste gva; nur bei dem Synthetik aus 5 Linien würde bei einer Selektion nach der gva aufgrund ihrer besseren Eigenleistung die Linie 2 statt der Linie 4 selektiert werden.

Mit Hilfe der gva kann nun die Leistung der Synthetiks vorhergesagt werden. Dazu muß zunächst das Mittel aller Kreuzungen (C) errechnet werden. Durch Umformung der Gleichung (1) folgt $C = (\bar{x} - S/N) \frac{N}{N-1}$ (N = Anzahl vorhandener Linien), und mit $\bar{x} = 46,9$, $S = 17,7$, $N = 10$ ergibt sich $C = 50,1$ dt/ha. Nun lassen sich $\mu(n)$ nach Formel (1) sowie \hat{Y}_{gva} nach Formel (5) errechnen. Die vorhergesagte Leistung des Synthetiks aus den beiden Elternlinien mit der höchsten gca ergibt sich danach z.B. als $\hat{Y}_{gva} = 50,1 - \frac{50,1 - 17,7}{2} + 5,9 + 4,2 = 44,0$ dt/ha. Die so aus gca und Selbstungsleistung vorhergesagten Werte (\hat{Y}_{gva}) stimmen gut überein mit der Leistungsvorhersage nach Formel (1) aus dem Diallel ($\hat{Y}_{diallel}$), in beiden Fällen wird das Optimum bei 6 Linien erwartet.

Eine Berücksichtigung der Selbstungsleistung nach dem Konzept der gva hat in vielen Fällen zu einer deutlich verbesserten Vorhersage geführt, besonders bei Elternzahlen von unter 10 (BUSBICE und GURGIS 1976, GALLAIS 1976a).

Selbst wenn die Selbstungsleistung nicht experimentell ermittelt wurde, ist eine angenäherte Berechnung der gva möglich, indem bei allen Eltern für S ein geschätzter mittlerer Wert eingesetzt wird. Die so errechneten gva-Werte stimmen in ihrer Rangfolge natürlich mit den gca-Werten überein, aber sie ermöglichen eine Leistungsvorhersage für verschieden große Synthetiks. Aus den Gleichungen (3) und (5) erhält man nach Umformung (für $l_i = 0$):

$$(6) \quad \hat{Y}_{gca} = \mu(n) + \frac{2(n-1)}{n^2} \sum_i gca_i$$

Damit stellt sich die Frage nach der optimalen Anzahl Eltern nicht mehr als abstraktes zuchtmethodisches Problem, sondern kann direkt am jeweils vorliegenden Material entschieden werden.

Beispiel:

Als geschätzte Leistung der Linien des Diallels sei 20 dt/ha angenommen. Mit diesem Schätzwert für S läßt sich wie oben C errechnen, in diesem Fall

ergibt sich $\hat{C} = 49,9$ dt/ha. Die nach Gleichung (6) errechneten Werte sind in Tabelle 4 in der Zeile \hat{Y}_{gca} angegeben. Zwar stimmen diese Werte nicht ganz so gut mit $\hat{Y}_{diallel}$ überein wie die \hat{Y}_{gva} -Werte, aber auch hier werden 6 Linien als Optimum gefunden.

c) Berücksichtigung der spezifischen Kombinationfähigkeit (sca)

Abschließend soll kurz auf die Frage eingegangen werden, inwieweit die Berücksichtigung der Effekte der spezifischen Kombinationsfähigkeit (engl. 'specific combining ability' = sca) sinnvoll ist.

Das Konzept der allgemeinen Sorteneignung läßt sich leicht erweitern durch eine Berücksichtigung der sca in Form einer spezifischen Sorteneignung (sva) für die Kombination von je zwei Eltern in einem Synthetik der Größe n :

$$(7) \quad sva(n)_{ij} = \frac{1}{n^2} 2sca_{ij} .$$

Als Leistungsvorhersage folgt daraus

$$(8) \quad \hat{Y}_{sca} = \mu(n) + \sum_i gva(n)_i + \sum_{ij} sva(n)_{ij} .$$

Diese Leistungsvorhersage ist im Grunde identisch mit der Vorhersage von $\hat{Y}_{diallel}$ nach Gleichung (1).

Aus den Formeln (7) und (8) wird deutlich, daß sca-Effekte die Vorhersage nur bei sehr kleinen Synthetiks, also etwa aus zwei oder höchstens drei Eltern, beeinflussen können, da sämtliche möglichen sca-Effekte (mit u.U. unterschiedlichen Vorzeichen) zu berücksichtigen sind, und außerdem alle Effekte noch durch n^2 dividiert werden.

Beispiel:

Die in Tabelle 4 vorhandenen Unterschiede zwischen \hat{Y}_{gva} und $\hat{Y}_{diallel}$ beruhen auf sca-Effekten; sie sind nur bei dem 2-Linien Synthetik nennenswert. Bei diesem Synthetik aus den Linien 6 und 3 ist der sca-Effekt der Kreuzung 6×3 beteiligt. Er ergibt sich aus Tabelle 1 nach

$$sca_{ij} = Y_{ij} - C - gca_i - gca_j \quad \text{als} \quad sca_{36} = 55,1 - 50,1 - 4,9 - 5,0 = -4,9 \text{ dt/ha.}$$

Der sva-Wert dieser Kreuzung ist damit nach (7) $sva(2)_{36} = -2,5$ dt/ha, und um diesen Betrag liegt $\hat{Y}_{diallel}$ für diesen Synthetik unter \hat{Y}_{gva} .

Bei dem 3-Linien Synthetik aus den Linien 6, 3 und 5 sind bereits drei verschiedene sca-Effekte beteiligt ($sca_{36} = -4,9$ dt/ha, $sca_{35} = +2,8$ dt/ha und $sca_{56} = +0,7$ dt/ha) die sich teilweise aufheben, und außerdem noch jeweils mit $1/9$ zu multiplizieren sind, so daß schon bei drei Komponenten die Berücksichtigung der sca kaum eine Änderung der erwarteten Leistung bringt.

Zusammenfassung

Im ersten Teil des Beitrags wird die Leistungsvorhersage synthetischer Sorten behandelt. Unter vereinfachten Annahmen (Zufallspaarung und Fehlen von Epistasie) läßt sich die Leistung eines Synthetiks vorhersagen aus der Anzahl beteiligter Eltern, den Kreuzungen zwischen den Eltern und den Selbstungen der Eltern.

Im zweiten Teil werden verschiedene Möglichkeiten zur Selektion der Eltern diskutiert. Erfolgt die Auswahl nur aufgrund der allgemeinen Kombinationsfähigkeit (gca), so stellt sich die Frage nach der optimalen Anzahl zu verwendender Eltern. Eine Lösung dieses Problems liegt in der Ermittlung der allgemeinen Sorteneignung (gva) aus gca und Selbstungsleistung, bzw. aus gca und einem geschätzten Wert für die Selbstungsleistung, wenn diese nicht ermittelt wurde. Eine Berücksichtigung der spezifischen Kombinationsfähigkeit (sca) ist nur bei sehr kleinen Synthetiks aus zwei oder höchstens drei Eltern sinnvoll.

Literatur

- Allison, J.C.S. u. R.N. Curnow, 1966: On the choice of tester parent for the breeding of synthetic varieties of maize (Zea mays L.). Crop Sci. 6, 541-544
- Bolton, J.L., 1948: A study of combining ability of alfalfa in relation to certain methods of selection. Sci.Agric. 28, 97-126
- Breese, E.L. u. E.J.Lewis, 1960: The effect of varying the numbers of parent plants on the behaviour of synthetic varieties. Report Welsh Plant Breed.Station 1959, 21-25
- Busbice, T.H., 1969: Inbreeding in synthetic varieties. Crop Sci. 9, 601-604

- Busbice, T.H. u. R.Y. Gurgis, 1976: Evaluating parents and predicting performance of synthetic alfalfa varieties. US Dep.Agric.Bull.ARS-S-130, 24 pp
- Castro G., M., Gardner, C.O. u. J.H. Lonquist, 1968: Cumulative gene effects and the nature of heterosis in maize crosses involving genetically diverse races. Crop Sci. 8, 97-101
- Darlington, C.D. u. A.P. Wylie, 1955: Chromosome atlas of flowering plants. 2nd edn. Allen and Unwin, London
- Eberhart, S.A., Harrison, M.N. u. F. Ogada, 1967: A comprehensive breeding system. Züchter 37, 169-174
- Gallais, A., 1974: Selection among synthetics. Theoret.Appl. Genetics 44, 24-30
- Gallais, A., 1975: Prévion de la vigueur et sélection des parents d'une variété synthétique. Ann.Amélior.Plantes 25, 233-264
- Gallais, A., 1976a: Development and application of prediction formulae for synthetics. Ann.Amélior.Plantes 26, 623-628
- Gallais, A., 1976b: The use of heterosis in autotetraploid cross-fertilized plants with some applications to lucerne and cocksfoot. Ann.Amélior.Plantes 26, 639-646
- Gallais, A., 1981: Quantitative genetics and breeding theory of autopolyploid plants. In: Quantitative genetics and breeding methods (Ed. A.Gallais), I.N.R.A., Versailles. Pp.189-216
- Geiger, H.H., 1982: Synthetische Sorten. III. Einfluß der Vermehrungsgeneration und des Selbstungsanteils. Vorträge für Pflanzenzüchtung 1 (im Druck)
- Gilmore, E.C., 1969: Effect of inbreeding of parental lines on predicted yields of synthetics. Crop Sci. 9, 102-104
- Graumann, H.O., 1952: The polycross method of breeding in relation to synthetic varieties and recurrent selection of new clones. Proc.6th Int.Grassl.Congr. 1, 314-319
- Griffing, B., 1956: Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Austral. J.Biol.Sci. 9, 463-493
- Hallauer, A.R. u. J.B. Miranda,Fo., 1981: Quantitative genetics in maize breeding. Iowa State University Press, Ames, Iowa
- Hill, Jr., R.R., 1971: Effect of the number of parents on the mean and variance of synthetic varieties. Crop Sci. 11,283-286
- Hill, Jr., R.R. u. J.H. Elgin, Jr., 1981: Effect of the number of parents on performance of alfalfa synthetics. Crop Sci. 21, 298-300
- Kinman, M.L. u. G.F. Sprague, 1945: Relation between number of parental lines and theoretical performance of synthetic varieties of corn. J.Am.Soc.Agron. 37, 341-351
- Kobabe, G., 1978: Der Einfluß männlich steriler Genotypen auf den Heterozygoten-Anteil in synthetischen Sorten. Z.Pflanzenzüchtg. 81, 149-158

- Lowe, C.C., Cleveland, R.W. u. R.R. Hill, Jr., 1974: Variety synthesis in alfalfa. *Crop Sci.* 14, 321-325
- Morgenstern, K., Geiger, H.H., Singh, R.K. u. C. Diener, 1982: Influence of number of parents on the phenotypic stability of synthetics in rye. (in Vorbereitung)
- Neal, N.P., 1935: The decrease in yielding capacity in advanced generations of hybrid corn. *J.Am.Soc.Agron.* 27, 666-670
- Poehlman, J.M., 1979: Breeding field crops. 2nd edn. AVI Publishing Company, Westport, Connecticut
- Rotili, P. u. L. Zannone, 1974: General and specific combining ability in lucerne at different levels of inbreeding and performance of second-generation synthetics measured in competitive conditions. *Euphytica* 23, 569-577
- Scheller, H., 1976: Ertrag und Entwicklung verschiedener Merkmale in 3 aufeinanderfolgenden Vermehrungsgenerationen von synthetischen Sorten bei Lieschgras. *Bayer.Landw.Jb.* 53, 29-34
- Schnell, F.W., 1982: Synthetische Sorten. I. Begriff und Methodik. Vorträge für Pflanzenzüchtung 1 (im Druck)
- Simon, U., 1971: Einfluß der Zusammensetzung auf den Ertrag synthetischer Luzernesorten. *Z.Acker-u.Pflanzenbau* 134, 165-174
- Sprague, G.F. u. M.T. Jenkins, 1943: A comparison of synthetic varieties, multiple crosses, and double crosses in corn. *J.Am.Soc.Agron.* 35, 137-147
- Vincourt, P., Gallais, A. u. J.-C. Bertholleau, 1977: Etude expérimentale de l'évolution de la vigueur de variétés synthétiques au cours des générations de multiplication. *Ann.Amélior.Plantes* 27, 675-703
- Weiss, M.G., Taylor, L.H. u. I.J. Johnson, 1951: Correlations of breeding behaviour with clonal performance of orchard-grass plants. *Agron.J.* 43, 594-602
- Wricke, G. u. W.E. Weber, 1978: Number of lines for synthetic varieties in rye. *Ann.Amélior.Plantes* 28, 667-674
- Wright, A.J., 1974: A genetic theory of general varietal ability for diploid crops. *Theoret.Appl.Genetics* 45, 163-169
- Wright, A.J., 1981: The quantitative genetics of diploid synthetic varieties. In: Quantitative genetics and breeding methods (Ed. A.Gallais), I.N.R.A., Versailles, Pp. 137-157
- Wright, S., 1922: The effects of inbreeding and cross-breeding on guinea pigs. *US Dep.Agric.Bull.* 1121, 61 pp

Anschrift des Verfassers: Dr. Heiko C. Becker, Universität Hohenheim (350/1), Institut für Pflanzenzüchtung, Saatgutforschung und Populationsgenetik, Postfach 700562, D-7000 Stuttgart 70