

Molekulargenetische Lokalisierung von QTL für die Malzqualität der Gerste

L. HARTL, G. SCHWEIZER, M. HERZ UND M. BAUMER

Einleitung

Die Malzqualität der Gerste basiert auf einem balancierten Zusammenwirken vieler Qualitätskomponenten. Eine anbauwürdige Braugerstensorte ist gekennzeichnet durch eine optimale enzymatische Ausstattung, eine gute äußere Kornqualität, die hohe Verkaufsanteile sichert und zufriedenstellende agronomische Eigenschaften. Mit den Methoden der klassischen Genetik ist es nicht möglich, die Anzahl der wertbestimmenden Gene für die quantitativ ausgeprägte Malzqualität zu schätzen und zu lokalisieren. Erst molekulare Marker ermöglichen die definierte Zerlegung des Genoms in einzelne Komponenten und deren Verknüpfung mit den Qualitätsparametern. Diese sogenannte QTL (quantitative trait loci)-Analyse schafft die Möglichkeit, Genomregionen mit großem Einfluss auf die Malzqualität zu benennen. So wurden bislang mindestens 168 QTL für 19 verschiedene Malzqualitätseigenschaften in neun verschiedenen Populationen kartiert (ZALE et al. 2000). Die QTL konzentrierten sich auf Bereiche der Chromosomen 1, 2, 4, 5 und 7. Pleiotrope Wirkungen von QTL auf verschiedene Parameter sind feststellbar, aber auch die Existenz von Genclustern ist möglich.

Trotz der vielen publizierten Daten sind sichere Aussagen über die qualitätsbeeinflussenden Gene und Genomregionen nicht möglich. So sind die amerikanischen Studien mit Sorten durchgeführt worden, die für den europäischen Markt keine Bedeutung haben und agronomisch und qualitativ nicht mit deutschen Sorten vergleichbar sind. In Nordamerika, Australien und selbst innerhalb Europas sind zudem sehr verschiedene Analysemethoden und Qualitätsparameter gebräuchlich.

Die Selektion auf Malzqualität wird bei der konventionellen Gerstenzüchtung in

den frühen Generationen indirekt durch Auslese auf gute morphologische Eigenschaften (TKG, Spelzenfeinheit) durchgeführt. Ab der F₄-Generation kann über Nahinfrarottransmissionsspektroskopie (NIT) eine erste Schätzung des Extraktgehalts erfolgen. Erst in den darauf folgenden Generationen steht genügend Erntegut zur Verfügung, um Analysen aus Kleinmälzungen durchführen zu können. Die hohe Umweltvariabilität macht für die gesicherte Beurteilung mehrortige Versuche notwendig. Ausreichend evaluierte molekulare Marker könnten daher ein wertvolles Hilfsmittel zur Vorselektion auf Malzqualität in frühen Generationen sein.

Im beschriebenen Projekt wurden in einer Population aus der Kreuzung zweier deutscher Braugerstensorten mit unterschiedlichen Qualitätseigenschaften wichtige "hot spots" für Malzqualitäts-QTL lokalisiert.

Material und Methoden

Pflanzenmaterial und Malzqualitätserfassung

Für die QTL-Kartierung wurde eine Population von 134 doppelhaploiden (DH-) Linien benutzt, die über die Antherenkultur aus der F₁-Generation der Kreuzung zwischen den beiden Braugerstensorten ALEXIS und STEINA hervorging. ALEXIS ist eine zweizeilige Sommergerste mit sehr guten Malzqualitätsparametern wie z.B. einem hohen Extraktgehalt, starker Enzymaktivität (VZ45°C), einem günstigen Endvergärungsgrad, einem ausgezeichneten Friabilimeterwert (Malzmürbigkeit) und einer hohen Diastatischen Kraft. Diese Sorte hat eine niedrige Wuchshöhe, ist standfest, besitzt eine schwächere Kornqualität und, mit Ausnahme der *mlo*-Mehltauresistenz, knappe Widerstandskräfte gegen die anderen bedeutsamen

Blattkrankheiten. STEINA ist ebenfalls eine zweizeilige Sommergerstensorte mit einer exzellenten Kornqualität, sehr guten Extraktwerten und hohem Endvergärungsgrad. Sie besitzt im Gegensatz zu ALEXIS aber nur eine sehr geringe proteolytische Lösungsfähigkeit. Vor allem die Enzymausstattung (VZ45°C) ist deutlich schwächer.

Für die Feststellung der Malzqualität wurde im Jahr 1994 in Freising eine Teilpopulation von 68 Linien in 5 m²-Parzellen ohne Wiederholung geprüft. In den folgenden beiden Jahren stand die gesamte Population (134 Linien) auf 10 m²-Parzellen in Freising (2 Wiederholungen). Im Jahr 1996 wurde auch jeweils eine Wiederholung an den Standorten Irlbach, Hohenheim und Peine auf ihre Malzqualität geprüft.

Die Kleinmälzung wurde an 250 g der Siebfraktion über 2,5 mm in einer vollautomatischen Mikromälzungsanlage (Phoenix, Australien) durchgeführt. Anschließend wurden die Wurzelkeime von den Malzkörnern geputzt und das Malz vermahlen. Die Kongressmaische und die Untersuchung der Qualitätsparameter erfolgten nach MEBAK (1997). Bestimmt wurde der Rohproteingehalt, der Extraktgehalt in der Maische nach 1h bei 45°C (VZ45°C, Hartongzahl), der Extraktgehalt im Feinschrot, der Endvergärungsgrad, die Viskosität, die Malzhärte (Brabender) und die Malzmürbigkeit (Friabilimeter). Zusätzlich wurde aus der VZ45°C, dem Friabilimeterwert, dem Extraktgehalt und dem Endvergärungsgrad ein Malzqualitätsindex (MQI) für jede Linie berechnet.

Molekulargenetische Kartierung und QTL-Berechnung

RFLP- und Mikrosatelliten-Marker wurden als Ankerpunkte in der Population untersucht. Zu diesen Markern wurden AFLP-Markerdaten, die von Cebeco

Autoren: Dr. Lorenz HARTL, G. SCHWEIZER, M. HERZ und M. BAUMER, Bayr. Landesanstalt für Bodenkultur, Vöttingerstr. 38, D-85354 FREISING



Zaden, Lelystad, Niederlande, zur Verfügung gestellt wurden, in die Karte integriert und den Chromosomen zugeordnet. Die Erstellung der Kopplungskarte wurde mit dem Programm Joinmap 2.0 (STAM und OOIJEN, 1995) durchgeführt. Die Berechnung der Kopplungsabstände erfolgte nach HALDANE (1919). Für die QTL-Analyse wurden Marker aus der Karte ausgewählt, mit dem Ziel, den Genotyp der Linien im Abstand von 5-15 cM zu erfassen.

Als phänotypische Datengrundlage wurden jeweils die Daten für die Malzqualitätsparameter der Umwelten bzw. der Durchschnitt der Wiederholungen in den Umwelten benutzt. Der Gesamtmittelwert jeder Linie wurde über alle Einzelwerte gebildet. Fehlende Werte wurden über die "least square means" ausgeglichen und die partiellen Korrelationen zwischen den Malzqualitätsparametern bereinigt um die Kovariablen Umwelten und Wiederholungen errechnet (GLM-Prozedur, SAS 6.12).

Die Berechnung der QTL erfolgte mit Hilfe des Programms PlabQTL 1.1 (UTZ und MELCHINGER 1996). Dieses Programm basiert auf der Schätzung des Einflusses der einzelnen Genorte auf die Qualität über einen multiplen Regressionsansatz. Alle Genorte mit einem LOD = 2,5 wurden in das Modell aufgenommen. Das Bestimmtheitsmaß des Gesamtmodells entspricht der durch die jeweiligen QTL erklärten phänotypischen Varianz. Die erklärte genetische Varianz ergibt sich durch Division mit der Heritabilität.

Ergebnisse

Malzqualitätsuntersuchung

Der Mittelwert der Nachkommen aus der Kreuzung ALEXIS/STEINA liegt für den MQI, die Parameter der cytolytischen Lösungsfähigkeit (Viskosität, Brabender, Friabilimeter) und die der amylolytischen Lösungsfähigkeit (Extrakt, Endvergärungsgrad) nahe dem Elternmittel (*Tabelle 1*). Dagegen ist das Populationsmittel für die proteolytischen Komponenten (lösl. N, Eiweißlösungsgrad, VZ45°C) sehr nahe beim besseren Elter ALEXIS. Für diese Parameter besteht in der Population auch die größte Variation. Der Durchschnitt für den Roh-

Tabelle 1: Werte der Malzqualitätsergebnisse für die ALEXIS und STEINA, sowie der DH-Population, gemittelt über sechs Umwelten

Malzqualitätsparameter	Alexis	Steina	Dh-Population	Varianzkoeffizient	Minimum	Maximum	Heritabilität %	erklärte genetische Varianz %
Rohproteingehalt (%)	9,8	10,5	10,3	3,53	9,5	11,5	75	27
Lösl. N (mg)	688	656	715	6,15	619	865	77	28
Eiweißlösungsgrad (%)	43,8	39,1	43,7	6,11	37,8	49,8	81	39
VZ45°C (%)	46,3	35,7	43,7	9,93	37,8	49,8	93	33
Viskosität (mPas)	1,48	1,52	1,50	1,75	1,4	1,6	64	49
Brabender (Nm)	100	127	110	7,22	92	131	78	14
Friabilimeter (%)	85	74	80	5,31	68	90	63	19
Extrakt (%)	82,0	81,6	81,9	0,90	80	84	83	17
Endvergärungsgrad (%)	83,5	81,2	82,6	0,85	81	84	66	19
MQI	8,5	6,5	7,6	9,45	5,7	9,3	85	23

proteingehalt ist dem qualitativ schlechteren Elter STEINA ähnlich. In dieser Versuchsserie wurde für alle Eigenschaften eine hohe bis sehr hohe Heritabilität von 63 % bis 93 % ermittelt (*Tabelle 1*).

Die Korrelationen der einzelnen Parameter untereinander sind in *Tabelle 2* dargestellt. Sie reichen bis in den Bereich von 0,8, wenn von der sehr engen negativen Beziehung zwischen Brabender und Friabilimeter abgesehen wird. Der Rohproteingehalt und die Malzhärte (Brabender) sind negativ mit den wichtigsten Malzqualitätsparametern korreliert.

Die Korrelationskoeffizienten zwischen den Umwelten bewegen sich beim Rohproteingehalt zwischen 0,06 (nicht signifikant) und 0,58 ($p < 0,01$) (*Tabelle 3*).

Tabelle 2: Phänotypische Korrelationskoeffizienten zwischen den Malzqualitätsparametern in der Population ALEXIS/STEINA. ** Signifikant bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit $P \leq 0,01$.

Korrelationen d. Malzqualitätsparameter	Rohproteingehalt	Lösl. N	Eiweißlösungsgrad	VZ45°C	Viskosität	Brabender	Friabilimeter	Extrakt	Endvergärungsgrad	Malzqualitätsindex
Rohproteingehalt	1									
Lösl. N	0,34**	1								
Eiweißlösungsgrad	-0,36**	0,75**	1							
VZ45°C	-0,13**	0,52**	0,6**	1						
Viskosität	0,21**	-0,06**	-0,20**	-0,32**	1					
Brabender	0,47**	-0,10**	-0,42**	-0,35**	0,33**	1				
Friabilimeter	-0,5**	0,01	0,34**	0,21**	-0,32**	-0,78**	1			
Extrakt	-0,25**	0,13**	0,29**	0,16**	0,03	-0,43**	0,3**	1		
Endvergärungsgrad	-0,24**	0,06**	0,22**	0,41**	-0,39**	-0,38**	0,28**	0,13**	1	
Malzqualitätsindex	-0,49**	0,11**	0,44**	0,59**	-0,32**	-0,72**	0,69**	0,69**	0,58**	1

Für einzelne Umwelt-Paare besteht kein Zusammenhang. Die Beziehung der Umwelten ist für den MQI und den Extraktgehalt enger. Die besten Werte konnten für den Parameter VZ45°C ermittelt werden. Insgesamt konnte jedoch keine Umweltpaarung ermittelt werden, die systematisch für alle Qualitätsmerkmale einen sehr schlechten Zusammenhang ergibt. Deshalb wurden alle sechs Umwelten in die QTL-Verrechnung einbezogen.

QTL-Kartierung

Die molekulargenetische Kopplungskarte wurde mit mehr als 300 Markern erstellt und umfasst 950 cM. Vier kleinere Kopplungsgruppen konnten noch nicht eindeutig den entsprechenden Chromosomen zugeordnet werden (*Abbildung 1*, Gruppe 3_7, 22 und 24). Für die QTL-

Tabelle 3 a-d: Korrelation der Umwelten für die Malzqualitätsparameter Rohproteingehalt, VZ45°C, Extrakt und MQI in der Population ALEXIS/STEINA. * und ** Signifikant bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit P £ 0,05 bzw. P £ 0,01.

Korrelation für den Rohproteingehalt	Durchschnitt	Freising 94	Freising 95	Freising 96	Irlbach 96	Peine 96
Freising 94	0,61**	1				
Freising 95	0,76**	0,30*	1			
Freising 96	0,54**	0,24	0,20*	1		
Irlbach 96	0,65**	0,31*	0,31**	0,17	1	
Peine 96	0,66**	0,35**	0,33**	0,06	0,58**	1
Hohenheim 96	0,67**	0,45**	0,30**	0,20*	0,53**	0,61**

Korrelation für die VZ45°C	Durchschnitt	Freising 94	Freising 95	Freising 96	Irlbach 96	Peine 96
Freising 94	0,70**	1				
Freising 95	0,87**	0,52**	1			
Freising 96	0,92**	0,50**	0,73**	1		
Irlbach 96	0,86**	0,56**	0,68**	0,77**	1	
Peine 96	0,82**	0,46**	0,57**	0,76**	0,68**	1
Hohenheim 96	0,85**	0,49**	0,72**	0,75**	0,69**	0,70**

Korrelation für den Extrakt	Durchschnitt	Freising 94	Freising 95	Freising 96	Irlbach 96	Peine 96
Freising 94	0,71**	1				
Freising 95	0,83**	0,54**	1			
Freising 96	0,77**	0,09	0,56**	1		
Irlbach 96	0,83**	0,41**	0,63**	0,60**	1	
Peine 96	0,71**	0,35**	0,43**	0,40**	0,56**	1
Hohenheim 96	0,65**	0,47**	0,36**	0,34**	0,47**	0,63**

Korrelation für den MQI	Durchschnitt	Freising 94	Freising 95	Freising 96	Irlbach 96	Peine 96
Freising 94	0,71**	1				
Freising 95	0,84**	0,58**	1			
Freising 96	0,77**	0,27*	0,57**	1		
Irlbach 96	0,74**	0,50**	0,48**	0,50**	1	
Peine 96	0,75**	0,34*	0,49**	0,47**	0,58**	1
Hohenheim 96	0,71**	0,48**	0,49**	0,36**	0,48**	0,62**

Analyse wurden 100 Marker zur gleichmäßigen Abdeckung der Gruppen ausgewählt. Sowohl der Durchschnitt der Linien über alle sechs Umwelten als auch die Werte jeder einzelnen Umwelt wurden in die QTL-Analyse einbezogen. In *Abbildung 2* sind die detektierten QTL entsprechend ihrem Einfluss auf die Eigenschaften als Symbole an der jeweiligen Genomregion dargestellt. Die Bereiche auf den Chromosomen 4, 5, 6 und 7 weisen eine deutliche Häufung von QTL für die verschiedenen Malzqualitätsparameter auf. Auch auf den Kopplungsgruppen 22 und 24 sind ebenfalls mehrere QTL zu finden. Mit diesen Genorten können 14 % bis 49 % der genotypischen Varianz der einzelnen Merkmale erklärt werden (*Tabelle 1*). Das für die Auswahl der Kreuzungseltern bestimmende Qualitätsmerkmal VZ45°C kann durch die Marker auf Chromosom 6, 7 und der Kopplungsgruppe 22 zu 33 % genotypisch erfasst werden. Die QTL für den MQI liegen ebenfalls in den genannten Genomregionen.

Betrachtet man die QTL-Umwelt-Interaktion, so ist eine sehr große Variabilität zu erkennen. In den Umwelten Freising 1994, 1995 und Hohenheim 1996 sind

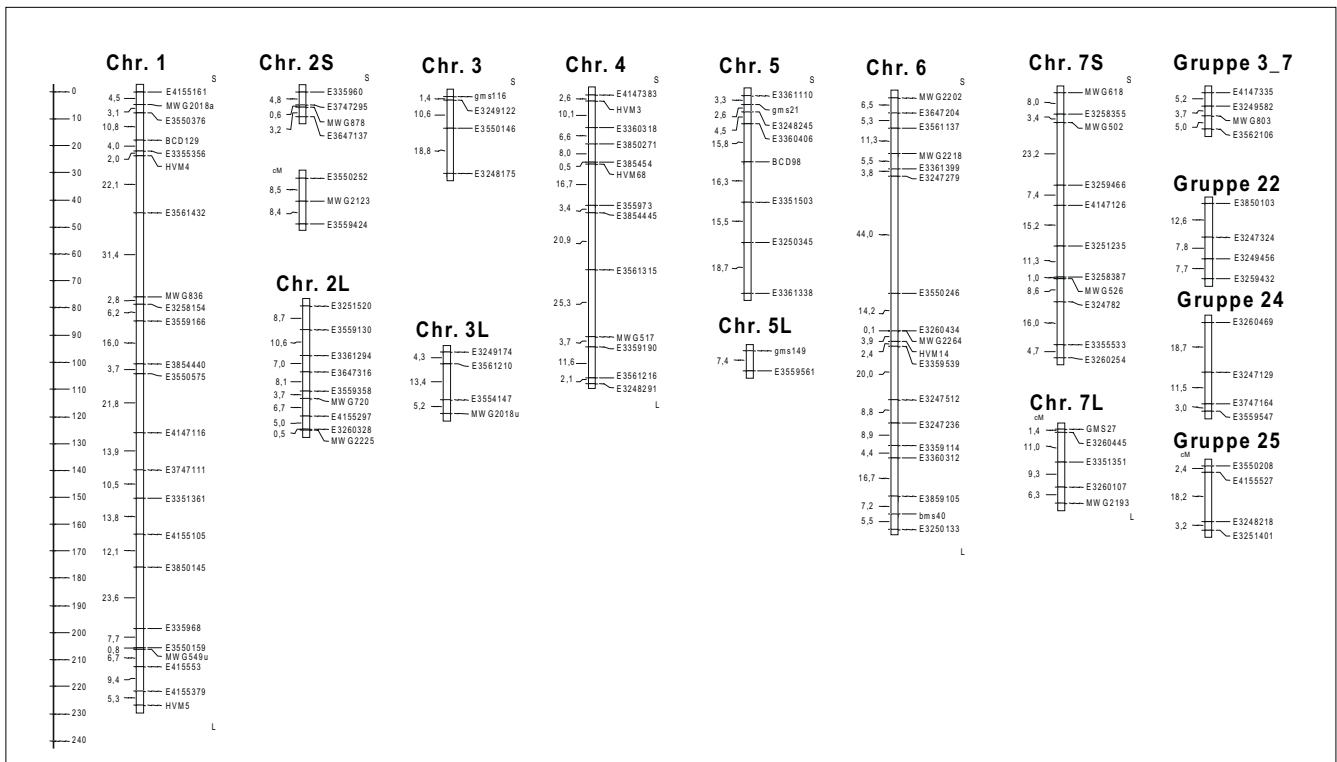


Abbildung 1: Molekulargenetische Karte für die DH-Population ALEXIS/STEINA mit den ausgewählten Markern für die QTL-Verrechnung und einigen Anker-Markern

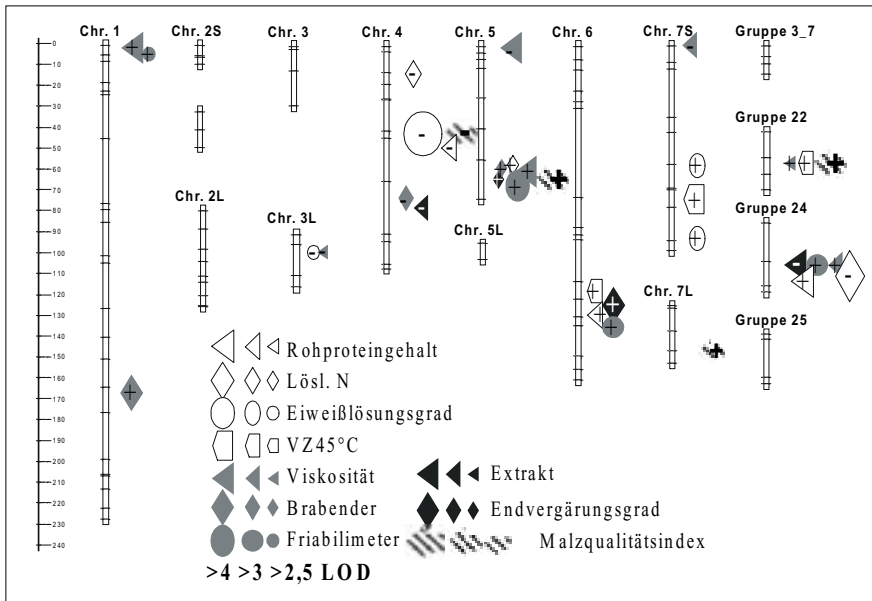


Abbildung 2: Chromosomenkarte mit den QTL für die Malzqualitätsparameter berechnet für den Durchschnitt aller Umwelten. Bei positivem Vorzeichen steigert der Elter ALEXIS die Malzqualität, d.h. die Werte für die Malzqualitätsparameter vergrößern sich, nur beim Rohproteingehalt und Brabender zeigt das positive Vorzeichen eine Verringerung der Werte an. Die Symbolgrößen weisen auf die LOD-Grenzen hin.

die starken QTL auf Chromosom 5 nicht oder nur sehr eingeschränkt ausgeprägt (Abbildung 3). Dagegen beeinflusst diese Genomregion in den anderen Umwelten die Ausprägung der Malzqualität erheblich (Freising 96, Peine 96, Irlbach 96). Die weiteren QTL-“hot spots” verhalten sich in ähnlicher Weise. Exemplarisch sind in der Tabelle 4 die QTL (LOD = 2,5) für den Rohproteingehalt und die VZ45°C für den Durchschnitt

über alle Umwelten und mit den entsprechenden Regressionskoeffizienten dargestellt. Für diese QTL sind zusätzlich die Koeffizienten für die einzelnen Umwelten geschätzt. So ist für das Merkmal VZ45°C, das die enzymatischen Kräfte des Malzes ausdrückt, nur eine geringe Variation des QTL-Effekts zu erkennen, wogegen die QTL für den Rohproteingehalt sehr stark von der Umwelt abhängig sind. Beispielsweise

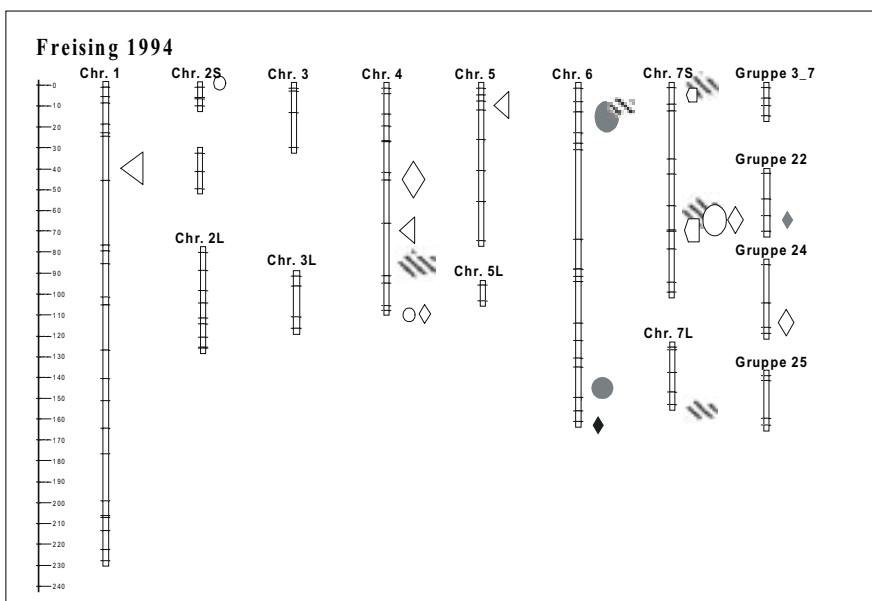


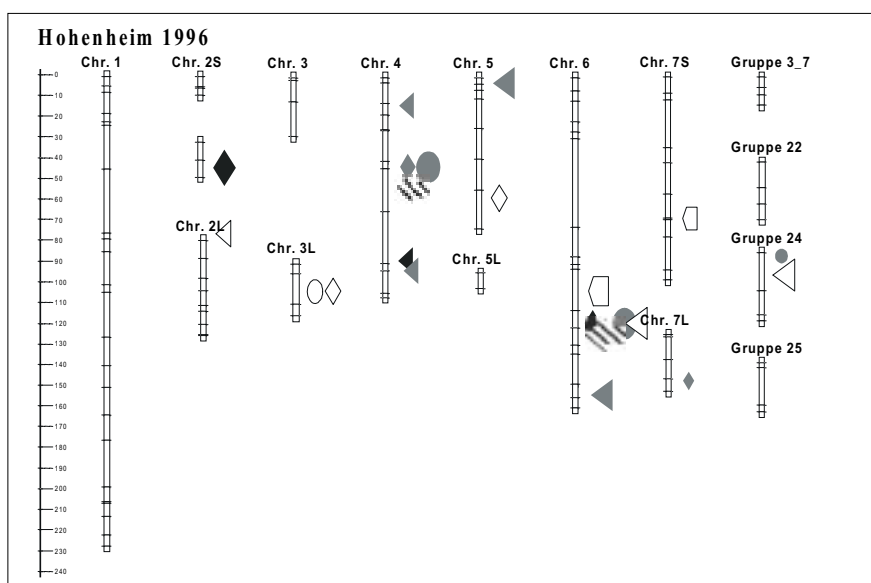
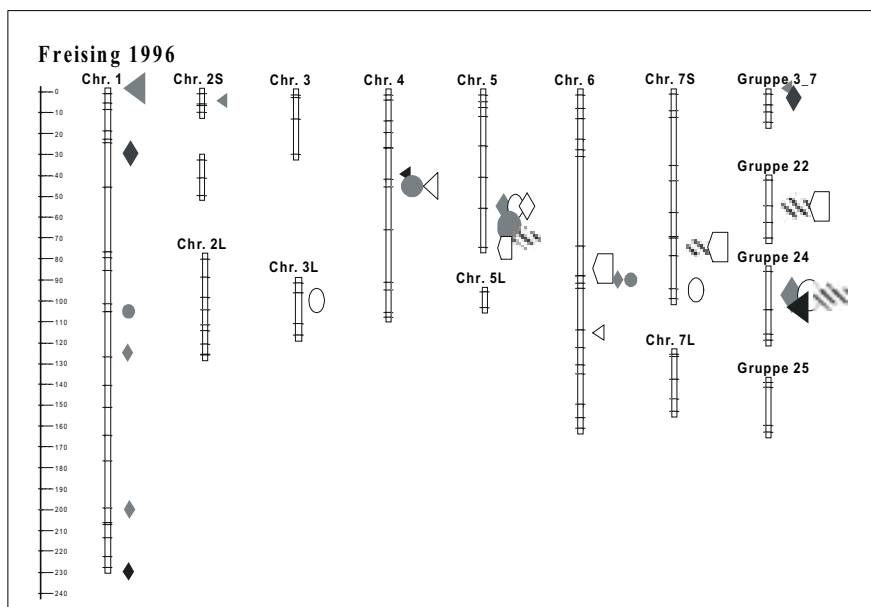
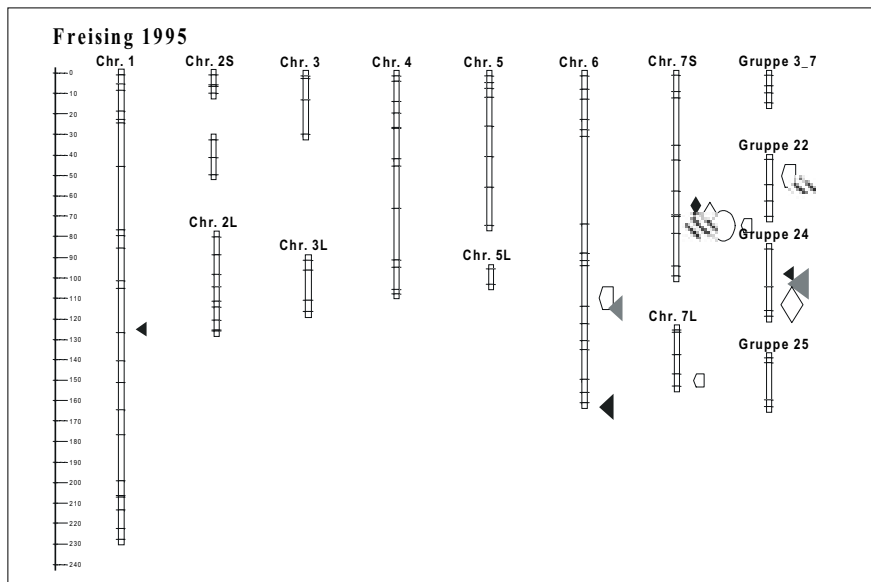
Abbildung 3: Chromosomenkarten für die QTL der Qualitätsparameter berechnet für jede einzelne Umwelt (Legende siehe in Abbildung 2)

ist am Versuchsort Freising 1996 der QTL auf Kopplungsgruppe 24 völlig bedeutungslos, im Gegensatz zu den Umwelten Irlbach und Peine 1996, in denen dieser QTL den Haupteffekt auf den Rohproteingehalt ausübt. Trotz der hohen Umweltvariabilität verändert sich bei keinem Malzqualitäts-QTL das Vorzeichen für die Regressionskoeffizienten in den einzelnen Umwelten, nur der Betrag ist variabel.

Diskussion

Für diese Versuchsserie ergibt sich für alle Malzqualitätsmerkmale eine hohe Heritabilität. Sogar auf dem Standort Peine, auf dem teilweise Lager auftrat, konnten keine stark abweichenden Korrelationen zu den anderen Umwelten festgestellt werden. Grundsätzlich zeigen die Korrelationsdaten der Umwelten die begrenzte Aussagekraft einer einzelnen bzw. weniger Umwelten zur Schätzung der Malzqualität. Die Verteilung der Malzqualitätswerte bewegt sich für die cytotytischen und amylolytischen Parameter nahe dem Elternmittel. Transgressionen über die Elternwerte hinaus sind vorhanden. Die hohen Populationsmittelwerte für den löslichen Stickstoff, den Eiweißlösungsgrad und die VZ45°C könnten durch den hohen Rohproteingehalt, der über dem Wert des schlechteren Elters STEINA liegt, verursacht sein. Eine ähnliche Verteilung für den Rohproteingehalt und den löslichen Stickstoff wurden auch in der Halbgeschwister DH-Population Alexis/Golf festgestellt (HERZ 2000).

Eine allgemeine Verschlechterung der Malzqualität durch Neukombination und Aufbrechen günstiger Genkombinationen kann in dieser Population nicht beobachtet werden. Dagegen stellten MARQUEZ-CEDILLO et al. (2000) eine deutliche Verschlechterung der Malzqualität in der Population aus der Kreuzung der zwei Braugerstensorten HARRINGTON und MOREX, die einen unterschiedlichen genetischen Hintergrund besitzen, fest. In der Halbgeschwisterpopulation ALEXIS/GOLF (Futtergerste) reichte ebenfalls keine Linie bezüglich der Malzqualität an ALEXIS heran. Weite Kreuzungen scheinen daher



die Balance der qualitätsbeeinflussenden Genorte/-allele weitgehend zu zerstören. Die Kopplungskarte, die als Grundlage für die QTL-Berechnung dient, deckt basierend auf den bisher publizierten Karten (QI et al. 1996) ca. 90 % des Gerstengenoms ab. Die restlichen 10 % sind wahrscheinlich monomorph und die informativen Abschnitte des Gerstengenoms sind somit weitgehend abgedeckt. Wichtige "hot spots", an denen mehrere QTL für Malzqualitätsparameter lokalisiert sind, konnten trotz der großen Umweltvariabilität basierend auf dem Durchschnitt aller Umwelten identifiziert werden. Diese Genorte erklären einen erheblichen Teil der genetischen Varianz. In den verschiedenen Umwelten variiert die Bedeutung der einzelnen Loci sehr stark.

Die Malzqualität jeder Linie ist Ausdruck der komplexen Wechselwirkung einer Reihe von Genen. Gerade um Ertrags- und Qualitätsstabilität in den verschiedenen Umwelten zu sichern, ist die Regulation verschiedener Gene erforderlich. So ist es grundsätzlich nicht verwunderlich, wenn Genloci in den Umwelten unterschiedlichen Einfluss ausüben. Die Vorzeichen der additiven Effekte (Regressionskoeffizienten) blieben jedoch in allen Umwelten unverändert. Dies gilt für alle bestimmten Qualitätsparameter. Die in dieser Population detektierten "hot spots" für QTL erscheinen deshalb bedeutend für die Ausprägung der Malzqualität. Die molekularen Marker für diese QTL könnten für eine Vorselektion in sehr frühen Generationen zur Anhebung des Qualitätsniveaus eingesetzt werden.

Die Anwendung der gefundenen QTL und die Kombination mit anderen publizierten QTL ist aufgrund der sehr spezifischen Interaktion zwischen den Genorten sehr wahrscheinlich nicht geeignet, die Malzqualität noch weiter zu verbessern. Aber besonders bei Kreuzung von Braugerstensorten mit Linien, die ein niedriges Qualitätsniveau besitzen, erscheint die Nutzung dieser QTL ein nützlicher Weg zu sein.

Vor einer breiten Anwendung dieser QTL müssen noch

1) die Übertragbarkeit der Ergebnisse in andere genetische Hintergründe,

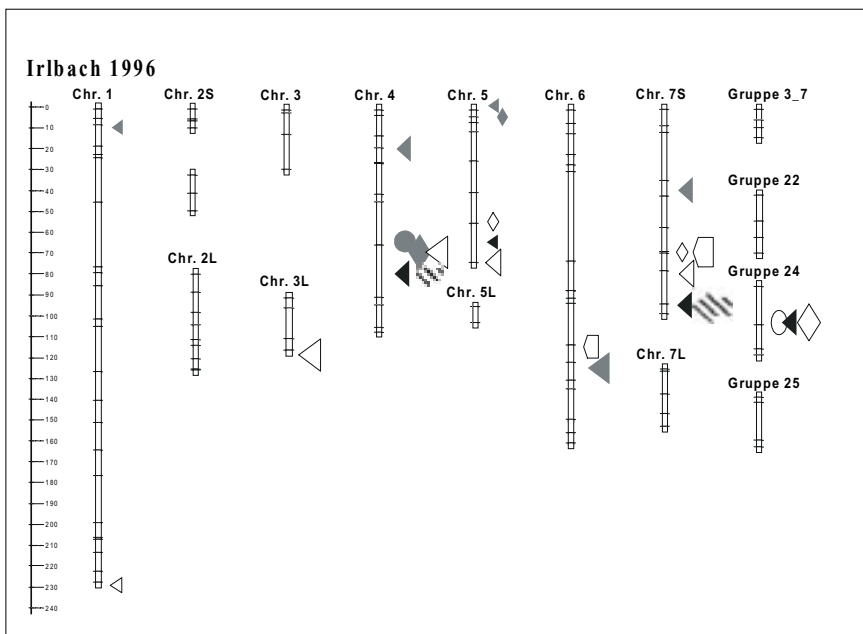
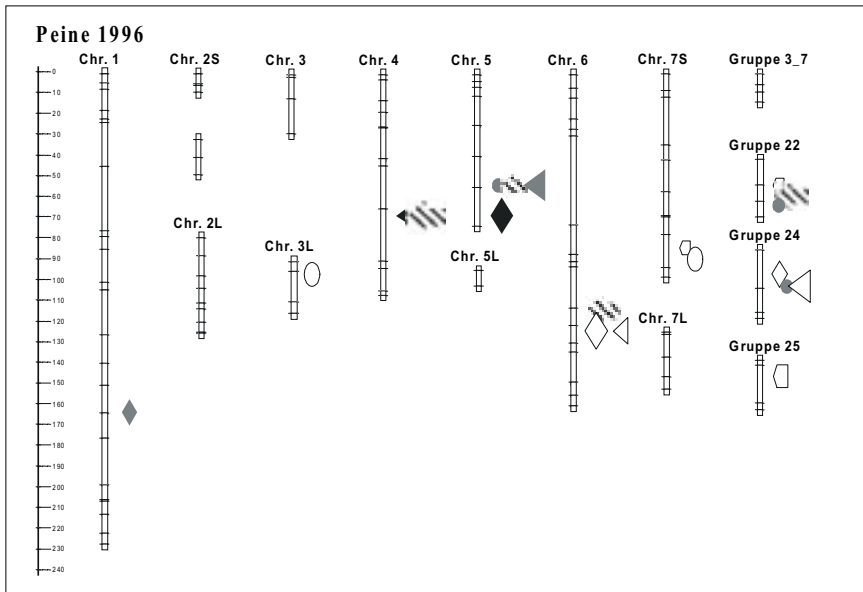


Abbildung 3: Chromosomenkarten für die QTL der Qualitätsparameter berechnet für jede einzelne Umwelt (Legende siehe in Abbildung 2).

Tabelle 4: Additive Effekte der QTL für den Rohproteingehalt und die VZ45°C für alle Umwelten bzw. jede einzelne Umwelt. Bei positivem Vorzeichen wirkt das ALEXIS-Allel steigernd auf den jeweiligen Wert.

QTL für Rohproteingehalt	Kopplungs-Position (cM)	alle Umwelten	Freising 94	Freising 95	Freising 96	Irlbach 96	Peine 96	Hohenheim 96
Chr. 4	46	0,09	0,03	0,09	0,08	0,13	0,07	0,12
Chr. 6	118	-0,13	-0,04	-0,08	-0,11	-0,15	-0,19	-0,19
Gruppe 24	26	-0,12	-0,10	-0,16	0,01	-0,12	-0,24	-0,20

QTL für VZ45 °C	Kopplungs-Position (cM)	alle Umwelten	Freising 94	Freising 95	Freising 96	Irlbach 96	Peine 96	Hohenheim 96
Chr. 6	108	1,5	1,6	1,5	1,6	2,0	0,9	1,6
Chr. 7	72	1,6	1,3	1,6	1,9	1,8	1,6	1,3
Gruppe 22	14	1,2	1,9	1,2	1,0	1,0	1,1	1,1

2)die genauen Effekte der einzelnen Loci geklärt und

3)leicht anwendbare Marker entwickelt werden.

Ein Rückkreuzungsprogramm zur Klärung dieser Fragen wird bereits durchgeführt. Weitere Erkenntnisse sind durch Genexpressions- und Sequenzierungsstudien zu erwarten.

Literatur

BAUMER, M., 1992: Bewertung der Malzqualität bei Braugerste. Braugerstenjahrbuch der Braugerstengemeinschaft. 125-223.

BAUMER, M., R. GRAUF, W. GÖPPEL, W. LENZ, 1993: Der Einsatz der Nahinfrarot-Transmissionsspektroskopie (NIT) zur Qualitätsanalyse bei Gerste. Bericht über die 44. Arbeitstagung der Saatzuchtleiter, 23-25. Nov. 1993, Gumpenstein, Österreich.

HALDANE, J.B.S., 1919: The combination of linkage values, and the calculation of distance between loci of linked factors. J. Genet. 8, 299-309.

HERZ, M.P., 2000: Kartierung quantitativ vererbter Eigenschaften einschließlich Brauqualität und Resistenzen gegen Krankheiten mit molekularen Markern. Diss. TU München/Weihenstephan.

MARQUEZ-CEDILLO, L.A., P.M. HAYES, B.L. JONES, A. KLEINHOF, W.G. LEGGE, B.G. ROSSNAGEL, K. SATO, S. E. ULLRICH, D. M. WESENBERG, North American Barley Genome Mapping Project., 2000: QTL analysis of malting quality in barley based on the doubled-haploid progeny of two elite North American varieties representing different germplasm groups. Theor. Appl. Genet. 101, 173-184.

MEBAK, 1997: Brautechnologische Analysemethoden, Methodensammlung der Mitteleuropäischen Brautechnologischen Analysenkommission, Selbstverlag der MEBAK, Freising-Weihenstephan, Deutschland.

QI X., P. STAM und P. LINDHOUT, 1996: Comparison and integration of four barley genetic maps. Genome 39: 379-394.

STAM, P. and J.W. VAN OOIJEN, 1995: Joinmap (tm) version 2.0: Software for the calculation of genetic linkage maps. CPRO-DLO, Wageningen.

UTZ, H.F. and A. E. MELCHINGER, 1996: PLAB-QTL: A program for composite interval mapping of QTL. J. of Agricultural Genomics. 2, <http://www.ncgr.org/research/jag/>.

ZALE, J.M., J.A. CLANCY, S.E. ULLRICH, B.L. JONES, P.M. HAYES, North American Barley Genome Mapping Project., 2000: Summary of barley malting quality QTLs mapped in various populations. Barley Genetic Newsletter. 30, 44-54.