

# Nutzen und Schaden der Heterosis in der Pflanzenzüchtung

H.C. BECKER und W. LINK

Für die Pflanzenzüchtung und darüber hinaus für die Landwirtschaft insgesamt ist das genetische Phänomen "Heterosis" zweifellos von sehr großer Bedeutung und Nutzen. Dies ist in den zurückliegenden 49 Züchertagungen hier in Gumpenstein in insgesamt fast 100 Beiträgen entsprechend intensiv behandelt worden. Der Nutzen der Heterosis wird daher in diesem Beitrag nur kurz zusammenfassend dargestellt werden. Etwas ausführlicher wollen wir uns mit der weniger untersuchten Tatsache beschäftigen, dass die Heterosis durchaus auch von Schaden sein kann und den Zuchtfortschritt in gewissen Situationen behindert.

Unter Heterosis verstehen wir, entsprechend der ursprünglichen Definition von SHULL, die Mehrleistung eines heterozygoten Genotyps gegenüber seinen vollständig homozygoten Eltern ("homozygote Basis", zur ausführlichen Diskussion des Heterosisbegriffes siehe SCHNELL 1997). Nutzen und Schaden der Heterosis hängen ab von der jeweiligen Züchtungskategorie. Unter Züchtungskategorie verstehen wir, einem Vorschlag von SCHNELL folgend (SCHNELL 1982, 1997, BECKER 1993), die Klonzüchtung, die Linienzüchtung, die Hybridzüchtung und die Populationszüchtung, die zu den entsprechenden vier grundsätzlich verschiedenen Sortentypen führen.

## 1. Nutzen der Heterosis

Bei allen Sortentypen außer bei den Liniensorten sind die Pflanzen hochgradig heterozygot (*Abbildung 1*) und nutzen daher Heterosis. Nur für die Leistung der Liniensorten bei Selbstbefruchtung ist Heterosis ohne Bedeutung. Bei den anderen drei Sortentypen ist der Nutzen der Heterosis differenziert zu betrachten.

### 1.1 Heterosis in der Hybridzüchtung

Am offensichtlichsten ist der Nutzen der Heterosis in der Züchtung von Hybrid-sorten. Der Vorteil von Hybrid-sorten ist unterschiedlich zu beurteilen, je nachdem ob dieser Sortentyp als Alternative zur Liniensorte oder zur Populations-sorte verwendet wird.

#### Hybridsorten bei Selbstbefruchtern

Am deutlichsten erkennbar ist der Vorteil von Hybrid-sorten bei Selbstbefruchtern. Nur in Hybrid-sorten kann hier Heterosis genutzt werden, und die Aussichten der Hybridzüchtung ergeben sich aus dem Abwägen der heterotischen Mehrleistung gegen dem höheren Aufwand von Züchtung und Saatgutproduktion. Da es in der Regel auch bei Selbstbefruchtern eine Heterosis für den Korn-ertrag gibt, wurde schon früh vorgeschlagen, etwa bei Weizen Hybrid-sorten zu entwickeln. Allerdings erlaubt ein Studium der Gumpenstein-Bände einen eindrucksvollen Einblick in die Schwierigkeit und Langwierigkeit der Bemühungen um den Hybridweizen (HRON 1965, BRUNCKHORST 1985, SCHACHSCHNEIDER 1997). Dies liegt vor allem daran, dass das natürliche Befruchtungssystem von Weizen auf die Selbstbefruchtung abgestimmt ist und nicht auf

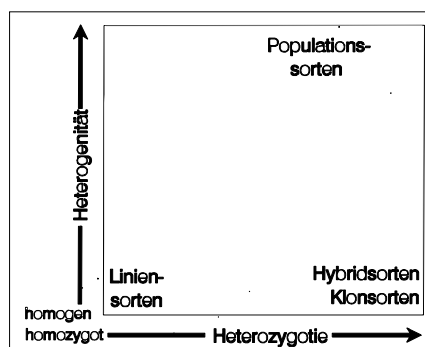
die für die Hybrid-saatgutproduktion erforderliche Fremdbefruchtung. Beim stärker offenblütigen Triticale werden die Aussichten für Hybrid-sorten daher etwas günstiger eingeschätzt (HOPPE et al. 1997).

Allerdings sollte betont werden, dass der Vorteil von Hybrid-sorten bei Selbstbefruchtern nicht nur in einer höheren Leistung, sondern auch in einer verbesserten Leistungsstabilität zu sehen ist. Heterozygote Pflanzen zeigen gegenüber ihren homozygoten Eltern in aller Regel geringere Genotyp-Umwelt-Interaktionen und somit eine verbesserte Ertrags-sicherheit (SCHNELL und BECKER 1985, BECKER und LÉON 1988). Dies hängt u.a. damit zusammen, dass die Heterosis zumindest relativ betrachtet meist unter ungünstigen Umweltverhältnissen, etwa an Stressumwelten größer ist als unter optimalen Wachstumsbedingungen. Dies wurde experimentell in zahlreichen Untersuchungen gezeigt, so z.B. bei Raps (BECKER 1987) oder Roggen (MIEDANER und GEIGER 1997).

#### Hybridsorten bei Fremdbefruchtern

Es ist offensichtlich, dass die großen Erfolge der Hybridzüchtung nicht bei Selbst-, sondern bei Fremdbefruchtern erzielt wurden. So werden heute bei Mais, Zuckerrüben oder Roggen ganz oder überwiegend Hybrid-sorten angebaut. Das klassische Objekt der Hybridzüchtung ist der Mais. Hier in Gumpenstein wurde daher bereits 1955 von BUCHINGER darauf hingewiesen, dass erst die Hybridzüchtung ein verstärktes Interesse für den Maisanbau in Österreich weckte, und dies gilt in gleicher Weise auch für Deutschland.

Ein Blick auf *Abbildung 1* macht allerdings deutlich, dass der Unterschied zwischen Hybrid-sorten und Populations-sorten nicht in erster Linie im Ausmaß der Heterozygotie, sondern der Hetero-



**Abbildung 1: Genetische Struktur der unterschiedlichen Sortentypen (nach SCHNELL 1982).**

**Autoren:** Prof. Dr. H.C. BECKER und Prof. Dr. W. LINK, Georg-August-Universität Göttingen, Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung, Von-Siebold-Str. 8, D-37075 GÖTTINGEN

genität liegt. Dementsprechend sind zwei Vorteile der Hybridsorten bei Fremdbefruchtern zu unterscheiden. Zum ersten haben Hybridsorten i.a. eine etwas höhere Heterozygotie und damit einen "Heterosiszuwachs" gegenüber Populationsorten. Dies beruht darauf, dass in der Hybride meist bewußt Eltern aus zwei genetisch unterschiedlichen Formenkreisen (oder "Genpools") kombiniert werden (GEIGER 1975, MIEDANER und GEIGER 1997). Zwar können auch bei Populationsorten, besonders wenn diese als synthetische Sorten aufgebaut werden, verschiedene Genpools verwendet werden, und so heterotisch bedingte Mehrleistungen erzielt werden. Synthetische Sorten können aber nie ausschließlich aus Kreuzungen zwischen den Genpools bestehen, sondern enthalten stets auch Kreuzungen innerhalb der beteiligten Genpools.

Der zweite Vorteil von Hybridsorten gegenüber Populationsorten liegt in ihrer geringeren Heterogenität. Nur durch die Entwicklung von Hybridsorten kann hier gleichzeitig homogene Ausprägung in allen agronomischen Eigenschaften und volle Nutzung der Heterosis für den Ertrag bewirkt werden. Schließlich gibt es Situationen, in denen bereits in der Homogenität an sich ein Zuchtziel gesehen wird. Dies ist vor allem bei Gemüse der Fall, wo eine Einheitlichkeit des Erntegutes ein wichtiges Produktionsziel ist. Daher werden bei vielen Gemüsearten selbst dann Hybridsorten angebaut, wenn sie Populationsorten nicht im Ertrag überlegen sind (BUTTENSCHÖN 1986).

### Hybridsorten bei partiellen Fremdbefruchtern

Aus zuchtmethodischen Überlegungen erscheint die Züchtung von Hybridsorten bei partiellen Fremdbefruchtern wie dem Raps oder der Ackerbohne besonders aussichtsreich. Solche Arten weisen eine Heterosis auf, die deutlich größer ist als bei reinen Selbstbefruchtern, die aber vollständig nur in der Hybridzüchtung genutzt werden kann. Zwar können genauso wie bei reinen Fremdbefruchtern synthetische Sorten entwickelt werden (SCHUSTER und FRIEDT 1986, LINK und RUCKENBAUER 1987, BECKER et al. 1997), aber in diesen Sorten kommt es während der Vermeh-

rung zu einem großen Anteil von Pflanzungen, die auf Selbstbefruchtung zurückgehen, und damit zum Verlust an heterotischer Mehrleistung. Es ist daher naheliegend, gerade bei Arten wie dem Raps (RÖBBELEN 1985) oder der Ackerbohne (LINK und RUCKENBAUER 1987, LINK 1997, SCHILL et al. 1997) intensiv an der Entwicklung von Hybridsorten zu arbeiten.

### 1.2 Heterosis in der Populationszüchtung

Der Nutzen der Heterosis in der Populationszüchtung ist offensichtlich, da auch in Populationsorten die Pflanzen hochgradig heterozygot sind (*Abbildung 1*). Die Erhaltung dieser Heterozygotie und damit das Vermeiden von Inzucht ist allerdings ein erhebliches Problem, auf das wir später noch eingehen werden.

### 1.3 Heterosis in der Klonzüchtung

In der Klonzüchtung wird die Heterosis im Prinzip genauso genutzt wie in der Hybridzüchtung (*Abbildung 1*), allerdings geschieht dies weitgehend unbewusst; die Heterosis ist hier ein integraler Teil der Gesamtleistungsfähigkeit. Theoretisch sollte eine maximale Nutzung der Heterosis möglich sein, wenn systematisch unverwandte Eltern für die Ausgangskreuzungen ausgesucht werden. Im Unterschied zur Hybridzüchtung ist die Klonsorte durch die Kreuzung der Eltern nicht fixiert: die Aufspaltung der (heterozygoten) Eltern erlaubt eine vielversprechende Auslese zwischen den Nachkommen einer Kreuzung. In der Praxis muss bei der Elternwahl vor allem berücksichtigt werden, dass die verwendeten Eltern sich in ihren Eigenschaften gut ergänzen, um durch Merkmalskombination die komplexen Zuchtziele erreichen zu können.

## 2. Schaden der Heterosis

### 2.1 Heterosis in der Linienzüchtung

Für Merkmale wie Wüchsigkeit und Kornertrag ist in den jungen Generationen der Linienzüchtung ein Teil der genetischen Unterschiede zwischen Prüfliegern heterotischer Art. Diese Unterschiede sind maskierend, und wenn sie für die Auslese benutzt werden, dann

schmälert dies den Zuchterfolg. Prüfliegern mit heterotisch bedingt hoher Leistung werden überbewertet, da sie diese Leistung nicht vererben, jedenfalls nicht über mehrere Generationen. Außerdem bremst die natürliche und züchterische Selektion, sofern sie mit der Heterosis die gleiche Richtung hat, die gewünschte Annäherung des Materials an Homozygotie und Homogenität.

Es ist die Dominanzvarianz des jeweiligen Merkmals, die diese zwar genetischen, aber im weiteren nicht nutzbaren Unterschiede ausmacht. Diese störenden Unterschiede treten auf, selbst wenn die Gene eines Merkmals alle gleichartig und ohne Epistasie wirken: Verschiedene Genotypen mit gleichem Heterozygotiegrad hätten dann zwar auch gleichgroße maskierende Effekte. Insofern wäre eine korrekte Auslese zwischen ihnen möglich. Tatsächlich aber sind die Heterozygotiegrade von Individuen nicht gleich.

Die Heterozygotiegrade von Individuen derselben Generation und Inzuchtstufe sind etwas verschieden, da Merkmale von begrenzt vielen Loci gesteuert werden. Die Varianz des Heterozygotiegrades z.B. in Generation F<sub>2</sub> beträgt bei einer Anzahl von  $n$  ungekoppelten Loci  $\sigma_H^2 = 1/(4n)$ . So ist etwa bei einem Merkmal mit 20 Loci der Heterozygotiegrad in F<sub>2</sub>, der ja im Mittel 0,5 (relativ zur Ausgangshybride) beträgt, mit einer Standardabweichung von 0,11 behaftet. Immerhin etwa ein Sechstel der F<sub>2</sub>-Individuen hätten für dieses Merkmal einen Heterozygotiegrad von unter 0,39 und ein weiteres Sechstel läge über 0,61 (siehe *Abbildung 2*).

Nun sind allerdings die im Sinne der Heterosis interessanten Merkmale wie Kornertrag von vielen bis sehr vielen Loci beeinflusst, was diese störende Varianz tendenziell verringert. Andererseits ist selbst die Gesamtzahl der Gene eines Genoms nicht unbegrenzt, und die Loci segregieren nicht unabhängig voneinander - viele liegen gemeinsam auf einem Chromosomen oder Chromosomenarm. Franklin (1977) betrachtet das gesamte Genom und berücksichtigt die Anzahl der Chromosomen, sowie die Länge der einzelnen Chromosomen in Morgan. Eine heterozygote F<sub>1</sub> führt bei Selbstung zu einer Varianz des individuellen Heterozygotiegrades in F<sub>2</sub> von

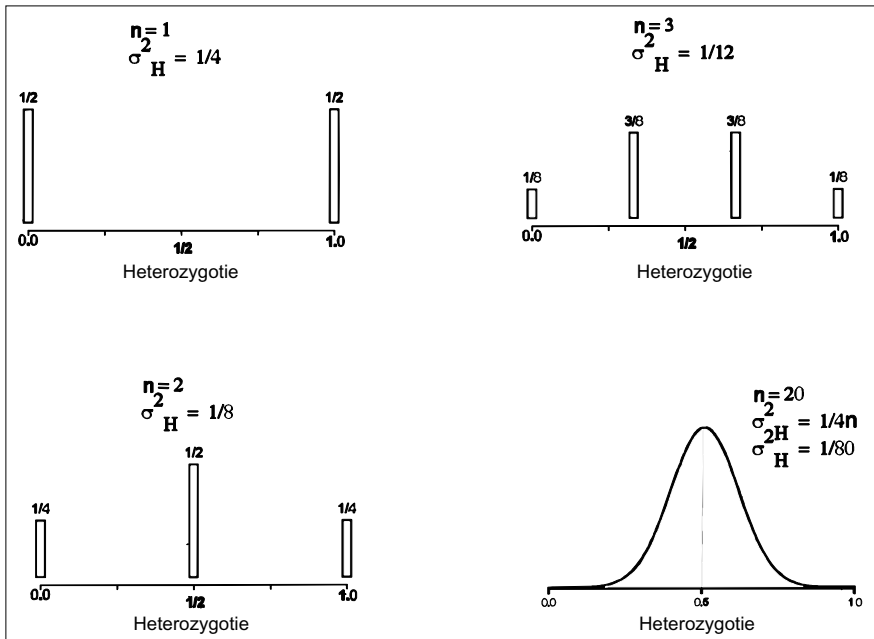


Abbildung 2: Heterozygotiegrad in F2 in Abhängigkeit von der Anzahl (ungekoppelter) Loci.

Tabelle 1: Standardabweichung der individuellen Heterozygotie nach der Formel von FRANKLIN (1977) und verschiedenen experimentellen Ergebnissen bei Mais.

Autor/Jahr	Mais-Kreuzung	Genomlänge L	Standardabweichung der Heterozygotie
RHOADES, 1955	mehrere	12,32 Morgan	9,02 %
SCHÖN, 1993	KW1265 x D146	16,12 Morgan	8,11 %
VUYLSTEKE et al., 1999	B73 x Mo17	11,78 Morgan	9,01 %
VUYLSTEKE et al., 1999	D32 x D145	13,76 Morgan	8,64 %

$$\sigma^2_H = (1/32 L^2) \sum_{j=1}^< 3 e^{-4lj}$$

wobei < die Anzahl der Chromosomen von 1 bis < bezeichnet, lj die Länge des j-ten Chromosomes und L die Genomlänge, jeweils in Morgan.

Den wichtigeren Part in dieser Formel spielen die Genomgröße und mit der Chromosomenzahl die Anzahl vollständig unabhängig segregierender Einheiten. Die Variation der Chromosomenlänge ist weniger bedeutend. Für Mais mit seinen zehn Chromosomen finden sich in der Literatur etwas verschiedene Angaben über die Genomgröße (Tabelle 1) und die Länge der einzelnen Chromosomen in Morgan. Dennoch ergeben diese Daten, eingesetzt in Franklins Formel, Standardabweichungen der individuellen Heterozygotie in F2 von etwa 8 bis 9% (bei einem Mittelwert von 50%). Die mit 89 RFLP-Markern auch experimentell

erfasste Standardabweichung in der Maiskreuzung von SCHÖN (1993) an 380 F2-Individuen betrug im Vergleich hierzu 8,9% (Mittelwert von 49,1%) und steht mit den theoretischen Resultaten in guter Übereinstimmung. Die 2 x 10 Chromosomenarme bei Mais führen also zu einer nur wenig kleineren Varianz als z.B. die 20 oben als unabhängig angenommenen Loci (8-9% vs. 11%).

STUBER et al. (1992) zeigten auf ähnliche Weise bei Mais experimentell einerseits diese Varianz des individuellen Heterozygotiegrades zwischen Individuen derselben Generation (in diesem Fall der 1. Rückkreuzungsgeneration), andererseits den deutlichen Einfluß dieses Phänomens auf die Leistungsfähigkeit (Abbildung 3).

### 2.2 Heterosis in der Hybridzüchtung

Das für die Linienzüchtung gesagte gilt hier ebenso: die Varianz der individuel-

len Heterozygotie ist ein den Selektionserfolg während der Linienentwicklung schmälernendes Phänomen. In der Hybridzüchtung kommen größere Effekte der Heterosis vor, die oben dargestellten Ergebnisse für Mais sind hier nicht nur Modell, sondern direkt relevant. SCHNELL (1961a) schreibt dazu: "The breeder has to overcome a difficulty which forms a common (though seldom discussed) problem in most inbreeding programs: in as far as the value in commercial seed production depends on characters which are partly subjected to heterosis but required to be on some desirable level also in the more or less homozygous condition, efficiency of selection may be poor owing to masking effects of different heterozygosity levels of the selfed families."

### 2.3 Heterosis in der Populationszüchtung von Fremdbefruchtern

In fremdbefruchtenden Populationen besteht ein unauflösbarer Zusammenhang zwischen der genetischen Breite der Population und dem Heterozygotiegrad, mithin einem Teil der Leistungsfähigkeit. Diese Verbindung behindert den Züchter beim Einsatz zweier ansonsten gebräuchlicher Maßnahmen, nämlich bei der Einlagerung einzelner Merkmale durch Rückkreuzung und bei der scharfen Selektion.

Die Ausstattung einer Populationssorte mit einer neuen Eigenschaft durch Rückkreuzung erfordert einen unverhältnismäßig hohen Aufwand, da die genetische Breite der Sorte dabei erhalten werden muß. Handelt es sich um eine über homozygote Komponenten erhaltene, synthetische Sorte, dann muß mit jeder der Komponenten das Rückkreuzungsprogramm durchgeführt werden. Sind die Komponenten Klone (z.B. bei Gräsern), ist die Situation noch schwieriger. Als Alternative zur Rückkreuzung (s.u.) böte sich zunächst die genetische Transformation der Klon-Komponenten an. Das gewünschte Ziel würde allerdings nur erreicht, wenn ein einzelnes Transgen bei allen Komponenten an demselben chromosomalen Locus plaziert wäre.

Die Verbesserung von Populationen durch scharfe Auslese verbietet sich. Insbesondere die züchterische Verbesserung von mehreren Merkmalen gleich-

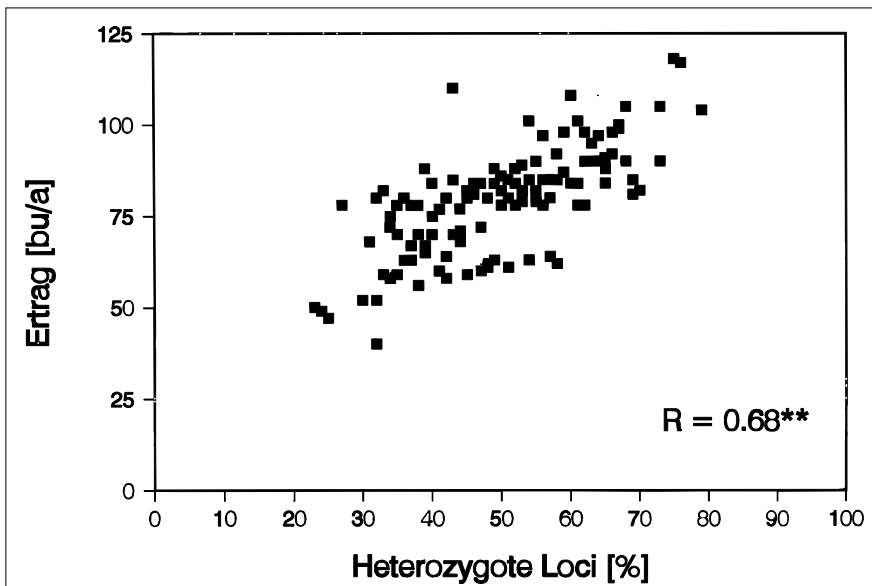


Abbildung 3: Beziehung zwischen Heterozygotiegrad und Ertrag in einer Rückkreuzungsfamilie von Mais (nach STUBER et al. 1992).

zeitig ist bei Populationen außerordentlich schwierig, da sie unweigerlich zu einer sehr hohen Selektionsintensität führt. Eine scharfe Selektion ermöglicht zwar den Selektionsfortschritt in den betreffenden Merkmalen, aber gleichzeitig führt sie zur Inzucht und damit zu Leistungsdepressionen in allen heterotischen Merkmalen.

Es muß hier die Balance zwischen Anreicherung mit besseren Genen durch Auslese und Vermeidung von Inzuchtdepression beachtet werden. Sehr deutlich wird dies bei der Züchtung von Populationen als synthetischen Sorten. Die Komponenten einer synthetischen Sorte werden nach der im Topcross oder Polycross ermittelten Kombinationsfähigkeit ausgewählt. Eine scharfe Selektion nur der besten Komponenten wird durch die zu erwartende Inzuchtdepression verhindert. Es muss die optimale Anzahl von Komponenten ermittelt und beachtet werden. Für deren Ermittlung ist unter anderem die Größe der Heterosis zu berücksichtigen (BECKER 1982, LINK und EDERER 1993). Die notwendige Erhaltung der genetischen Breite solcher Sorten steht auch im Gegensatz zu Ansprüchen an die Ausprägung von z.B. Qualitätsmerkmalen, etwa der 00-Qualität bei Raps, entsprechendes gilt für Registermerkmale.

Es tritt in der Populationszüchtung ein weiterer störender Effekt durch die Heterosis auf. Die Inzucht aufgrund schar-

fer Selektion (im Sinne von Drift) ist nämlich nicht gleichmäßig auf die Individuen verteilt; es entstehen Heterozygotie-Unterschiede zwischen Individuen. Diese betreffen nicht nur einzelne Merkmale bzw. ihre Gene, wie oben für die frühen Generationen der Linienentwicklung diskutiert, sondern das gesamte Genom. Die Inzucht in kleinen Populationen kommt ja, auch bei strenger Zufallspaarung, nicht nur indirekt durch den graduellen Verlust von genetischer Variation (Drift), sondern auch direkt durch unvermeidliche Paarungen zwischen Verwandten zustande. Nachkommen solcher Paarungen unterscheiden sich in ihrer Heterosis und Leistung deutlich vom Rest der Population. WEIR et al. (1980) zeigten, dass besonders in den ersten Generationen nach der Einschränkung der Populationsgröße die Unterschiede im Inzuchtstatus nennenswert groß sind. Eine große Anzahl von Chromosomen eines Genoms erleichtert Abbau dieser Unterschiede bei den nachfolgenden Generationen. Von großem Einfluss in diesem Zusammenhang ist die Frage der Selbstinkompatibilität, immerhin unterscheidet sich die Klasse der direkt aus Selbstung hervorgehenden Nachkommen am stärksten vom Rest der Population (AVERY and HILL 1979). Beispielsweise würden bei einer scharfen, rekurrenten Massenauslese in einer selbstkompatiblen Roggenpopulation auf kurze, standfeste Typen solche ingezüchteten Nachkommen bevorzugt.

Diese wären inzuchtbedingt kürzer. Die Auslese wäre aber ineffektiv, da der kürzere Wuchs, obwohl genetisch bedingt, nicht erblich wäre.

## 2.4 Heterosis in der Populationszüchtung von partiellen Fremdbefruchtern

Auch in partiell allogamen Populationen unterscheiden sich die Individuen deutlich in ihrem Inzuchtstatus. Diese Unterschiede kommen hier allerdings auch bei großen Populationen vor. Es sind die aus Fremdbefruchtung stammenden Individuen, die sich als besondere Klasse von dem Rest der Population bezüglich des Inzuchtstatus deutlich unterscheiden. Hier ist ein störender Effekt bei einer Massenauslese mit der Richtung der Heterosis, etwa auf Wüchsigkeit, zu erwarten (LINK und EDERER 1994). Sehr wüchsige Individuen sind überwiegend "Blender", die zwar heterotisch bedingt diese Leistung erbringen, aber im Vergleich zu stärker ingezüchteten Individuen keine erhöhte Anzahl leistungssteigernder Gene tragen und vererben.

Auch bei nur partieller Allogamie erreicht eine Population einen Gleichgewichtszustand für die Häufigkeit der Genotypen. In diesem Zustand beträgt bei konstantem Selbstungsgrad von  $0 < s < 1$  die mittlere Inzucht  $F = s/(2-s)$ . Die genotypische Varianz der Population ist durch diese Variation des individuellen Inzuchtkoeffizienten überhöht, sie beträgt nach WEIR und COCKERHAM (1977)  $\sigma_G^2 = (1+F)\sigma_A^2 + (1-F)\sigma_D^2 + 4FD_1 + FD_2^* + F(1-F)\sigma_D^2 + (F'' - F^2)(H^2 - \sigma_D^2)$ .

Dabei ist  $F''$  der sogenannte 2-Loci-Inzuchtkoeffizient nach SCHNELL (1961b), und die Differenz  $(F'' - F^2)$  stellt die Varianz der individuellen Inzuchtkoeffizienten in der Population dar. Zur Erklärung der anderen Parameter s. WEIR und COCKERHAM (1977).

WRIGHT und COCKERHAM (1985) betrachten für diese Populationsstruktur ein Merkmal, welches von 100 gleich wirkenden Loci mit je zwei dominant-rezessiven Allelen codiert wird, das dominante Allel steht durchgehend für die höhere Merkmalsausprägung. Durch die Heterosis begünstigt eine Massenselektion die weniger ingezüchteten Individuen

duen. Deren Nachkommen, obwohl sie mit dem für die Population geltenden Selbstungsgrad zustande kommen, sind wiederum weniger ingezüchtet als der Durchschnitt (die Wirkung einer Selbstung und einer Auskreuzung auf die Heterozygotie sind ja nicht symmetrisch: eine Selbstung reduziert die vorhandene Heterozygotie nur um die Hälfte, eine Auskreuzung erhöht die Heterozygotie dagegen unabhängig vom Ausgangsniveau auf das Maximum). Somit beruht der unmittelbare (realisierte!) Selektionsgewinn teilweise auf einer Verringerung der Inzucht in der Population und also teilweise nicht auf einer Veränderung der Genfrequenz. Für das oben skizzierte Merkmal und bei einem Anteil der Selbstung von 50% beträgt der permanente Selektionsgewinn nur knapp 45% des unmittelbar durch die Massenauslese erzeugten Gewinnes. Für ein Merkmal mit nur einem Locus ist dieser Unterschied nicht existent.

Diese Betrachtungen gelten nur für einen konstanten Selbstungsgrad. Wie im Unterschied dazu eine Variation des Fremd- bzw. Selbstbefruchtungsgrades auf den Selektionsgewinn wirkt, ist bisher nicht geklärt. Für den Fall, dass das Merkmal "Selbstbefruchtungsgrad" selbst Heterosis zeigt, wurde der mittlere Inzuchtkoeffizient einer solchen Population in Abhängigkeit der Höhe und der Heterosis des Selbstungsgrades von LINK und GUMPERT (unveröffentlicht) abgeleitet und bei LINK (1995) tabellarisch angegeben.

## 2.5 Heterosis in der Klonzüchtung

Bei einigen Objekten der Klonzüchtung, z.B. Rebe, Apfel und Kartoffel, sind Sorten sehr langlebig, es gibt eine Bindung des Verbrauchers zu bekannten Sorten. Dadurch wäre es prinzipiell wünschenswert, wenn eine Sorte in einzelnen Merkmalen wie z.B. der Resistenz verbessert werden könnte, ohne sie ansonsten zu verändern. Dem steht in der Klonzüchtung die Heterosis bzw. die Inzuchtdepression im Wege. In der Linien- und Hybridzüchtung kann dieses Ziel, sofern Resistenzquellen in der betreffenden Art vorhanden sind, durch Rückkreuzung der Sorte bzw. der Eltern der Sorte erreicht werden. In der Klonzüchtung würde der Klon bei Rückkreuzung

mit einer Resistenzquelle aufspalten, der Genotyp wäre verloren: die Meiose zerstört hier die Sorte. Zum anderen führt die Rückkreuzung in die Inzucht und also zum Verlust von Leistung. Im Unterschied zur Hybridzüchtung existieren keine homozygoten Eltern von Klonsorten - vermutlich wären solche Linien bei den genannten Objekten aufgrund von Inzuchtdepression auch oft kaum lebensfähig. Ein hypothetischer, markergestützter Ausweg aus dieser Situation wurde von LINK und MELCHINGER (1995) skizziert. In dieser besonderen Situation könnte, sofern für die gewünschte Eigenschaft Gene zur Verfügung stehen, die gentechnisch vermittelte Übertragung eines Resistenzgens ein naheliegender Ansatz sein, selbst wenn das Gen aus derselben Spezies stammen sollte.

Die Heterosis, insofern wir diploide Organismen betrachten, spiegelt im wesentlichen die Interaktion von Paaren alleler Gene wider. Bei der Gametenbildung werden diese Paare getrennt, die Allele werden einzeln weitergegeben, sie bilden in der nächsten Generation neue Allel-Paare, die neue Interaktionen zeigen. Wenn auch ein Genotyp seine Gene vererbt, so vererbt er dennoch nicht seine Heterosis. Dieser Umstand ist gewissermaßen das besondere an der Heterosis und führt gelegentlich dazu, dass die Heterosis in der Pflanzenzüchtung auch störend ist. Dennoch muß man in der Heterosis ein grundlegendes Phänomen für alle Züchtungskategorien erkennen, welches zumeist nützlich, wenn nicht sogar unabdingbar wichtig ist.

## 3. Literatur

EVERY, P.J. and W.G. HILL, 1979: Variance in quantitative traits due to linked dominant genes and variance in heterozygosity in small populations. *Genetics* 91, 817-844.

BECKER, H.C., 1982: Züchtung synthetischer Sorten. II. Leistungsvorhersage und Selektion der Eltern. *Vortr. Pflanzenzüchtg.* 1, 23-40.

BECKER, H.C., 1987: Quantitative Genetik und Züchtungsmethodik bei Raps. *Ber. Arbeitstagung der Arbeitsgemeinschaft der Saatzuchtler, Gumpenstein*, 67-82.

BECKER, H.C., 1993: *Pflanzenzüchtung*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.

BECKER, H.C. and J. LÉON, 1988: Stability analysis in plant breeding. *Plant Breeding* 101, 1-23.

BECKER, H.C., H. SVENSK und G. ENGQVIST, 1997: Möglichkeiten und Grenzen einer Nutzung der Heterosis in synthetischen Sorten bei Raps.

*Ber. Arbeitstagung der Arbeitsgemeinschaft der Saatzuchtler, Gumpenstein*, 73-76.

- BRUNCKHORST, K., 1985: Erste Ergebnisse mit Hybridweizen. *Ber. Arbeitstagung der Arbeitsgemeinschaft der Saatzuchtler, Gumpenstein*, 25-30.
- BUCHINGER, A., 1955: Aktuelles aus der Maiszüchtung. *Ber. Arbeitstagung der Arbeitsgemeinschaft der Saatzuchtler, Gumpenstein*, 174-195.
- BUTTENSCHÖN, H., 1986: Die Arbeitskonzeption "Inzucht-Heterosiszüchtung" - Theorie und Praxis ihrer Anwendung bei Gemüse. *Ber. Arbeitstagung der Arbeitsgemeinschaft der Saatzuchtler, Gumpenstein*, 237-245.
- FRANKLIN, I.R., 1977: The distribution of the proportion of the genome which is homozygous by descent in inbred individuals. *Theoretical Population Biology* 11, 60-80.
- GEIGER, H.H., 1975: Anforderungen an das Ausgangsmaterial für eine Hybridroggenzüchtung. *Ber. Arbeitstagung der Arbeitsgemeinschaft der Saatzuchtler, Gumpenstein*, 203-214.
- HOPPE, G., H.C. BECKER, G. WAHLE und G. OETTLER, 1997: Heterosis für Ertrag und Ertragskomponenten in einem mehrreihigen Drillversuch bei Wintertriticale. *Ber. Arbeitstagung der Arbeitsgemeinschaft der Saatzuchtler, Gumpenstein*, 45-49.
- HRON, R., 1965: Grundlagen der Hybridweizenzüchtung. *Ber. Arbeitstagung der Arbeitsgemeinschaft der Saatzuchtler, Gumpenstein*, 39-48.
- LINK, W., 1995: Exploitation of hybrid vigour in faba bean (*Vicia faba* L.). "2nd European Conference on Grain Legumes, Copenhagen, Denmark, 218-219.
- LINK, W., 1997: Neues über CMS bei Ackerbohnen. *Ber. Arbeitstagung der Arbeitsgemeinschaft der Saatzuchtler, Gumpenstein*, 95-101.
- LINK, W. and W. EDERER, 1993: The concept of varietal ability for partially allogamous crops. *Plant Breeding* 110, 1-8.
- LINK, W., 1994: Das Paarungssystem von *Vicia faba* L. führt zu einem höheren unmittelbaren als langfristig realisierten Selektionsgewinn. *Vortr. Pflanzenzüchtg.* 28, 280-282.
- LINK, W. and A.E. MELCHINGER, 1995: An approach to the genetic improvement of clonal cultivars via backcrossing. *Crop Science* 35, 931.
- LINK, W. und P. RUCKENBAUER, 1987: Aspekte der Nutzung von Heterosis bei der Pferdebohne. *Ber. Arbeitstagung der Arbeitsgemeinschaft der Saatzuchtler, Gumpenstein*, 1147-162.
- MIEDANER, T. und H.H. GEIGER, 1997: Fortschritte in der Hybridzüchtung bei Winterroggen. *Ber. Arbeitstagung der Arbeitsgemeinschaft der Saatzuchtler, Gumpenstein*, 51-56.
- RHOADES, M.M., 1955: The cytogenetics of maize. (G.F. SPRAGUE, Ed.). Chap. 4, Academic Press, New York.
- RÖBBELEN, G., 1985: Züchtung von Hybridraps. *Ber. Arbeitstagung der Arbeitsgemeinschaft der Saatzuchtler, Gumpenstein*, 173-185.
- SCHACHSCHNEIDER, R., 1997: Hybridweizen - Stand und Erfahrungen. *Ber. Arbeitstagung der Arbeitsgemeinschaft der Saatzuchtler, Gumpenstein*, 27-32.

- SCHILL, B., W. LINK, E. v. KITTLITZ, und A.E. MELCHINGER, 1997: Heterosis und deren Nutzungsmöglichkeiten bei der Fababohne in Mitteleuropa. Ber. Arbeitstagung der Arbeitsgemeinschaft der Saatzuchtler, Gumpenstein, 103-109.
- SCHNELL, F.W., 1961a: On some aspects of reciprocal recurrent selection. *Euphytica* 10, 24–30.
- SCHNELL, F.W., 1961b: Some general formulation of linkage effects in inbreeding. *Genetics* 61, 923–940.
- SCHNELL, F.W., 1982: A synoptic study of the methods and categories of plant breeding. *Z. Pflanzenzüchtg.* 89, 1-18.
- SCHNELL, F.W., 1997: Nostalgie mit Negationen: das delikate Verhältnis von Heterosis und Hybridzüchtung. Ber. Arbeitstagung der Arbeitsgemeinschaft der Saatzuchtler, Gumpenstein, 1-5.
- SCHNELL, F.W. und H.C. BECKER, 1985: Einflüsse von Heterozygotie und Heterogenität auf Ertrag und Ertragsstabilität bei Hybridmais. Ber. Arbeitstagung der Arbeitsgemeinschaft der Saatzuchtler, Gumpenstein, 165-172.
- SCHÖN, C.C., 1993: RFLP Mapping in Maize (*Zea mays* L.): Quantitative trait loci affecting testcross performance of elite European flint lines. Dissertation, Universität Hohenheim.
- SCHUSTER, W. und W. FRIEDT, 1986: Die Nutzung von Heterosiseffekten mit Synthetischen Sorten bei Cruciferen. Ber. Arbeitstagung der Arbeitsgemeinschaft der Saatzuchtler, Gumpenstein, 187-201.
- STUBER, C.W., S.E. LINCOLN, D.W. WOLFF, T. JELENTJARIS and E.S. LANDER, 1992: Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers. *Genetics* 132, 823-839.
- VUYLSTEKE, M., R. MANK, R. ANTONISE, E. BASTIAANS, M.L. SENIOR, C.W. STUBER, A.E. MELCHINGER, T. LÜBBERSTEDT, X.C. XIA, P. STAM, M. ZABEAU and M. KUIPER, 1999: Two high-density AFLP linkage maps of *Zea mays* L.: Analysis of distribution of AFLP markers. *Theor. Appl. Genet.* 99, 921-935.
- WEIR, B.S. and C.C. COCKERHAM, 1977: Two-locus theory in quantitative genetics. POLLAK, E., O. KEMP-THORNE and T.B. BAILEY (Hrsg.) *Proc. Intern. Conference on Quantitative Genetics*. 1976, IOWA, Ames, USA, pp. 247-269.
- WEIR, B.S., P.J. AVERY and W.H. HILL, 1980: Effect of mating structure on variation in inbreeding. *Theoretical Population Biology* 18, 396-429.
- WRIGHT, A.J. and C.C. COCKERHAM, 1985: Selection with partial selfing. I. Mass selection. *Genetics* 109, 858-597.