

Etablierung heterotischer Gruppen in CIMMYT Maispopulationen mit molekularen Markern

J.C. REIF, A.E. MELCHINGER und M. FRISCH

Einleitung

Heterosis ist in allen Züchtungskategorien, bis auf die Linienzüchtung, für das Erreichen eines hohen Ertragsniveaus entscheidend (SCHNELL, 1982). Eine hohe Heterosis wird bei Kreuzungen von Populationen erwartet, die (1) einen großen Anteil von partiell und vollständig dominanten Genen und/oder (2) große Allelfrequenzunterschiede an überdominanten Genloci haben. Damit die Heterosiseffekte bestmöglichst genutzt werden können, sollten die Elternpopulationen aus zwei unverwandten Genpools stammen. Diese beiden Genpools werden üblicherweise als heterotische Gruppen bezeichnet (MELCHINGER und GUMBER, 1998).

Die quantitativ genetische Theorie lässt bei zwei Allelen und in Abwesenheit von Epistasie einen linearen Zusammenhang zwischen Heterosiszuwachs der Kreuzung und den Allelfrequenzunterschieden der beiden Elternpopulationen erwarten (FALCONER und MACKAY, 1996). Die Allelfrequenzunterschiede entsprechen hierbei den quadrierten modifizierten Rogers Distanzen (MRD) (MELCHINGER, 1999).

Diesen linearen Zusammenhang beobachteten MOLL et al. (1962) bei einem Versuch mit US Maispopulationen (Hypothese 1). MOLL et al. (1965) stellten dagegen in tropischen Material einen Heterosiszuwachs bis zu einer optimalen genetischen Distanz fest, bei extrem weiten Kreuzungen wurde jedoch ein Rückgang der Heterosis betrachtet (Hypothese 2). Allerdings wurden in den beiden oben genannten Studien die genetischen Distanzen zwischen den Populationen nur ungenau durch die geographische Distanz geschätzt.

Molekulare Marker sind dagegen ein präziseres Werkzeug, um Ähnlichkeiten

zwischen Populationen zu bestimmen (MELCHINGER, 1999). „Simple Sequence Repeat“ Marker sind wegen (1) ihrem hohen Polymorphiegrad (SMITH et al., 1997), (2) der Möglichkeit sie automatisch zu analysieren (SHARON et al., 1997) und (3) ihrer Exaktheit und Wiederholbarkeit (HECKENBERGER et al., 2003) hierfür besonders geeignet. Wenn die Heterosis einer Kreuzung mit der Distanz der Elternpopulationen ansteigt, können genetische Distanzen, basierend auf molekularen Markern, ein wertvolles Mittel zur Einteilung von Populationen in heterotische Gruppen sein.

Während in den gemäßigten Klimazonen seit über 50 Jahren klar definierte heterotische Gruppen etabliert sind, findet man im tropisch und subtropisch adaptierten Mais des CIMMYTs eine andere Situation vor: Von 1974 bis 1984 lag hier der Züchtungsschwerpunkt bei Populationssorten, die mit Intrapopulationszüchtung verbessert wurden. Die Ausgangspopulationen wurden durch Kreuzung von Genotypen verschiedener Landrassenkomplexe aufgebaut. Haupt-

ziel war hierbei, eine erhöhte allgemeine Kombinationseignung der Populationen zu erreichen.

1984 entschied man sich, ein Hybridzüchtungsprogramm zu starten. Deshalb wurden die vorhandenen Populationen in verschiedenen Diallelen gekreuzt, wobei einige Populationen sowohl gute Eigenleistung als auch Heterosis zeigten (BECK et al., 1990; CROSSA et al., 1990; BECK et al., 1991; VASAL et al., 1992a, b). Der gemischte genetische Aufbau der Populationen verhinderte jedoch eine klare Einteilung in heterotische Gruppen.

Ziel dieser Studie war es, den Einsatz von SSR Markern zur Etablierung heterotischer Gruppen zu prüfen. Dabei sollte (1) der Zusammenhang zwischen Heterosiszuwachs und genetischen Distanzen am Beispiel von 14 CIMMYT Maispopulationen und (2) die Anwendbarkeit von SSR Markern zur Gruppierung von Populationen und zur Etablierung heterotischer Gruppen für die Hybridzüchtung von tropisch und subtropisch adaptiertem Mais untersucht werden.

Tabelle 1: Beschreibung der 14 untersuchten Maispopulationen

Population oder Pool	Beschreibung
<i>Experiment 1</i>	
Pool24	Basiert im wesentlichen auf Tuxpeño Material.
Pop21	Aufgebaut aus sieben Tuxpeñolandrassen und einigen Familien von Pool24.
Pop22	Beinhaltet Tuxpeño, ETO Blanco und Antigua Material.
Pop25	Besteht aus weißem Flint aus Mexiko, Kolumbien, der Karibik, Zentralamerika, Indien, Thailand und den Philippinen.
Pop32	Beinhaltet Material aus Südamerika, Kuba, Mexiko und den USA.
Pop29	Aufgebaut aus Tuxpeño, Kubanischem Flint und ETO.
Pop43	Basiert auf 16 Tuxpeño S ₁ Linien.
<i>Experiment 2</i>	
Pop46	Aufgebaut aus Flint Pool29.
Pop48	Besteht aus Cornbelt, südeuropäischem Material und aus Material von Pool30.
Pool27	Beinhaltet Flint Material aus den USA, China, Libanon und Pakistan.
Pool28	Basiert auf Pool27 und 30, sowie aus verschiedenem anderen Material.
Pool30	Aufgebaut aus Dent Material aus Europa, China, Libanon, Mexiko, Südamerika, und dem Cornbelt.

Autoren: Dipl.Agr.biol. Jochen C. REIF, A.E. MELCHINGER und M. FRISCH, Institut für Pflanzenzüchtung, Saatgutforschung und Populationsgenetik, Universität Hohenheim, Fruwirthstraße 21, D-70593 STUTTGART, email:melchinger@uni-hohenheim.de



Material und Methoden

Felddaten

Fünf subtropisch und zwei gemäßigt adaptierte Maispopulationen (Pop46, 48 und Pool27, 28, 30, 40, 42) wurden in Experiment 1 im Diallel-Design gekreuzt. Eine detaillierte Beschreibung des Pflanzmaterials und der Feldversuche wurde von VASAL et al. (1992a) publiziert (Tabelle 1). Experiment 2 bestand aus einer Diallel-Kreuzung zwischen sieben tropischen Maispopulationen (Pop21, 22, 25, 29, 32, 43 und Pool24) (VASAL et al., 1992b). Die Elternpopulationen und ihre Kreuzungen wurden in Experiment 1 an fünf subtropischen und sieben gemäßigten und in Experiment 2 an sieben tropischen Orten für Ertrag und weitere Merkmale geprüft. Das Versuchsdesign der zwei Experimente wa-

ren vollständige Blöcke mit drei Wiederholungen an jedem Ort. Alle Kreuzungen wurden 1985 in Poza Rica/Mexiko durchgeführt. In den subtropischen und tropischen Orten bestand die experimentelle Einheit aus zwei 5 m langen Reihen mit 75 cm Abstand und einer Pflanzendichte von schätzungsweise 53,333 Pflanzen ha⁻¹.

Dagegen war die Reihengänge bei den gemäßigten Orten entweder 3.05 oder 6.10 m mit 76 bzw. 91 cm Abstand.

In den tropischen und subtropischen Orten wurden alle Reihen per Hand geerntet und der Kornertrag von 80 % des Kolbengewichts berechnet, adjustiert bei einem Feuchtigkeitsgehalt von 155 g kg⁻¹.

In den gemäßigten Umwelten wurden die Parzellen maschinell geerntet und der Kornertrag bei einem Feuchtigkeitsgehalt von 155 g kg⁻¹ adjustiert.

Tabelle 2: Mittelwerte für Kornertrag (oberhalb der Diagonale) und Heterosiszuwachs (unterhalb der Diagonale) in gemäßigten und subtropischen Umwelten und modifizierte Rogers' Distanzen (MRD) zwischen den Populationen (oberhalb der Diagonale) und Standardfehler (SF, unterhalb der Diagonale) der sieben Maispopulationen von Experiment 1 und ihrer Kreuzungen.

	Pop46	Pop48	Pool27	Pool28	Pool30	Pool40	Pool42
subtropische Umwelten Mg ha⁻¹							
<i>per se</i>	4,50	4,69	4,88	4,99	4,41	3,73	3,26
Pop46		4,89	4,82	4,95	5,17	4,33	4,32
Pop48	0,29		5,42	5,26	4,93	4,45	4,40
Pool27	0,13	0,64		4,92	5,18	4,25	4,37
Pool28	0,21	0,42	-0,02		5,15	4,18	4,39
Pool30	0,72	0,38	0,54	0,45		4,46	4,38
Pool40	0,22	0,24	-0,05	-0,18	0,39		3,80
Pool42	0,44	0,43	0,30	0,27	0,55	0,31	0,42†
gemäßigte Umwelten Mg ha⁻¹							
<i>per se</i>	3,70	4,93	3,80	4,30	4,95	3,80	3,45
Pop46		4,98	4,06	4,28	4,88	3,88	3,90
Pop48	0,67		4,82	5,03	4,96	4,56	4,38
Pool27	0,31	0,46		4,45	4,70	4,23	4,10
Pool28	0,28	0,42	0,40		4,71	4,27	4,17
Pool30	0,56	0,02	0,33	0,09		4,70	4,24
Pool40	0,13	0,19	0,43	0,22	0,33		3,66
Pool42	0,33	0,19	0,48	0,30	0,04	0,04	0,34†
MRD und SF							
Pop46		0,294	0,234	0,226	0,248	0,247	0,239
Pop48	0,022		0,301	0,257	0,224	0,247	0,256
Pool27	0,024	0,024		0,220	0,269	0,253	0,239
Pool28	0,021	0,023	0,024		0,217	0,214	0,220
Pool30	0,021	0,022	0,022	0,022		0,213	0,232
Pool40	0,021	0,020	0,023	0,021	0,020		0,222
Pool42	0,021	0,023	0,021	0,024	0,022	0,022	

† LSD(0,05) der Mittelwerte

Markeranalysen

Von jeder subtropischen und gemäßigten Population wurden 21 und von jeder tropischen Population 48 Individuen zufällig ausgewählt und analysiert. DNA Isolation und Analysen sind ausführlich bei REIF et al. (2003) beschrieben. Die DNA wurde mit einer modifizierten CTAB Prozedur extrahiert. Insgesamt wurden 83 SSR Marker, die alle 10 Maischromosomen abdecken, zur Untersuchung der 483 Individuen verwendet. Fragmente wurden auf Acrylamidgelen aufgetrennt und die Fragmentgrößen mit GeneScan 3.1 und Genotyper 2.1 Software geschätzt.

Statistische Auswertungen

Die zwei Feldexperimente wurden separat voneinander verrechnet. Eine Varianzanalyse für Kornertrag wurde bei Experiment 1 für subtropische und gemäßigte Umwelten getrennt berechnet. Bei Experiment 2 erfolgte die Berechnung über alle sieben Orte. Dabei wurde das Modell III von GARDNER und EBERHART (1966) benutzt. Die mittleren quadratischen Abweichungen wurden mit F-Tests auf Signifikanz geprüft. Der Heterosiszuwachs wurde als Differenz des Ertrags zwischen der Kreuzungspopulation und dem Mittel der beiden Elternpopulationen geschätzt. MRD zwischen zwei Populationen oder Linien wurde nach GOODMAN und STUBER (1983) und die Standardfehler mit einer Boot-strap Prozedur berechnet. Die quadrierten MRD wurden analog zum Modell III von GARDNER und EBERHART (1966) in generelle (GMRD²) und spezifische modifizierte Rogers Distanzen (SMRD²) aufgeteilt (MELCHINGER et al., 1990). Die Beziehungen zwischen den Individuen der Populationen wurden mit einer Hauptkoordinatenanalyse, basierend auf den MRD, ermittelt (GOWER, 1966). Die Berechnungen erfolgten mit der Version 2 des Programms PLABSIM (FRISCH et al., 2000).

Eine molekulare Varianzanalyse (AMOVA) (MICHALAKIS und EXCOFFIER, 1996) wurde durchgeführt, um die molekulare genetische Varianz in die Komponenten Varianz innerhalb und zwischen den Populationen zu trennen.

Dabei wurde das Computerprogramm Arlequin benutzt (SCHNEIDER et al., 2000).

Ergebnisse

In beiden Feldexperimenten wurden hoch signifikante Unterschiede ($P < 0,01$) zwischen den Prüfgliedern, Eltern, Kreuzungen und der generellen Kombinationseignung (GCA) detektiert (VASAL et al., 1992a,b). Die Effekte für spezifische Kombinationseignung (SCA) waren nur in den gemäßigten Umwelten von Experiment 1 signifikant ($P < 0,05$).

Experiment 1

Der durchschnittliche Kornertrag reichte in den subtropischen Umwelten bei

den Elternpopulationen von 3,26 Mg ha⁻¹ (Pool42) bis 4,99 Mg ha⁻¹ (Pool28) und bei den Kreuzungen von 3,80 Mg ha⁻¹ (Pool40 × Pool42) bis 5,42 Mg ha⁻¹ (Pop48 × Pool27) (Tabelle 2). Der Heterosizuwachs war bei Pop46 × Pool30 (0,72 Mg ha⁻¹) am größten und bei Pool28 × Pool40 (-0,18 Mg ha⁻¹) am kleinsten.

In den gemäßigten Umwelten war der mittlere Kornertrag der Eltern 4,13 Mg ha⁻¹ und der Kreuzungen 4,43 Mg ha⁻¹. Bei den Eltern hatten Pool30 (4,95 Mg ha⁻¹) und Pop48 (4,93 Mg ha⁻¹) den höchsten Kornertrag. Der durchschnittliche Kornertrag der Kreuzungen reichte von 3,66 Mg ha⁻¹ (Pool40 × Pool42)

bis 5,03 Mg ha⁻¹ (Pop48 × Pool28). Der Heterosizuwachs schwankte zwischen 0,02 Mg ha⁻¹ (Pop48 × Pool30) und 0,67 Mg ha⁻¹ (Pop46 × Pop48).

Experiment 2

Der durchschnittliche Kornertrag reichte in den tropischen Umwelten bei den Elternpopulationen von 5,96 Mg ha⁻¹ (Pop32) bis 7,12 Mg ha⁻¹ (Pop22) und bei den Kreuzungen von 6,56 Mg ha⁻¹ (Pop32 × Pool24) bis 7,83 Mg ha⁻¹ (Pop21 × Pop43) (Tabelle 3). Der Heterosizuwachs war bei Pop29 × Pop32 (1,11 Mg ha⁻¹) am größten und bei Pop43 × Pool24 (0,10 Mg ha⁻¹) am kleinsten.

Markeranalysen

Bei den 483 analysierten Pflanzen wurden insgesamt 608 Allele beobachtet. Damit lag die durchschnittliche Anzahl der Allele pro Marker bei 7,3. Die durchschnittliche MRD zwischen den Populationen war in Experiment 1 0,241 und in Experiment 2 0,258. Die MRD reichte in Experiment 1 von 0,213 (Pool30 × Pool40) bis 0,301 (Pop48 × Pool27) und in Experiment 2 von 0,203 (Pool24 × Pop21) bis 0,318 (Pop32 × Pop43) mit jeweils hoch signifikanten Unterschieden ($P < 0,01$) (Tabellen 2 und 3). Die Hauptkoordinatenanalyse ergab für die subtropisch adaptierten Populationen von Experiment 1 eine klare Trennung von (i) Pool27, Pop46 und (ii) Pool30, Pop48. Pool28 lag zwischen diesen beiden Gruppen (Abbildung 1). Pop21, 22, 29, und Pool24 waren bei Experiment 2 klar getrennt von Pop32, Pop25 und Pop43 (Abbildung 2). Bei beiden Experimenten ergab die AMOVA einen geringen Anteil molekularer Varianz zwischen und einen hohen Anteil innerhalb der Populationen (Tabelle 4). Die Korrelationen zwischen MRD² und SMRD² mit den SCA Effekten und dem Heterosizuwachs waren bei beiden Experimenten positiv (Tabelle 5).

Diskussion

Der Züchtungsschwerpunkt des CIMMYT Maisprogramms lag bei Populationssorten, die mit Intrapopulationszüchtung verbessert wurden. Die Ausgangspopulationen wurden dabei über Kreuzung von Genotypen verschiedener Landrassenkomplexe aufgebaut. Hauptziel war hierbei, eine erhöhte allgemei-

Tabelle 3: Mittelwerte für Kornertrag (oberhalb der Diagonale) und Heterosizuwachs (unterhalb der Diagonale) in tropischen Umwelten und modifizierte Rogers' Distanzen (MRD) zwischen den Populationen (oberhalb der Diagonale) und Standardfehler (SF, unterhalb der Diagonale) der sieben Maispopulationen von Experiment 2 und ihrer Kreuzungen.

	Pool24	Pop21	Pop22	Pop25	Pop29	Pop32	Pop43
Tropische Umwelten Mg ha⁻¹							
<i>per se</i>	6,36	6,66	7,12	6,31	6,51	5,96	7,05
Pool24		7,22	6,90	6,80	6,78	6,56	6,98
Pop21	0,71		7,34	7,40	6,98	7,15	7,83
Pop22	0,16	0,45		6,92	7,21	7,55	7,55
Pop25	0,47	0,92	0,21		6,78	6,68	7,07
Pop29	0,37	0,40	0,40	0,37		7,34	7,06
Pop32	0,64	0,84	1,01	0,55	1,11		7,40
Pop43	0,10	0,98	0,47	0,39	0,28	0,90	0,49†
MRD und SF							
Pool24		0,219	0,203	0,224	0,216	0,270	0,248
Pop21	0,016		0,222	0,272	0,236	0,305	0,286
Pop22	0,014	0,016		0,250	0,233	0,284	0,268
Pop25	0,021	0,024	0,021		0,259	0,263	0,278
Pop29	0,017	0,015	0,016	0,023		0,285	0,274
Pop32	0,017	0,019	0,020	0,023	0,023		0,318
Pop43	0,019	0,018	0,018	0,026	0,019	0,021	

† LSD(0,05) der Mittelwerte

Tabelle 4: Molekulare Varianzanalyse (AMOVA) der Populationen basierend auf 83 SSR Marker

Varianzursache	d.f.	Quadratsummen	Varianzkomponenten	Prozent Varlation
Experiment 1				
Zwischen Populationen	6	399,8	1,2	6,3
Innerhalb Populationen	285	5000,5	17,5	93,7
Total	291	5400,3	18,7	100,0
Experiment 2				
Zwischen Populationen	6	1443,8	2,3	10,2
Innerhalb Populationen	665	13430,6	20,2	89,8
Total	671	14874,4	22,5	100,0

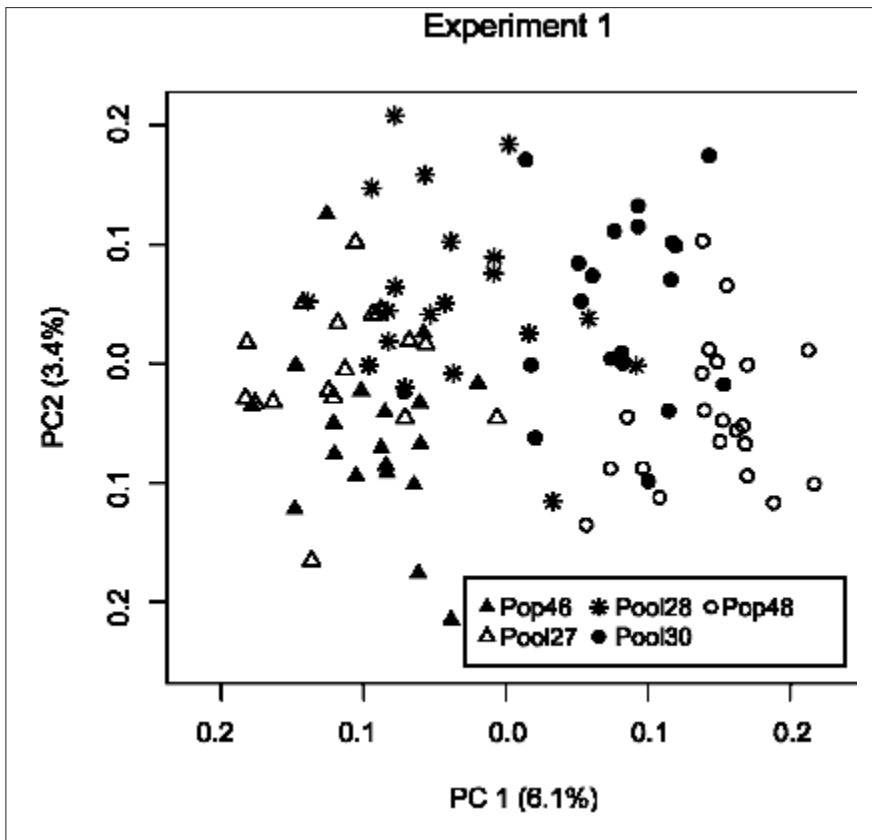


Abbildung 1: Hauptkoordinatenanalyse der Individuen der subtropischen Populationen von Experiment 1 basierend auf den modifizierten Rogers' Distanzen. PC1 und PC2 sind die erste und zweite Hauptkoordinaten.

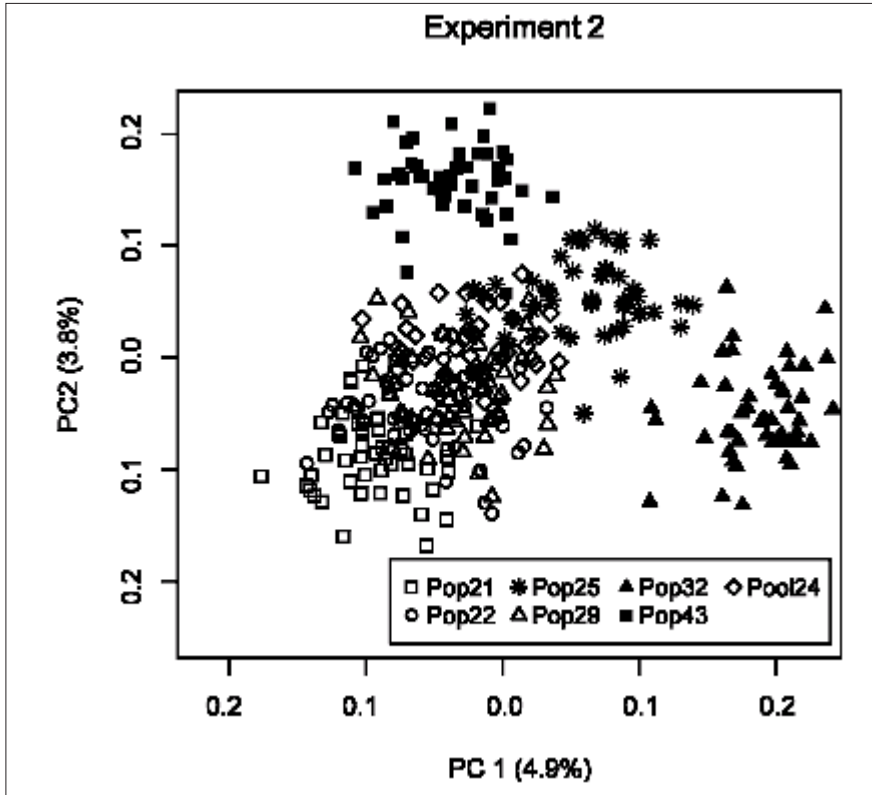


Abbildung 2: Hauptkoordinatenanalyse der Individuen von Experiment 2 basierend auf den modifizierten Rogers' Distanzen. PC1 und PC2 sind die erste und zweite Hauptkoordinaten.

ne Kombinationseignung der Populationen zu erreichen (VASAL et al., 1999). Nach der Entscheidung für ein Hybridzuchtprogramm mussten die vorhandenen Populationen in heterotische Gruppen eingeteilt werden. Dafür wurden Populationen, die an gleiche Umwelten adaptiert sind, in Diallelkreuzungen getestet. Anhand der Feldversuche wurden im tropischen Material Pop21, 22 und Pool24 in heterotische Gruppe A und Pop25 und Pop32 in heterotische Gruppe B eingeordnet. Allerdings war die Eingruppierung von Pop29 und Pop43 nicht möglich. Im subtropischen Material konnten keine heterotischen Gruppen definiert werden.

Markerdaten

In unserer Studie detektierten wir im Durchschnitt mehr Allele pro Locus (7,3) als LU und BERNARDO (2001), die 40 Inzuchtlinien mit 83 SSR Markern untersuchten (4,9) und SENIOR et al. (1998), die 94 Eliteinzuchtlinien aus den USA mit 70 SSR Markern analysierten (5,0). Diese höhere Anzahl kann durch die breite genetische Basis der 14 Populationen erklärt werden (Tabelle 1).

Der hohe Anteil molekularer Varianz innerhalb und der geringe Anteil zwischen den Populationen spiegelt die Züchtungspolitik des CIMMYTs wieder. 1974 wurden verschiedene Landrassenkomplexe in einer Population kombiniert, um bessere Kombinationseignung zu erzielen. Dieses Vermischen verschiedener Landrassenkomplexe mag für Intrapopulationszüchtung von Vorteil sein, ist bei Hybridzuchtprogrammen aber nicht empfehlenswert (REIF et al., 2003).

Beziehung zwischen genetischer Distanz und Heterosiszuwachs

Wir untersuchten den Zusammenhang zwischen MRD^2 und Heterosiszuwachs, da die quantitative genetische Theorie eine lineare Beziehung erwarten lässt. Eine hohe Korrelation wird erreicht, falls (i) die Heterozygotie am Marker eng mit der Heterozygotie am „quantitative trait loci“ (QTL) gekoppelt ist, (ii) die Heterozygotie am QTL eng mit der Heterosis zusammenhängt (CHARCOSSET et al., 1991), (iii) keine Epsitasie auftritt und (iv) die Populationen an die Umwelten adaptiert sind (MOLL et al., 1965). In

Tabelle 5: Korrelation zwischen MRD², SMRD² und verschiedenen Parametern für tropische (TR), subtropische (ST) und gemäßigte (GM) Umwelten. Signifikante Korrelationen bei P < 0,05 bzw. 0,01 sind mit * bzw. ** gekennzeichnet.

Parameter	Experiment		
	1 ST	1 GM	2 TR
	—r(MRD ² ,Y)—		
F ₁	0,43*	0,40	0,41*
SCA Effekte	0,34	0,28	-0,34
H ^a	0,37	0,56**	0,63**
	—r(SMRD ² ,Y)—		
F ₁	0,16	0,16	-0,24
SCA Effekte	0,55**	0,47*	0,38
H ^a	0,32	0,36	0,34*

* H ist der Heterosiszuwachs.

Übereinstimmung mit diesen Erwartungen fanden wir in den gemäßigten Umwelten von Experiment 1 eine signifikante Korrelation ($r = 0,56^{**}$) zwischen MRD² und Heterosiszuwachs (Tabelle 5). Die relativ geringe Korrelation ($r = 0,37$) in den subtropischen Umwelten kann mit den nicht signifikanten SCA Effekten, den Adaptionsproblemen der beiden gemäßigten Populationen und multipler Allelie (CRESS, 1966) erklärt werden.

In Experiment 2 beobachteten wir eine höhere Korrelation ($r = 0,63^{**}$) als in Experiment 1. Dies kann an der größeren Anzahl adaptierter Populationen liegen. MRD² wurde in GMRD² und SMRD² aufgeteilt, um die Korrelation zu den SCA Effekten zu steigern. SCA Effekte sollten dabei für die zugrundeliegenden QTL unter der Bedingung, dass alle QTL den gleichen Dominanzeffekt besitzen, eine lineare Funktion von SMRD² sein. In Übereinstimmung mit diesen quantitativen genetischen Vorhersagen war bei beiden Experimenten SCA enger mit SMRD² als mit MRD² korreliert (Tabelle 5). Zusammenfassend lässt sich sagen, dass Heterosiszuwachs und die wichtigste Komponente, SCA Effekte, mit steigenden MRD² bzw. SMRD² ansteigen. Deshalb können genetische Distanzen als ein zusätzliches Kriterium bei der Suche nach geeigneten heterotischen Gruppen eingesetzt werden.

Heterotische Gruppen

Die klare Trennung von Pop46, Pool27 und Pop48, Pool30 (Abbildung 1) kann anhand der Stammbauminformationen erklärt werden. Pop46 und Pool27 wur-

den beide aus Flint Material der USA, dem Libanon und verschiedenen europäischen Ländern aufgebaut. Pop48 und Pool30 besteht aus Dent Material von Europa, China, Südamerika und dem US Cornbelt. Pool28 besteht aus einer Kombination von Dent und Flint Material von Pool27 und Pool30. Deshalb liegt Pool28 zwischen den beiden oben genannten Gruppen. Die gemischte genetische Konstitution lässt Pool28 als ungeeignet für die Hybridzüchtung erscheinen. Berücksichtigt man neben den molekularen Daten die Feldversuche, können zwei heterotische Gruppen vorgeschlagen werden: (i) ein Flint Pool, bestehend aus Pop46 und Pool27 und (ii) ein Dent Pool mit Pop48 und Pool30.

Die Hauptkoordinatenanalyse von Experiment 2 liefert eine klare Trennung von den Populationen der heterotischen Gruppe A und Pop32 (Abbildung 2).

Pop25 hat eine durchschnittliche MRD zur heterotischen Gruppe A von 0,24 und zu Pop32 von 0,26. Dieses Ergebnis lässt es zu, Pop25 als eigenständige heterotische Gruppe C zu klassifizieren. Dieser Vorschlag wird durch die Ergebnisse der Feldversuche bestätigt, da Pop25 einen niedrigen durchschnittlichen Heterosiszuwachs mit heterotischer Gruppe A zeigt (Tabelle 3). Pop43 liegt enger an heterotischer Gruppe A (0,26) als an B (0,29). Die Distanz zur heterotischen Gruppe A ist jedoch größer als die zwischen heterotischer Gruppe A und B. Dieses Ergebnis und die Daten aus dem Feldversuch lassen den Schluss zu, dass Pop43 als eigenständige heterotische Gruppe D klassifiziert werden kann. Ferner erlauben die Hauptkoordinatenanalyse und die Felddaten den Vorschlag, Pop29 in heterotische Gruppe A einzuordnen.

Zusammenfassung und Schlussfolgerung

Falls eine Vielzahl von Populationen zur Verfügung steht und keine heterotischen Gruppen etabliert sind, kann genetisch ähnliches Material mit SSR Markern identifiziert werden. Basierend auf diesen Informationen kann die Suche nach vielversprechenden heterotischen Gruppen auf eine kleinere Anzahl von Populationen eingeschränkt werden, die anschließend intensiv in Feldversuchen ge-

testet werden. Dies stellt ein solides und ökonomisch sinnvolles Verfahren dar, heterotische Gruppen zu Beginn eines Hybridzüchtungsprogramms zu etablieren.

Literatur

- BECK, D.L., S.K. VASAL und J. CROSSA, 1990: Heterosis and combining ability of CIMMYT's tropical early and intermediate maturity maize (*Zea mays* L.) germplasm. *Maydica* 35:279-285.
- BECK D.L., S.K. VASAL und J. CROSSA, 1991: Heterosis and combining ability among subtropical and temperate intermediate-maturity maize germplasm. *Crop Sci.* 31:68-73.
- CHARCOSSET, A., M. LEFORT-BUSON und A. GALLAIS, 1991: Relationship between heterosis and heterozygosity at marker loci: A theoretical computation. *Theor. Appl. Genet.* 81:571-575.
- CRESS, C.E., 1966: Heterosis of the hybrid related to gene frequency differences between two populations. *Genetics* 53:269-274.
- CROSSA, J., S.K. VASAL und D.L. BECK, 1990: Combining ability estimates of CIMMYT tropical late yellow maize germplasm. *Maydica* 35:273-278.
- FALCONER, D.S. und T.F. MACKAY, 1996: *Introduction to Quantitative Genetics*. 4th (eds) Longman Group Ltd, London.
- FRISCH M, M. BOHN und A.E. MELCHINGER, 2000: Plabim: Software for simulation of marker-assisted backcrossing. *Journal of Heredity* 91:86-87.
- GARDNER, C.O. und S.A. EBERHART, 1966: Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics* 22:439-452.
- GOODMAN, M.M. und C.W. STUBER, 1983: Races of maize: VI. Isozyme variation among races of maize in Bolivia. *Maydica* 28:169-187.
- GOWER, J.C., 1966: Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* 53:325-338.
- HECKENBERGER, M., A.E. MELCHINGER, J.S. ZIEGLE, L.K. JOE, J.D. HAUSER, M. HUTTON und M. BOHN, 2002: Variation of DNA fingerprints among accessions within maize inbred lines with regard to the identification of essentially derived varieties. I. Genetic and technical sources of variation in SSR data. *Mol. Breed.* 10:181-191.
- MELCHINGER A.E., M. LEE, K.R. LAMKEY und W.L. WOODMAN, 1990: Genetic diversity for restriction fragment length polymorphisms: relation to estimated genetic effects in maize inbreds. *Crop Sci.* 30:1033-1040.
- MELCHINGER, A.E. und R.K. GUMBER, 1998: Overview of heterosis and heterotic groups in agronomic crops. In: Lamkey KR and Staub JE (eds) *Concepts and Breeding of Heterosis in Crop Plants*. CSSA, Madison, WI, p. 29-44.
- MELCHINGER, A.E., 1999: Genetic diversity and heterosis. Chapter 10. In: Coors JG and Pandey S (eds) *The Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops*. CSSA, Madison, WI.

- MICHALAKIS, Y. und L. EXCOFFIER, 1996: A generic estimation of population subdivision using distances between alleles with special reference for microsatellite loci. *Genetics* 142:1061-1064.
- MOLL, R.H., W.S. SALHUANA und H.F. ROBINSON, 1962: Heterosis and genetic diversity in variety crosses of maize. *Crop Sci.* 2:197-198.
- MOLL, R.H., J.H. LONGQUIST, J.V. FORTUNA und E.C. JOHNSON, 1965: The relation of heterosis and genetic divergence in maize. *Genetics* 52:139-144.
- LU, H. und R. BERNARDO, 2001: Molecular marker diversity among current and historical maize inbreds. *Theor. Appl. Genet.* 103:613-617.
- REIF, J.C., A.E. MELCHINGER, X.C. XIA, M.L. WARBURTON, D.A. HOISINGTON, S.K. VASAL, G. SRINIVASAN, M. BOHN und M. FRISCH, 2003: Genetic distance based on simple sequence repeats and heterosis in tropical maize populations. *Crop. Sci.* 43:1275-1282.
- SCHNEIDER, S., D. ROESSLI und L. EXCOFFIER, 2000: Arlequin, ver 2.0: A software of population genetics data analysis. *Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland.*
- SCHNELL, F.W., 1982: A synoptic study of the methods and categories of plant breeding. *Z. Pflanzenzüchtg.* 89:1-18.
- SENIOR, M.L., J.P. MURPHY, M.M. GOODMAN und C.W. STUBER, 1998: Utility of SSRs for determining genetic similarities and relationships in maize using an agarose gel system. *Crop Sci.* 38:1088-1098.
- SHARON, E.M., S. KRESOVICH, C.A. JESTER, C.J. HERNANDEZ und A.K. SZEWC-MCFADDEN, 1997: Application of multiplex PCR and fluorescence-based, semi-automated allele sizing technology for genotyping plant genetic resources. *Crop Sci.* 37:617-624.
- SMITH, J.S.C., E.C.L. CHIN, H. SHU, O.S. SMITH, S.J. WALL, M.L. SENIOR, S.E. MITCHELL, S. KRESOVICH und J. ZIEGLE, 1997: An evaluation of utility of SSR loci as molecular markers in maize (*Zea mays* L.): comparisons with data from RFLPs and pedigree. *Theor. Appl. Genet.* 95:163-173.
- VASAL, S.K., G. SRINIVASAN, J. CROSSA und D.L. BECK, 1992a: Heterosis and combining ability of CIMMYT's subtropical and temperate early maturity maize germplasm. *Crop. Sci.* 32:884-890.
- VASAL, S.K., G. SRINIVASAN, D.L. BECK, J. CROSSA, S. PANDEY und C. DE LEON, 1992b: Heterosis and combining ability of CIMMYT's tropical late white maize germplasm. *Maydica* 37:217-223.
- VASAL, S.K., H.S. CORDOVA, S. PANDEY und G. SRINIVASAN, 1999: Tropical maize and heterosis. Chapter 34. {it In} J.G. Coors and S. Pandey (ed.) *The Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops*. CSSA, Madison, WI.