

PARTIELLE ALLOGAMIE BEI RAPS - EINIGE THEORETISCHE ERGEBNISSE SOWIE FOLGERUNGEN FÜR DIE ZUCHTMETHODIK

Von Manfred Hühn

Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung der Christian-Albrechts-Universität Kiel, Bundesrepublik Deutschland

1. EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG

Als Folge der partiellen Allogamie stehen in Rapsbeständen, besonders bei zusammengesetzten und synthetischen Sorten, Nachkommen von Kreuzungen, Geschwisterkreuzungen und Selbstungen nebeneinander. Die Leistung solcher aus Homozygoten und Heterozygoten bestehenden Bestände hängt somit vom Heterosisseffekt der Kreuzungen, der Inzuchtwirkung und dem Konkurrenzverhalten von Selbstungen und Kreuzungen ab. Experimentelle Untersuchungen zu diesem letztgenannten Punkt - unter Verwendung von (homozygoten) Inzuchtlinien sowie deren (heterozygoter) F_1 - ergaben z.B. im Merkmal "Korngewicht je Pflanze" einen Mehrertrag der heterotischen F_1 in einer bestimmten Konkurrenzsituation (F_1 -Pflanzen jeweils ausschliesslich umgeben von Nachbarpflanzen der einen elterlichen Inzuchtlinie) von 24,4 % gegenüber dem entsprechenden F_1 -Reinbestands'ertrag (Hühn und Schuster, 1975).

Überlegungen zur Ausnutzung solcher positiver Konkurrenzeffekte im Rahmen der Untersuchung von Mischbeständen sowie von zusammengesetzten und synthetischen Sorten führen zur Frage optimaler Mischungsverhältnisse der entsprechenden Komponenten (optimal = maximaler Ertrag) und somit zu einer Diskussion von Gleichgewichtszusammensetzungen solcher Bestände und folglich zu einer Erörterung der Existenz und Eigenschaften nichttrivialer populationsgenetischer Gleichgewichte, denn: Um Ertragsabfälle als Folge sich noch verändernder Genotypenzusammensetzungen zu vermeiden, wird man bei der Züchtung einer Panmixiesorte eine Sortenzusammensetzung anstreben müssen, die beim populationsgenetischen Gleichgewicht ihre maximale Leistungsfähigkeit erreicht (Hühn, 1976). - Eine etwas genauere Diskussion der theoretischen Grundlagen dieser Zusammenhänge soll zunächst am einfachen Beispiel einer monohybriden Kreuzung durchgeführt werden. Erweiterungen der im folgenden diskutierten Überlegungen auf den im Bereich der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung überwiegend interessierenden Fall quantitativer, polygen vererbter Merkmale sind in Vorbereitung.

Wir betrachten also zunächst den einfachen Fall: 1 Locus mit 2 Allelen A und a und gleicher Selbstungsrate s der drei Genotypen AA ($i=1$), Aa ($i=2$) und aa ($i=3$). Seien p_n und $q_n = 1 - p_n$ die Häufigkeiten der Allele A bzw. a in der Generation n, $x_i^{(n)}$ die Häufigkeit des Genotyps i in der Generation n, $x_i^{(0)}$ die Häufigkeit des Genotyps i im Ausgangsbestand, \hat{x}_i die Häufigkeit des Genotyps i im Gleichgewicht, \hat{p} bzw. \hat{q} die Genfrequenzen von A bzw. a im Gleichgewicht, \bar{t} der Mittelwert der Population im Gleichgewicht sowie \hat{t} die Zeit (gemessen in Generationen) bis zum Erreichen des Gleichgewichtes. Weiter sei $z_i^{(n)}$ die Zygotenhäufigkeit des Genotyps i in der Generation n nach der Befruchtung mit einem Selbstungsanteil s und einem Panmixieanteil von $1-s$. Ausgehend von einem beliebig zusammengesetzten Ausgangsbestand kann man nun die $z_i^{(n)}$ berechnen (siehe z.B.: Allard, Jain und Workman, 1968; Wöhrmann und Lange, 1970; Workman und Jain, 1966):

$$\begin{aligned}x_1^{(n)} &= (1-s) \left[x_1^{(n)} + \frac{1}{2} x_2^{(n)} \right]^2 + s \left[x_1^{(n)} + \frac{1}{4} x_2^{(n)} \right] \\x_2^{(n)} &= 2(1-s) \left[x_1^{(n)} + \frac{1}{2} x_2^{(n)} \right] \left[x_3^{(n)} + \frac{1}{2} x_2^{(n)} \right] + \frac{1}{2} s x_2^{(n)} \\x_3^{(n)} &= (1-s) \left[x_3^{(n)} + \frac{1}{2} x_2^{(n)} \right]^2 + s \left[x_3^{(n)} + \frac{1}{4} x_2^{(n)} \right]\end{aligned}$$

Auf diese Zygoten in der Generation n mit den Häufigkeiten $z_i^{(n)}$ wirkt nun die Selektion unter Zugrundelegung der folgenden Fitnesswerte $w_i^{(n)}$ ein:

$$w_1^{(n)} = 1 + u \quad w_2^{(n)} = 1 + hu \quad w_3^{(n)} = 1$$

(u = Selektionskoeffizient, h = Dominanzfaktor)

Die Genotypenhäufigkeiten in der Generation $n+1$ erhält man dann auf die folgende Weise:

$$x_i^{(n+1)} = \frac{z_i^{(n)} w_i^{(n)}}{\bar{w}^{(n)}} \quad \text{mit} \quad \bar{w}^{(n)} = \sum_i z_i^{(n)} w_i^{(n)}$$

Als Ausgangspopulationen (Generation $n=0$) werden die folgenden züchterisch besonders interessierenden Bestände angenommen:

I) Die F_2 -Generation einer Ausgangskreuzung homozygoter Eltern, d.h.

$$x_1^{(0)} = 0.25; \quad x_2^{(0)} = 0.50; \quad x_3^{(0)} = 0.25.$$

II) Die F_2 -Generation einer Ausgangskreuzung homozygoter Eltern nach erfolgter Elimination der aa -Genotypen der F_2 , d.h.

$$x_1^{(0)} = 0.33; \quad x_2^{(0)} = 0.67; \quad x_3^{(0)} = 0.$$

III) Gleichgewichtspopulation (bei fehlender Selektion) mit Selbstungsrate s und Anfangsgenfrequenz p_0 für verschiedene p_0 -Werte, d.h.

$$\begin{aligned}x_1^{(0)} &= p_0^2 + 2 p_0 q_0 \frac{s}{4-2s} \quad ; \quad x_2^{(0)} = 2 p_0 q_0 \left(1 - \frac{s}{2-s} \right) \\x_3^{(0)} &= q_0^2 + 2 p_0 q_0 \frac{s}{4-2s}\end{aligned}$$

(Siehe z.B.: Allard, Jain und Workman, 1968)

Zusätzlich zu den Gleichgewichtsuntersuchungen für I-III wurden noch die zugehörigen Fälle einer jeweiligen laufenden Eliminierung der aa -Genotypen in jeder Generation (nach erfolgter Zygotenselektion) behandelt.

Bei der Diskussion der Ergebnisse gilt das Hauptinteresse der Abhängigkeit von \hat{p} , \hat{q} und \hat{t} von s , u , h sowie der Zusammensetzung des Ausgangsbestandes.

2. ERGEBNISSE

Nichttriviale Gleichgewichte ($\hat{p} \neq 0$, $\hat{p} \neq 1$) existieren in allen untersuchten Fällen nur bei Überdominanz.

Für die Fälle I und II stimmen die Resultate in allen Gleichgewichtsparametern im wesentlichen überein, d.h. aber, dass eine einmalige Elimination der aa-Genotypen in der F_2 in bezug auf die Gleichgewichtszusammensetzung ohne Einfluss ist. Die \hat{p} steigen mit wachsendem s an, bei hohen s -Werten kommt es zur Fixierung des A-Allels ($\hat{p}=1$). Die \hat{p} -Unterschiede zwischen den Fällen 'mit' und 'ohne' laufende aa-Eliminierung in jeder Generation - es gilt \hat{p} ('mit') \geq \hat{p} ('ohne') für alle s - sind im wesentlichen bei allen s gleich gross (mit Ausnahme extrem hoher s), sie werden jedoch mit wachsendem u immer kleiner, so dass man bei hohen u -Werten in beiden Fällen die gleichen Ergebnisse erhält, d.h. laufende Eliminierung von aa verliert in bezug auf \hat{p} mit wachsendem u an Wirkung. Auch die Resultate für die verschiedenen u -Werte sind im Falle 'ohne' einander sehr ähnlich.

Für die Zeit $\hat{t}=\hat{t}$ (s) erhält man bei Überdominanz ausgeprägte Maxima, die mit wachsendem u bei immer höheren s liegen, während in allen anderen Dominanzbereichen \hat{t} mit wachsendem s abnimmt. Mit Ausnahme dieses Falles von Überdominanz gilt (für alle s) durchweg: \hat{t} ('mit') \leq \hat{t} ('ohne') und die Zeiten \hat{t} (jeweils für ein bestimmtes festes s) werden in beiden Fällen ('mit' und 'ohne') mit abnehmender Dominanz kleiner. Auch hier verkleinern sich (für alle Dominanzgrade) die \hat{t} -Unterschiede zwischen 'mit' und 'ohne' mit wachsendem u , d.h. die laufende aa-Eliminierung zeigt mit zunehmendem u immer geringere Wirkung in bezug auf \hat{t} .

Im Falle III sind die \hat{p} -Werte - sowohl für 'mit' als auch 'ohne' - von p_0 unabhängig. Dasselbe gilt für \hat{t} im Falle 'ohne', während 'mit' laufender aa-Eliminierung in jeder Generation für verschiedene p_0 -Werte unterschiedliche \hat{t} resultieren, die sich jedoch nicht allzusehr unterscheiden.

Vergleicht man die Ergebnisse des Falles III mit den Resultaten der Fälle I und II, so erhält man für \hat{p} im gesamten Parameterbereich im wesentlichen die gleichen Ergebnisse im Falle 'mit', während bei 'ohne' im Bereich grösserer u -Werte (z.B. $u \geq 2$) gewisse Unterschiede auftreten, dies besonders bei kleineren s . Für \hat{t} ergeben sich völlig analoge Verhältnisse, wobei jedoch die entsprechenden Übereinstimmungen durchweg weniger gut als bei den \hat{p} sind.

Von besonderem Interesse für die züchterische und pflanzenbauliche Anwendung ist natürlich eine Diskussion der Populationsmittelwerte $\hat{\mu}$ im Gleichgewicht. Solche Mittelwertbetrachtungen sind selbstverständlich nur in den Fällen relevant, in denen es nicht zur Fixierung des A-Allels kommt, d.h. nur bei Überdominanz. Legt man der $\hat{\mu}$ -Berechnung analoge Dominanzverhältnisse wie bei der Zygotenselektion zugrunde, so lassen sich die wichtigsten Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen in der folgenden Weise zusammenfassen: Die Zusammensetzung des Ausgangsbestandes ist auf die interessierenden Gleichgewichtsparameter entweder ohne nennenswerten Einfluss (wie z.B. bei \hat{p} und $\hat{\mu}$), oder aber man erhält in einigen Fällen nur unwesentliche Abhängigkeiten (wie z.B. bei \hat{t}).

Für jedes s nimmt $\hat{\mu}$ mit wachsendem u zu. Für ein bestimmtes u sinkt $\hat{\mu}$ mit zunehmendem s . Es gilt durchweg: $\hat{\mu}$ ('mit') \leq $\hat{\mu}$ ('ohne'), wobei sich jedoch nur bei kleineren u und mittleren s nennenswerte $\hat{\mu}$ -Unterschiede in diesen beiden Fällen ergeben. Da auch die Funktion $\hat{t}=\hat{t}$ (s) bei Überdominanz ausgeprägte Maxima im Bereich hoher s aufweist (für alle u) lassen sich in möglichst kurzer Zeit maximale $\hat{\mu}$ also nur durch möglichst hohe u und möglichst geringe s realisieren.

3. LITERATURVERZEICHNIS

Allard, R.W., S.K. Jain und P.L. Workman, 1968. Adv. in Gen. 14, 55-131.

- Hühn, M. und W. Schuster, 1975. Z. f. Pfl.züchtg. 75, 217-236.
Hühn, M., 1976. Rundschr. d. Saatgut-Erz.-Gemeinsch. Schl.-Holst., 1-27.
Wöhmann, K. und P. Lange, 1970. TAG 40, 289-295.
Workman, P.L. und S.K. Jain, 1966. Genetics 54, 159-171.