

Untersuchungen zur Korrelation zwischen Eigen- und Testkreuzungsleistung bei Mais

R. MIHALJEVIC, C.C. SCHÖN, H.F. UTZ und A.E. MELCHINGER

Einleitung

Das zentrale Ziel in Hybridzüchtungsprogrammen von Mais ist die Selektion von Linien mit einer hohen Kreuzungsleistung. Da die Herstellung und Prüfung der Testkreuzungen jedoch sehr zeit- und kostenaufwendig ist, wurde schon früh in der Geschichte der Maiszüchtung das weit einfachere Selektionskriterium, nämlich die *per se* oder Eigenleistung der Linien (EL) für eine Vorauswahl der Linien in Betracht gezogen. Zudem ist die EL der Linien für eine ökonomische Saatgutproduktion relevant, insbesondere bei Einfachhybriden.

Die Aussichten einer simultanen Verbesserung der EL- und Testkreuzungsleistung (TL) sowie eine indirekte Verbesserung der TL durch Selektion auf EL werden von der genotypischen Korrelation r_g (EL, TL) zwischen den beiden Selektionskriterien bestimmt (GALLAIS, 1997). Diese war deshalb Gegenstand zahlreicher experimenteller und theoretischer Arbeiten. Eine eingehende Übersicht geben HALLAUER und MIRANDA (1981), speziell europäisches Zuchtmaterial wurde von EBERHARD (1977), MANN et al. (1980), SCHMIDT (1977), SPÄTH (1973) und WEISS (1981) untersucht.

Für Merkmale mit hoher Heritabilität wie Tage bis Blüte, Kolben-TS-Gehalt und Wuchshöhe wurden meist mittlere bis hohe Schätzwerte für r_g (EL, TL) ermittelt. Beim Korntrag wurden in frühen Generationen (F_2 , F_3) vorwiegend mittlere bis niedrige, in fortgeschrittenen Selbstungsgenerationen (ab F_4) meist sehr niedrige Korrelationen gefunden. Da häufig nur eine geringe Zahl (≤ 30) von Linien untersucht wurde, wiesen die Schätzwerte einen relativ hohen Standardfehler auf, und streuten erheblich zwischen den Studien.

Das untersuchte Linienmaterial umfasste anfangs unselektierte Linien aus Selbstungsgenerationen panmiktischer Populationen. Im Gegensatz dazu werden heutzutage in der praktischen Maiszüchtung (im sog. „second cycle breeding“) neue Basispopulationen vorwiegend aus Kreuzungen von Elitelinien desselben Formenkreises aufgebaut. Für diese Situation liegen lediglich zwei neuere Untersuchungen mit US-amerikanischem Elitematerial vor (AUSTIN et al., 2000; BEAVIS et al., 1994), die beide sehr geringe Schätzwerte für r_g (EL, TL) berichteten. Ein fundamentaler Unterschied zwischen panmiktischen und F_2 -Populationen besteht darin, dass erstere sich im oder nahe des Gametenphasengleichgewichts befinden, während letztere ein erhebliches Gametenphasenungleichgewicht (GPU) zwischen gekoppelten Genen aufweisen. Negatives GPU kann zu einer erheblichen Reduktion der Korrelation r_g (EL, TL) führen (SEITZ, 1989).

Im folgenden sollen für die Situation des „second cycle breeding“ Schätzwerte an aktuellem Maiszuchtmaterial aus dem europäischen Flintformenkreis für vier Populationen in verschiedenen Selbstungsgenerationen (F_3 - bis F_6 -Linien) mit relativ großem Populationsumfang ermittelt werden.

Die Assoziation zwischen EL und TL lässt sich nur interpretieren, wenn Kenntnisse über die relative Bedeutung von Additiv-, Dominanz- und Epistasieeffekten bekannt sind. SEITZ (1989) interpretierte die Korrelation r_g (EL, TL) in Abhängigkeit von den Genfrequenzen, dem Dominanzgrad und dem Inzuchtkoeffizienten in der Linienpopulation und im Tester. Er untersuchte darüberhinaus den Einfluss von Epistasie und GPU mit einem 2-Loci Modell. Insgesamt zog SEITZ (1989) den Schluss, dass keiner der von ihm untersuchten Faktoren al-

lein eine ausreichende Erklärung für die in der Literatur, vor allem beim Merkmal Korntrag, beobachteten geringen Schätzwerte für r_g (EL, TL) bot. Er sah deshalb eine erhebliche Diskrepanz zwischen Theorie und experimentellen Befunden beim Testen gegen die eigene Population.

SMITH (1986) zeigte, dass nach Aufsummation über Loci bereits ein einfaches Modell mit Additiv- und Dominanzeffekten die empirischen Beobachtungen über die maskierenden Effekte günstiger dominanter Allele eines ingezüchteten Testers erklären kann. Dieses Modell schließt jedoch Linien \times Tester-Interaktionen mit überdominanter oder epistatischer Genwirkung nicht aus.

Mit Hilfe von in verschiedenen Generationen ermittelten Schätzwerten der Variations- und Kovariationsparameter zwischen der EL und TL sind wir in der Lage die theoretischen Erkenntnisse zur r_g (EL, TL) anhand experimenteller Befunde zu überprüfen. Mit der QTL-Analyse steht heute ein weiteres Instrumentarium zur Verfügung, um auf molekularer Ebene die obige Korrelation zu deuten. Es stellt sich die Frage, wie stark die geschätzten QTL-Effekte für EL und TL übereinstimmen.

Material und Methoden

Materialentwicklung

Für die Untersuchung der Korrelation zwischen EL und TL wurden vier Populationen von Maislinien (F_3 - bis F_6 -Linien) verwendet. Die vier Elterngenotypen entstammten den Maiszuchtprogrammen der KWS SAAT AG (Linie A = KW1265, Linie D = KW 1292) und der Universität Hohenheim (Linie B = D146, Linie C = D145). Sie gehörten zu Beginn der 90er Jahre zum leistungsstärksten Elitezuchtmaterial im europäischen

Autoren: Dipl.-Ing. sc. agr. Renata MIHALJEVIC, Prof. Dr. H.F. UTZ, Prof. Dr. A.E. MELCHINGER, Institut für Pflanzenzüchtung, Saatgutforschung und Populationsgenetik und Dr. C.C. SCHÖN, Landessaatzuchtanstalt, Universität Hohenheim, Fruwirthstraße 21, D-70599 STUTTGART, Email: mihaljev@uni-hohenheim.de



Flint-Formenkreis. Die vier Populationen wurden im Rahmen des EUREKA-Projektes 290 von der KWS SAAT AG aus den jeweiligen F_1 -Kreuzungen durch fortgesetzte Selbstung entwickelt. Hierbei wurde streng darauf geachtet, dass keine züchterische Selektion stattfand und die erzeugten Linien eine Zufallsstichprobe aus der jeweiligen Population darstellten. Um eine möglichst hohe Güte (Power) und Genauigkeit der QTL-Detektion zu erreichen, wurde bei einer Population ($A \times B^I$) ein sehr großer Populationsumfang ($N = 380$) gewählt. Die restlichen drei Populationen ($A \times B^{III}$, $A \times C$ und $C \times D$) hatten nur etwa ein Drittel dieses Umfangs und waren primär für die Verifikation der in $A \times B^I$ gefundenen QTL und die Überprüfung der dort ermittelten Schätzwerte vorgesehen (nähere Beschreibung in MIHALJEVIC et al., 2004b).

Evaluierung der EL und TL

Für die Evaluierung der TL wurden die Linien aller vier Populationen einschließlich ihrer Elternlinien mit einem Tester aus dem Iodent-Formenkreis angepaart ($T2 = KW5162$). Sämtliche Nachkommenschaften aller vier Populationen wurden in Feldexperimenten der KWS SAAT AG an vier bis fünf Umwelten in Deutschland auf agronomisch wichtige Merkmale der Körnerleistung (Kornertrag, Korn-Trockensubstanzgehalt bzw. Kornfeuchte, Tausendkorngewicht, Korn-Proteinkonzentration und Wuchshöhe) hinsichtlich ihrer EL und TL geprüft (nähere Angaben in MIHALJEVIC et al., 2004a, b). Als Versuchsanlagen dienten Gitter mit zwei Wiederholungen: ein 40×10 Gitter für die Evaluierung der TL in $A \times B^I$ und ein 30×10 Gitter für die Evaluierung der Linien *per se* in $A \times B^I$. Für die restlichen Populationen wurde jeweils ein 15×10 Gitter für die Evaluierung der EL und TL-Nachkommenschaften verwendet. Die Leistungsprüfungen wurden in einreihigen (EL) bzw. doppelreihigen (TL) Parzellen durchgeführt.

Die biometrische Verrechnung der Versuche (Einzelortanalysen, Serienverrechnung) erfolgte mit der institutseigenen Software PLABSTAT (UTZ, 1991). In Kovarianzanalysen wurden die phänotypischen und genotypischen Korrelationen zwischen EL und TL bestimmt (nä-

here Beschreibung in MIHALJEVIC et al., 2004b).

QTL-Analysen

Die Gesamtzahl der polymorphen RFLP-Marker pro Population lag zwischen 89 und 151. Eine gemeinsame integrierte Karte über die Populationen wurde mit dem Software-Programm JOINMAP (VAN OOIJEN und VOORRIPS, 2001) erstellt.

In jeder Population wurden getrennt nach EL und TL QTL detektiert. Als biometrisches Verfahren wurden die im Programm PLABQTL (UTZ und MELCHINGER, 1996) implementierten Verfahren „composite interval mapping“ (JANSEN und STAM, 1994; ZENG, 1994) sowie Kreuzvalidierung eingesetzt. Das letztere ist vonnöten, wenn der Datensatz sowohl zur Detektion der QTL als auch zur Schätzung der Geneffekte benutzt wird. Gleichzeitig kann durch die Kreuzvalidierung der Anteil der genetischen Varianz, der durch QTL-Marker-Assoziationen erklärt wird, unverzerrt geschätzt werden und die Aussichten einer markergestützten Selektion realistisch beurteilt werden (MELCHINGER et al., 1998; UTZ et al., 2000).

Hiermit wurden ähnliche Ergebnisse wie mit einer unabhängigen Validierung erhalten, ohne dass der experimentelle Aufwand sich erhöhte.

Die Übereinstimmung zwischen den für EL und TL detektierten QTL wurde mit zwei Parametern überprüft: (i) mittels der Anzahl kongruenter QTL, welche unabhängig vom Vorzeichen ihrer geschätzten Effekte im Abstand von 20 cM voneinander detektiert wurden, und (ii) mittels der genotypischen Korrelation zwischen der vorhergesagten und beobachteten TL, $r_g(M_{EL}, Y_{TL})$. Hierbei entspricht M_{EL} dem aufgrund der Marker bzw. EL-QTL vorhergesagten Wert einer Linie, und Y_{TL} der beobachteten TL dieser Linie (UTZ et al., 2000).

Ergebnisse und Diskussion

Die geschätzten Populationsparameter für EL und TL sind in MIHALJEVIC et al. (2004a, b) ausführlich erörtert worden. Hier soll der Schwerpunkt auf den Vergleich zwischen EL und TL gesetzt werden.

Vergleich zwischen Eigen- und Testkreuzungsleistung

Die EL der Linien war in allen Populationen niedriger als die TL und zwar für alle Merkmale außer für Kornfeuchte und Proteinkonzentration. Die genotypische Varianz ($\hat{\sigma}_g^2$) für EL war signifikant größer als diejenige für TL in allen untersuchten Merkmalen und Populationen. Entsprechendes galt für die Genotyp \times Umwelt-Interaktionsvarianz ($\hat{\sigma}_{ge}^2$) mit der Ausnahme von Kornertrag in $A \times B^{III}$ und $A \times C$ (Tabelle 1).

Die Differenz der genotypischen Varianz der TL im Vergleich zur EL hängt ab von der „Testerstärke“ (Leistungsniveau des Testers) sowie der genotypischen Korrelation zwischen EL und TL. Für einen Tester mit überwiegend dominant wirkenden Allelen, welche die segregierenden Populationsallele maskieren, ist die $\hat{\sigma}_g^2$ für TL stark reduziert und erwartungsgemäß ebenso die genotypische Korrelation $r_g(EL, TL)$. SMITH (1986) zeigte, dass im Falle von vollständiger Dominanz sowie einer Genfrequenz von 0.5 $r_g(EL, TL)$ sich umgekehrt proportional zum Verhältnis der beiden genotypischen Varianzen $\hat{\sigma}_g^2(EL)$ und $\hat{\sigma}_g^2(TL)$ verhält. Wir konnten jedoch keinen signifikanten Zusammenhang zwischen dem Verhältnis dieser Varianzen und $r_g(EL, TL)$ in dieser Studie nachweisen.

Das Verhältnis $\hat{\sigma}_g^2(EL)/\hat{\sigma}_g^2(TL)$ variierte zwischen 2.0 (Kornertrag in $A \times C$) und 7.2 (Kornertrag in $C \times D$). Die größten Varianzverhältnisse wurden erwartungsgemäß für den vermutlich durch viele dominante Gene gesteuerten Kornertrag gefunden, jedoch nur in den Populationen $A \times B^I$ und $C \times D$.

Verschiedene Ursachen sind für die mangelnde Übereinstimmung von $r_g(EL, TL)$ und $\hat{\sigma}_g^2(EL)/\hat{\sigma}_g^2(TL)$ zu nennen. Erstens entsprachen die Annahmen von SMITH (1986) nicht voll den Gegebenheiten in unseren Experimenten. SMITH untersuchte den biallelen Fall, wir hatten hingegen einen triallelen Fall: zwei Populationsallele und ein Testerallel. Ferner stammte unser Tester aus einem anderen heterotischen Pool und nicht aus derselben Population wie die Linien.

Zweitens hatten die Linien der vier Populationen einen unterschiedlichen Heterozygotiegrad. Im Unterschied zu TL, hängt die EL einer F_3 -Linie im Wesentlichen vom Heterozygotiegrad ihrer elterlichen F_2 -Pflanze ab. Trotz der großen Variationsbreite des an den Markerloci gegebenen Heterozygotiegrades der F_2 -Pflanzen der Population $A \times B^I$ (28.3 bis 75.4%), war dieser für den Kornertrag nur schwach mit der EL korreliert ($r_g = 0.13$, $P < 0.05$).

Drittens dürften die breiten Konfidenzintervalle der genotypischen Korrelation r_g (EL, TL) (Tabelle 2) nicht außer Acht gelassen werden. Beispielsweise variierten die 95%-Konfidenzintervalle für die Schätzwerte von r_g (EL, TL) von 0.07 bis 0.87 für den Kornertrag in der kleinsten Population $A \times B^{III}$. Höchste Schätzgenauigkeit wurde für die Merkmale Wuchshöhe und Kornfeuchte in der größten Population $A \times B^I$ erreicht. Dies stimmt mit den Ergebnissen von LIU et al. (1997) überein, der beweisen konnte, dass die Heritabilität und Populationsgröße die entscheidenden Faktoren für die Schätzgenauigkeit der genotypischen Korrelationen darstellen.

Phänotypische Korrelationen zwischen EL und TL, \hat{r}_p (EL, TL), waren für den Kornertrag in allen Populationen niedrig, jedoch signifikant (Tabelle 2). Für die anderen Merkmale war die \hat{r}_p (EL, TL) jedoch von mittlerer Höhe ($0.40 < \hat{r}_p < 0.75$). Die Höhe von r_g (EL, TL) zeigt an, inwiefern die TL mit Hilfe einer Selektion auf EL sich verbessern lässt. In allen Fällen war r_g (EL, TL) größer Null und höher als die entsprechende \hat{r}_p (EL, TL). r_g (EL, TL) erstreckte sich von 0.28 bis 0.56 für den Kornertrag und von 0.52 bis 0.87 für die anderen vier Merkmale.

Die geschätzten genotypischen Korrelationen in unseren Populationen des europäischen Flint-Formenkreises stimmten größtenteils mit den Schätzwerten aus den US-amerikanischen Studien mit den Linien des Dent-Formenkreises überein (siehe Übersicht bei HALLAUER und MIRANDA, 1981). Generell ergab sich für Merkmale mit höherer Heritabilität und vermutlich eher additiver Genwirkungsweise wie Kornfeuchte, Tausendkorngewicht, Proteinkonzentration und Wuchshöhe ein höherer Schätz-

wert der r_g (EL, TL) (> 0.7), hingegen wurden für den Kornertrag die niedrigsten Werte ermittelt.

QTL für Eigen- und Testkreuzungsleistung

Detaillierte Angaben über die Lage und Effektgröße einzelner für EL und TL detektierter QTL sind unter <http://www.maizegdb.org> sowie MIHALJEVIC et al. (2004a, b) zu finden. Nachfolgend möchten wir vornehmlich auf die größte Population $A \times B^I$ eingehen.

Von den insgesamt 44 detektierten QTL für EL über alle Merkmale in $A \times B^I$ waren 21 in einer Distanz von 20 cM ebenfalls für TL detektiert worden (Tabelle 2). Das Verhältnis von der Anzahl gemeinsam für EL und TL detektierter QTL zu der Gesamtanzahl für EL detektierter QTL war für den Kornertrag am niedrigsten. Für die anderen Merkmale wurden über die Hälfte der für EL detektierten QTL auch für TL detektiert. Die Anzahl der für EL und TL gemeinsamen QTL war vermutlich etwas unterschätzt, da relativ zu der von SCHÖN et al. (1994) publizierten Referenzkarte in dieser Studie nur 70% des Genoms mit der integrierten genetischen Karte abgedeckt worden war. Da die Güte (Power) der QTL-Detektion bei kleineren QTL nur 50% oder weniger betragen dürfte, reduzierte sich auch die Wahrscheinlichkeit einer gleichzeitigen Detektion für EL und TL. Insbesondere fiel dies bei Populationsgrößen kleiner 100 ins Gewicht, wie z.B. bei der $A \times B^{III}$ mit der Anzahl auf TL geprüfter Linien gleich 71. Ähnliches fanden MELCHINGER et al. (1998) beim Vergleich der QTL über zwei Tester. Sie fanden, dass abgesehen von Kornertrag, ungefähr die Hälfte der detektierten QTL über die beiden Tester übereinstimmte. Wir schließen daraus, dass für Merkmale mit primär additiver Genwirkungsweise und hoher Heritabilität wie Kornfeuchte, Tausendkorngewicht, Proteinkonzentration und Wuchshöhe eine Vorhersage der TL aufgrund der EL der Linien möglich ist.

Die genotypischen Korrelationen zwischen der vorhergesagten TL aufgrund der QTL-Ergebnisse für EL und der tatsächlich beobachteten TL, r_g (M_{EL}, Y_{TL}), waren recht unterschiedlich je nach Population und Merkmal (Tabelle 2). Für

den Kornertrag wurde die höchste r_g (M_{EL}, Y_{TL}) in der Population $C \times D$ ermittelt und die niedrigste in der Population $A \times B^I$. Den größten Schätzwert für r_g (M_{EL}, Y_{TL}) erhielten wir für das Merkmal Wuchshöhe in $A \times B^I$. Die Anzahl der für EL und TL gemeinsamen QTL war nicht proportional zu der Größe von r_g (M_{EL}, Y_{TL}). Die Ursache könnte in der gewählten QTL-Detektionsschwelle liegen (SCHÖN et al., 2004). Ferner zeigten die Schätzwerte von r_g (EL, TL) und r_g (M_{EL}, Y_{TL}) nur für den Kornertrag eine vergleichbare Größe. Die Größe von r_g (M_{EL}, Y_{TL}) ist merkmalsabhängig und eine Funktion der durch EL-QTL erklärten genotypischen Varianz. Die Größe von r_g (M_{EL}, Y_{TL}) stimmte jedoch in unseren Experimenten nicht grundsätzlich mit der kreuzvalidierten genotypischen Varianz der EL-QTL überein. Dieses ist höchstwahrscheinlich auf den Mangel an Schätzgenauigkeit von r_g (M_{EL}, Y_{TL}), insbesondere in kleineren Populationen für Kornertrag zurückzuführen (Tabelle 2).

Zusammenfassung (züchterische Relevanz)

Die Höhe der genotypischen Korrelation zwischen Linieneigenleistung (EL) und Testkreuzungsleistung (TL), r_g (EL, TL), in vier Populationen des europäischen Flint-Formenkreises stimmten mit den bereits veröffentlichten Schätzwerten der betreffenden Korrelation für Populationen aus dem US-amerikanischen Dent-Formenkreis überein. Eine indirekte Verbesserung der TL durch frühe Selektion auf EL war für die Merkmale Kornfeuchte, Tausendkorngewicht, Proteinkonzentration und Wuchshöhe erfolgversprechend. Für diese Merkmale wurden mehr als die Hälfte der für EL detektierten QTL ebenfalls für TL detektiert. Beim Kornertrag scheint eine direkte Bewertung der TL bzw. EL notwendig, da sie sehr niedrig korreliert waren. Große Populationsumfänge sind vorauszusetzen, um die Übereinstimmung zwischen QTL-Experimenten und die Aussichten marker-gestützter Selektion (MAS) auch bei mittleren bzw. kleinen QTL beurteilen zu können. Maßgebend ist ebenso der ökonomische Aspekt hinsichtlich der relativen Vorzüglichkeit von MAS.

Tabelle 1: Varianzkomponenten und Heritabilitäten von 280 F_{2:3} (AxB^I), 120 F_{4:6} (AxB^{III}), 131 F_{3:5} (AxC) und 135 F_{3:5} (CxD) Linien, welche auf ihre Eigenleistung (EL) geprüft wurden, sowie von 380 F_{2:3} (AxB^I), 71 F_{4:5} (AxB^{III}), 109 F_{3:4} (AxC), und 84 F_{3:4} (CxD) Linien evaluiert für ihre Testkreuzungsleistung (TL) mit dem Tester T2 in fünf agronomischen Merkmalen an vier bis fünf Umwelten.

Parameter	Population							
	EL (AxB ^I)	TL (AxB ^I)	EL (AxB ^{III})	TL (AxB ^{III})	EL (AxC)	TL (AxC)	EL (CxD)	TL (CxD)
Kornertrag								
$\hat{\sigma}_g^2$ †	0.877 ± 0.081**	0.129 ± 0.020**	1.034 ± 0.148**	0.492 ± 0.119**	0.719 ± 0.098**	0.271 ± 0.061**	1.447 ± 0.194**	0.201 ± 0.045**
$\hat{\sigma}_{ge}^2$ †	0.170 ± 0.022**	0.155 ± 0.028**	0.274 ± 0.037**	0.825 ± 0.091**	0.183 ± 0.025**	0.619 ± 0.061**	0.306 ± 0.044**	0.175 ± 0.038**
$\hat{\sigma}_e^2$ †	0.536 ± 0.022	0.811 ± 0.032	0.383 ± 0.025	0.494 ± 0.029	0.284 ± 0.018	0.505 ± 0.029	0.527 ± 0.034	0.548 ± 0.032
\hat{h}^2 ‡	0.91	0.48	0.90	0.70	0.90	0.61	0.91	0.69
K.I. von \hat{h}^2 ‡	0.89 - 0.92	0.38 - 0.56	0.86 - 0.92	0.55 - 0.79	0.86 - 0.92	0.46 - 0.71	0.88 - 0.93	0.56 - 0.78
Kornfeuchte								
$\hat{\sigma}_g^2$ †	135.11 ± 12.95**	59.44 ± 5.30**	378.10 ± 52.64**	76.81 ± 14.49**	246.86 ± 33.2**	53.31 ± 8.49**	268.83 ± 36.29**	46.40 ± 8.55**
$\hat{\sigma}_{ge}^2$ †	53.07 ± 4.11**	20.53 ± 2.57**	80.24 ± 9.80**	23.93 ± 4.46**	53.01 ± 6.96**	20.32 ± 3.59**	69.63 ± 8.31**	18.10 ± 3.88**
$\hat{\sigma}_e^2$ †	74.57 ± 3.05	65.10 ± 2.56	87.02 ± 5.67	51.76 ± 3.02	76.15 ± 4.90	54.42 ± 3.14	82.72 ± 5.33	55.32 ± 3.18
\hat{h}^2 ‡	0.88	0.82	0.92	0.88	0.92	0.85	0.91	0.84
K.I. von \hat{h}^2 ‡	0.86 - 0.90	0.78 - 0.84	0.90 - 0.94	0.83 - 0.92	0.89 - 0.94	0.79 - 0.89	0.88 - 0.93	0.76 - 0.88
Tausendkorngewicht								
$\hat{\sigma}_g^2$ †	415.50 ± 36.92**	76.85 ± 6.62**	555.21 ± 77.64**	180.73 ± 32.63**	269.24 ± 37.49**	135.28 ± 20.14**	394.73 ± 50.92**	157.26 ± 25.97**
$\hat{\sigma}_{ge}^2$ †	45.96 ± 5.34**	19.03 ± 2.77**	127.25 ± 15.16**	32.31 ± 6.73**	91.44 ± 10.36**	22.69 ± 5.42**	33.87 ± 7.10**	12.45 ± 5.35**
$\hat{\sigma}_e^2$ †	128.20 ± 5.24	74.14 ± 2.93	129.55 ± 8.44	84.42 ± 4.89	94.27 ± 6.06	93.88 ± 5.30	107.24 ± 6.91	94.21 ± 5.43
\hat{h}^2 ‡	0.95	0.85	0.92	0.92	0.89	0.91	0.95	0.93
K.I. von \hat{h}^2 ‡	0.94 - 0.96	0.82 - 0.87	0.89 - 0.94	0.89 - 0.95	0.85 - 0.91	0.87 - 0.93	0.93 - 0.96	0.90 - 0.95
Proteinkonzentration								
$\hat{\sigma}_g^2$ †	27.14 ± 2.48**	5.10 ± 0.50**	50.63 ± 6.98**	15.39 ± 2.80**	39.03 ± 5.21**	10.43 ± 1.61**	72.96 ± 9.51**	13.85 ± 2.33**
$\hat{\sigma}_{ge}^2$ †	3.24 ± 0.57**	2.01 ± 0.28**	10.12 ± 1.13**	3.35 ± 0.63**	8.07 ± 0.98**	2.96 ± 0.56**	9.68 ± 1.50**	2.39 ± 0.56**
$\hat{\sigma}_e^2$ †	15.76 ± 0.64	5.78 ± 0.26	8.68 ± 0.54	7.28 ± 0.42	9.71 ± 0.62	8.80 ± 0.50	19.38 ± 1.22	8.40 ± 0.48
\hat{h}^2 ‡	0.92	0.76	0.93	0.92	0.92	0.88	0.94	0.91
K.I. von \hat{h}^2 ‡	0.91 - 0.94	0.71 - 0.80	0.91 - 0.95	0.88 - 0.94	0.90 - 0.94	0.83 - 0.91	0.92 - 0.95	0.88 - 0.94
Wuchshöhe								
$\hat{\sigma}_g^2$ †	102.8 ± 9.42**	33.21 ± 2.64**	202.6 ± 27.40**	40.54 ± 7.57**	113.8 ± 15.54**	52.90 ± 7.88**	152.6 ± 20.10**	40.59 ± 7.02**
$\hat{\sigma}_{ge}^2$ †	14.07 ± 2.24**	4.69 ± 0.97**	19.07 ± 3.49**	8.18 ± 2.22**	26.42 ± 3.78**	8.58 ± 2.15**	20.86 ± 3.74**	4.78 ± 2.30*
$\hat{\sigma}_e^2$ †	60.39 ± 2.46	47.71 ± 1.26	45.33 ± 2.95	31.63 ± 1.83	44.81 ± 2.88	37.57 ± 2.16	52.40 ± 3.36	41.73 ± 1.19
\hat{h}^2 ‡	0.92	0.91	0.95	0.89	0.90	0.91	0.93	0.89
K.I. von \hat{h}^2 ‡	0.90 - 0.93	0.90 - 0.92	0.93 - 0.96	0.84 - 0.93	0.87 - 0.93	0.87 - 0.93	0.90 - 0.95	0.84 - 0.92

** Significant bei $\alpha = 0.05$ bzw. 0.01 † Standardfehler ist jeweils beigefügt ‡ 95%-Konfidenzintervall (K.I.)

Tabelle 2: Phänotypische (\hat{r}_p) und genotypische (\hat{r}_g) Korrelationen zwischen der Eigenleistung (EL) und Testkreuzungsleistung (TL) der Linien, die Anzahl für EL und TL detektierter und davon gemeinsamer QTL, der kreuzvalidierte Anteil der durch die QTL erklärten genotypischen Varianz ($\tilde{P}_{TS.ES}$) sowie die genotypische Korrelation zwischen EL und TL basierend auf QTL für EL, (M_{EL}, Y_{TL}). Die Parameter sind für fünf agronomische Merkmale gerechnet.

Parameter	Population			
	AxB ^I	AxB ^{III}	AxC	CxD
Kornertrag				
\hat{r}_p (EL, TL)	0.19 [0.09;0.30] [†]	0.33 [0.07;0.58]	0.38 [0.21;0.54]	0.42 [0.23;0.57]
\hat{r}_g (EL, TL)	0.28 [0.13;0.44]	0.45 [0.07;0.87]	0.54 [0.30;0.78]	0.56 [0.33;0.75]
\hat{r}_g (M_{EL}, Y_{TL})	0.23 [0.08;0.36]	0.37 [0.00;0.50]	0.35 [0.03;0.55]	0.47 [0.00;0.67]
Anzahl QTL (EL)	9	2	3	3
Anzahl QTL (TL)	2	7	6	6
Gemeinsame QTL	1	1	1	1
$\tilde{P}_{TS.ES}$ (%) (EL)	27.4	3.5	12.3	3.8
(%) (TL)	18.7	8.2	51.8	35.9
Kornfeuchte				
\hat{r}_p (EL, TL)	0.62 [0.55;0.69]	0.68 [0.54;0.79]	0.61 [0.49;0.72]	0.40 [0.20;0.56]
\hat{r}_g (EL, TL)	0.73 [0.65;0.81]	0.84 [0.70;0.98]	0.74 [0.60;0.89]	0.52 [0.27;0.74]
\hat{r}_g (M_{EL}, Y_{TL})	0.40 [0.29;0.47]	0.15 [0.02;0.30]	0.34 [0.19;0.45]	0.43 [0.21;0.55]
Anzahl QTL (EL)	5	1	7	9
Anzahl QTL (TL)	9	3	7	6
Gemeinsame QTL	3	0	1	3
$\tilde{P}_{TS.ES}$ (%) (EL)	13.5	2.1	22.2	28.5
(%) (TL)	33.0	3.1	5.2	2.5
Tausendkorngewicht				
\hat{r}_p (EL, TL)	0.59 [0.50;0.67]	0.72 [0.59;0.82]	0.64 [0.52;0.73]	0.67 [0.52;0.77]
\hat{r}_g (EL, TL)	0.66 [0.57;0.75]	0.79 [0.67;0.90]	0.72 [0.61;0.83]	0.71 [0.56;0.82]
\hat{r}_g (M_{EL}, Y_{TL})	0.53 [0.39;0.63]	0.46 [0.11;0.64]	0.49 [0.39;0.64]	0.26 [0.14;0.48]
Anzahl QTL (EL)	10	2	3	2
Anzahl QTL (TL)	10	3	4	4
Gemeinsame QTL	6	2	1	0
$\tilde{P}_{TS.ES}$ (%) (EL)	21.6	9.4	14.9	12.2
(%) (TL)	42.3	26.6	13.5	13.5
Proteinkonzentration				
\hat{r}_p (EL, TL)	0.62 [0.53;0.69]	0.73 [0.58;0.84]	0.69 [0.54;0.80]	0.72 [0.60;0.81]
\hat{r}_g (EL, TL)	0.74 [0.64;0.84]	0.82 [0.67;0.92]	0.78 [0.62;0.90]	0.79 [0.66;0.89]
\hat{r}_g (M_{EL}, Y_{TL})	0.39 [0.27;0.51]	0.55 [0.30;0.65]	0.49 [0.22;0.66]	0.55 [0.45;0.66]
Anzahl QTL (EL)	7	2	7	5
Anzahl QTL (TL)	9	6	6	4
Gemeinsame QTL	4	2	5	1
$\tilde{P}_{TS.ES}$ (%) (EL)	22.6	7.6	7.6	15.9
(%) (TL)	38.9	9.8	16.6	19.5
Wuchshöhe				
\hat{r}_p (EL, TL)	0.68 [0.61;0.74]	0.70 [0.46;0.86]	0.75 [0.61;0.85]	0.52 [0.36;0.65]
\hat{r}_g (EL, TL)	0.81 [0.74;0.87]	0.80 [0.51;1.00]	0.87 [0.72;0.99]	0.60 [0.42;0.74]
\hat{r}_g (M_{EL}, Y_{TL})	0.65 [0.57;0.72]	0.34 [0.31;0.55]	0.58 [0.12;0.75]	0.55 [0.35;0.64]
Anzahl QTL (EL)	13	1	4	5
Anzahl QTL (TL)	12	1	5	3
Gemeinsame QTL	7	0	2	1
$\tilde{P}_{TS.ES}$ (%) (EL)	35.2	16.4	5.0	19.3
(%) (TL)	49.3	-0.3	22.4	12.8

[†] Empirisches 95%-Konfidenzintervall.

Danksagung

Die in dieser Studie verwendeten RFLP-Daten entstammen einem Projekt, das mit Mitteln des Bundesministeriums für Forschung und Technologie (BMFT) und der KWS Kleinwanzlebener Saatzucht AG gefördert wurde (Projekt Nr. 0319233A). Weiterhin wurde diese Studie von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) unterstützt (Projekt-Nr. ME 931/3-1). Wir möchten uns bei den beteiligten Versuchstechnikern und Mitarbeitern der Versuchsstation für Pflanzenzüchtung der Universität Hohenheim für die sachkundige und engagierte Unterstützung bei der Durchführung der Feldversuche bedanken.

Literaturverzeichnis

- AUSTIN, D.F., M. LEE, L.R. VELDBOOM and A.R. HALLAUER, 2000: Genetic mapping in maize with hybrid progeny across testers and generations: grain yield and grain moisture. *Crop Sci.* 40:30-39.
- BEAVIS, W.D., O.S. SMITH, D. GRANT and R. FINCHER, 1994: Identification of quantitative trait loci using a small sample of topcrossed and F_4 progeny from maize. *Crop Sci.* 34:882-896.
- EBERHARD, D.W., 1977: Untersuchungen über den Einfluss von proteinreichen Inzuchtlinien auf die Ertragsgestaltung von Hybriden unter dem Aspekt der Körner- und Silonutzung von Mais (*Zea mays* L.). Diss. Univ. Hohenheim.
- GALLAIS, A., 1997: Combined testcross and S1 selection for the improvement of testcross and inbred performances. *Crop Sci.* 37:1126-1133.
- HALLAUER, A.R. and J.B. MIRANDA, Fo., 1981: Quantitative genetics in maize breeding. Iowa State Univ. Press, Ames, IA.
- JANSEN, R.C. and P. STAM, 1994: High resolution of quantitative traits into multiple loci via interval mapping. *Genetics* 136:1447-1455.
- LIU, B.H., S.J. KNAPP and D. BIRKES, 1997: Sampling distributions, biases, variances, and confidence intervals for genetic correlations. *Theor. Appl. Genet.* 94:8-19.
- MANN, C.E., W.G. POLMER and D. KLEIN, 1980: Parent-offspring correlations in maize materials diverse for protein content. p. 155-167. In W.G. Pollmer and R.H. Phipps (eds.). Improvement of quality traits of maize for grain and silage use. Martinus Nijhoff Publishers.
- MELCHINGER, A.E., H.F. UTZ and C.C. SCHÖN, 1998: Quantitative trait locus (QTL) mapping using different testers and independent population samples in maize reveals low power of QTL detection and large bias in estimates of QTL effects. *Genetics* 149:383-403.
- MIHALJEVIC, R., H.F. UTZ and A.E. MELCHINGER, 2004a: Congruency of quantitative trait loci detected for agronomic traits in testcrosses of five populations of European maize. *Crop Sci.* 44:114-124.
- MIHALJEVIC, R., C.C. SCHÖN, H.F. UTZ and A.E. MELCHINGER, 2004b: Correlations and QTL correspondence between line *per se* and testcross performance for agronomic traits in four populations of European maize. *Crop Sci.* (in press).
- SCHMIDT, W., 1977: Vergleich verschiedener Verfahren zur Bewertung von Mais-Inzuchtlinien. Diss. Univ. Hohenheim.
- SCHÖN, C.C., A.E. MELCHINGER, J. BOPPENMAIER, E. BRUNKLAUS-JUNG, R.G. HERRMANN and J.F. SEITZER, 1994: RFLP mapping in maize: quantitative trait loci affecting testcross performance of elite European flint lines. *Crop Sci.* 34:378-389.
- SCHÖN, C.C., H.F. UTZ, S. GROH, B. TRUBERG, S. OPENSHAW and A.E. MELCHINGER, 2004: QTL mapping based on resampling in a vast maize testcross experiment confirms the infinitesimal model of quantitative genetics for complex traits. *Genetics* 167:485-498.
- SEITZ, G., 1989: Experimentelle und theoretische Untersuchungen zur Beziehung zwischen Linieneigenleistung und allgemeiner Kombinationsfähigkeit bei Silomais. Diss. Univ. Hohenheim.
- SMITH, O.S., 1986: Covariance between line *per se* and testcross performance. *Crop Sci.* 26:540-543.
- SPÄTH, H.R., 1973: Vergleich verschiedener Einfachkreuzungen als Komplementärmaterial für ein Hybridzüchtungsprogramm bei Mais. Diss. Univ. Hohenheim.
- UTZ, H.F., 1991: PLABSTAT: ein Computerprogramm zur statistischen Analyse von pflanzenzüchterischen Experimenten. Institut für Pflanzenzüchtung, Saatgutforschung und Populationsgenetik. Univ. Hohenheim.
- UTZ, H.F. and A.E. MELCHINGER, 1996: PLABQTL: A program for composite interval mapping of QTL. *J. Quant. Trait Loci* 2(1). <http://www.uni-hohenheim.de/~ipspwww/soft.html>.
- UTZ, H.F., A.E. MELCHINGER and C.C. SCHÖN, 2000: Bias and sampling error of the estimated proportion of genotypic variance explained by quantitative trait loci determined from experimental data in maize using cross validation and validation with independent samples. *Genetics* 154:1839-1849.
- VAN OOIJEN, J.W. and R.E. VOORRIPS, 2001: JoinMap Version 3.0, software for the calculation of genetic linkage maps. Plant Research Int., Wageningen, the Netherlands.
- WEISS, K.M.R., 1981: Beziehungen zwischen Linieneigenleistung, Heterosis und Hybridleistung bei Mais. Diss. Univ. Hohenheim.
- ZENG, Z.-B., 1994: Precision mapping of quantitative trait loci. *Genetics* 136:1457-1468.