

Populationsgenetik und Pflanzenzüchtung - gestern, heute, morgen -

H.H. GEIGER

1. Einleitung

Populationsgenetik befasst sich mit Vererbungserscheinungen in Fortpflanzungsgemeinschaften. Sie beschreibt und analysiert den Einfluss des Paarungssystems, der Selektion, der Migration, der Mutation und der genetischen Zufallsdrift auf die Frequenzen der Gene, Gameten und Genotypen in Populationen und Populationssystemen und studiert die Abhängigkeit der phänotypischen Merkmalsverteilung von der Populationsstruktur, der Genwirkungsweise und den Umweltfaktoren.

Die diesjährige Jubiläumsveranstaltung der Gumpensteiner Saatzuchtleiter-Tagung möchte ich zum Anlass nehmen, die Bedeutung der Populationsgenetik für die Pflanzenzüchtung in der Vergangenheit, Gegenwart und Zukunft an ausgewählten Beispielen zu erläutern und ihren Stellenwert für die Angewandte Genetik und die züchterische Praxis aufzuzeigen.

2. Populationsgenetik und Pflanzenzüchtung - gestern -

Als Beginn der Populationsgenetik gilt im allgemeinen das Jahr 1908, in dem der englische Mathematiker HARDY und der Stuttgarter Arzt WEINBERG unabhängig voneinander das nach ihnen benannte Gleichgewichtsgesetz publizierten (HARDY 1908, WEINBERG 1908). Den sich daran anschließenden langen Zeitraum bis zum Verfügbarwerden molekularer Marker in den 80er-Jahren möchte ich hier als Vergangenheit („gestern“) betrachten. In dieser Periode wurde ein umfassendes, alle Bereiche der Zuchtmethodik berührendes theoretisches und experimentelles Wissen erarbeitet. Damit lieferte die Populationsgenetik entscheidende Voraussetzungen für die Entwicklung einer hoch effektiven Zuchtmethodik. Dies sei an einigen Beispielen veranschaulicht:

Auf theoretischem Wege gelang es, die Abhängigkeit der **Struktur synthetischer Populationen** von der Anzahl, dem Inzuchtkoeffizienten und Ploidiegrad der Eltern sowie von der Vermehrungsgeneration zu berechnen. Diese Ergebnisse ermöglichten es, in Verbindung mit quantitativ-genetischen Befunden zur Kausalität der Heterosis, die Entwicklung synthetischer Sorten auf eine solide wissenschaftliche Basis zu stellen (BUSBICE 1970, WRIGHT 1981).

Schon sehr früh wurden von HALDANE (1932) Formeln zur Berechnung der **Genfrequenzänderung unter Selektion** entwickelt. Diese zeigen, dass die Anreicherung günstiger Allele in einer Population bei geringem Selektionsdruck (kleiner Selektionskoeffizient) sehr viele Generationen benötigt. Bei niedriger Ausgangsfrequenz und einem Selektionskoeffizienten von $s = 0,1$ dauert der Substitutionsprozess beispielsweise über 100 Generationen (*Abbildung 1*). Nun lässt sich zeigen (KIMURA und CROW 1978), dass bei Selektion auf quantitative Merkmale der mittlere Selektionskoeffizient der begünstigten Gene umso geringer ist, je mehr

Loci die Merkmalsvariation steuern. Bei typisch quantitativen Merkmalen, d.h. bei sehr vielen beteiligten Loci, ist von Selektionskoeffizienten zwischen 0,05 und 0,25 auszugehen (*Tabelle 1*). Wie *Abbildung 1* zeigt, kann in einer solchen Situation je nach Ausgangsgenfrequenz über viele Generationen mit einem Leistungsanstieg gerechnet werden. **Langzeit-Selektionsexperimente**, wie etwa das bekannte Illinois-High-Oil-Experiment (DUDLEY und LAMBERT 1992), bestätigen diese Erwartung. In der Illinois-Studie konnte der Ölgehalt des Maiskorns nach 90 Generationen Selektion von ca. 4,5 % auf über 20 % gesteigert werden. Aus diesen Ergebnissen ist zu schließen, dass eine sehr große Anzahl von Genloci die Variation des Ölgehaltes im Maiskorn steuern muß. Mit einer noch höheren Anzahl ist bei komplexeren Eigenschaften wie dem Korn-ertrag zu rechnen.

Von entscheidender Bedeutung für **den langfristigen Selektionserfolg** ist die in den einzelnen Selektionszyklen realisierte effektive Populationsgröße. Die bei scharfer Selektion resultierenden kleinen Populationsumfänge führen auf-

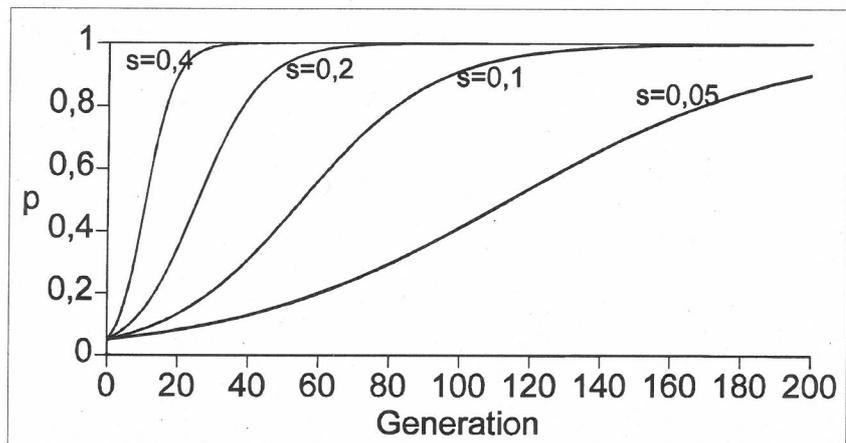


Abbildung 1: Anstieg der Frequenz (p) des günstigen Allels bei langfristiger Selektion in Abhängigkeit vom Selektionskoeffizienten (s).

Annahmen: Zufallspaarung; 2 Allele; Ausgangsgenfrequenz = 0,5; intermediäre Vererbung.

Autor: Prof. Dr. Hartwig H. GEIGER, Universität Hohenheim, 350 Institut für Pflanzenzüchtung, Saatgutforschung und Populationsgenetik, D-70593 STUTTGART



Tabelle 1: Abhängigkeit des durchschnittlichen Selektionskoeffizienten von der Anzahl beteiligter Loci und der Heritabilität bei Selektion auf ein quantitatives Merkmal.

Annahmen: Allelfrequenz an allen Loci 0,5; Selektionsintensität: $i = 1,271$ (? 25 %); intermediäre Genwirkung; gleiche Geneffekte an allen Loci; keine Kopplung; Berechnung nach FALCONER (1960).

Anzahl Loci	Heritabilität			
	0,1	0,3	0,5	0,7
20	0,08	0,24	0,40	0,56
50	0,05	0,15	0,25	0,36
100	0,03	0,11	0,18	0,25
1000	0,01	0,03	0,06	0,08

grund von genetischer Zufallsdrift zu einer frühzeitigen Einschränkung der genetischen Variation und bergen das Risiko des Verlustes günstiger Allele. Der Selektionsgewinn unterliegt dann stärkeren Schwankungen und bleibt weit hinter dem maximal erzielbaren Gewinn zurück (Abbildung 2).

Die größte Bedeutung für die populationsgenetische Analyse quantitativer Variation kommt m. E. der von FISCHER (1918) vorgeschlagenen Zerlegung des genotypischen Wertes in Durchschnitts- und Interaktionseffekte der Gene zu. Die daraus resultierende Einteilung in Additiv-, Dominanz- und Epistasie-Effekte erlaubt eine orthogonale Zerlegung der genetischen Varianz in züchterisch klar interpretierbare Komponenten, ohne hierfür Kenntnisse über die Allelfrequenz und Genwirkungsweise an den einzelnen Loci zu benötigen. Die Varianz der Additiv-Effekte kann in allen Züchtungskategorien zur Selektion genutzt werden. Interaktionen aller Gene, also Dominanzeffekte, tragen zusätzlich in der Klon- und Hybridzüchtung zum Selektionsgewinn bei. In der Linienzüchtung hingegen wird der Selektionsgewinn wesentlich von Additiv x Additiv-Typen der epistatischen Geninteraktion mitbestimmt. In der Klon- und Hybridzüchtung kommen dann noch die Additiv x Dominanz- und Dominanz x Dominanz-Typen der Epistasie hinzu (Tabelle 2).

Für die Interpretation der genetischen Varianzkomponenten ist es notwendig, deren Abhängigkeit von der Genwirkungsweise und von den Genfrequenzen zu kennen. So wird die genetische Varianz bei partieller Dominanz fast aus-

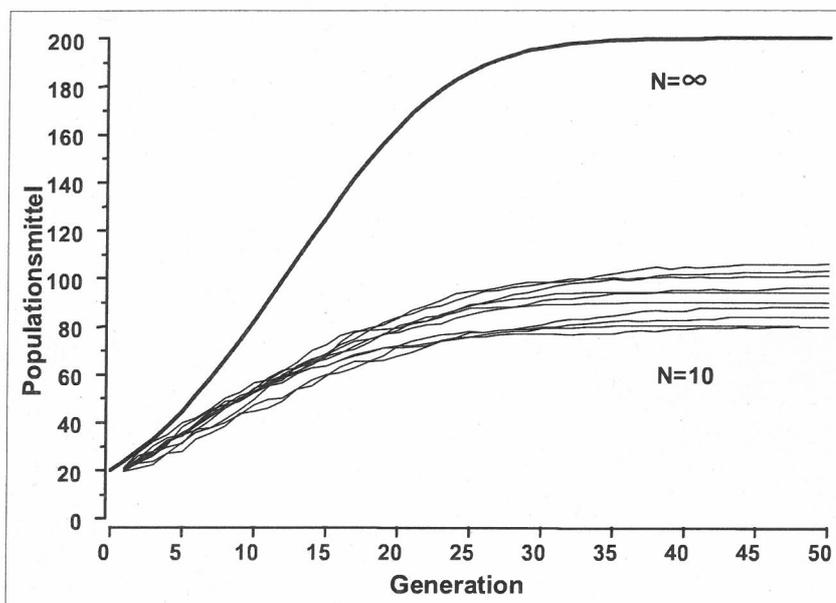


Abbildung 2: Anstieg des Populationsmittels unter langfristiger Selektion bei infinitem ($N = \infty$) und stark begrenztem ($N = 10$) Populationsumfang (SEITZ 1995, unveröff. Simulationsstudie).

Annahmen: Idealisierte Population (FALCONER 1960); 100 ungekoppelte Loci; 2 Allele je Locus; Ausgangsfrequenz des jeweils günstigeren Allels = 0,1; intermediäre Genwirkung; gleiche Geneffekte ($a = 1$); Heritabilität = 0,5; Selektionsintensität: $i = 1,755$ (? 10 %).

Tabelle 2: Nutzbarkeit der genetischen Varianzkomponenten in der Pflanzenzüchtung.

Legende: $V_A, V_D, V_{AA}, V_{AD}, V_{DD}$ = Varianz der Additiv-, Dominanz-, Additiv x Additiv-, Additiv x Dominanz- bzw. Dominanz x Dominanz-Effekte.

Angestrebter Sortentyp	V_A	V_D	V_{AA}	V_{AD}	V_{DD}
Population, Syntehtik	+	-	-	-	-
Linie	+	-	+	-	-
Doppelhybride	+	+	+	+	+
Einfachhybride	+	+	+	+	+
Klon	+	+	+	+	+

schließlich durch Additiv-Effekte bestimmt. Die Dominanz-Varianz ist in einer solchen Situation daher züchterisch weitgehend vernachlässigbar. Größere Bedeutung kommt ihr indessen bei vollständiger Dominanz zu. Die Additiv-Varianz ist hier im unteren Genfrequenzbereich zwar um ein Mehrfaches größer als die Dominanz-Varianz. Die Rangierung ändert sich jedoch im oberen Genfrequenzbereich, d. h. wenn bereits ein verhältnismäßig hohes Leistungsniveau erzielt ist (Abbildung 3).

Die relative Größe der Dominanz-Varianz ist wichtig für die Frage, in wel-

cher Situation ein Übergang von der Populations- oder Linienzüchtung auf die Hybridzüchtung sinnvoll erscheint. Im Rahmen der Hybridzüchtung entscheidet die Bedeutung der Dominanz-Varianz darüber, in welchem Maße beim Testen auf Kombinationsfähigkeit ausser den allgemeinen auch spezifische Kombinationsfähigkeitseffekte zu berücksichtigen sind. Varianzkomponenten-Schätzwerte bei Mais und anderen Fremdbefruchtern zeigen, dass die im wesentlichen auf Additiv-Effekten beruhende Varianz der allgemeinen Kombinationsfähigkeit auch in aktuellem Hochleistungsmaterial Hauptursache für die Variation zwischen Experimentalhybriden ist.

Aufgrund der vorstehenden Zusammenhänge ist es mit Hilfe des quantitativen genetischen Modellansatzes möglich, anhand entsprechender Parameterschätzwerte den in einer gegebenen Situation erzielbaren Selektionsgewinn vorherzusagen. Der Selektionsgewinn hängt aber nicht nur von den genetischen Populationsparametern, sondern auch von den technischen Ressourcen des Züchters und der Art ihrer Allokation ab (Abbildung 4). Mit Hilfe der Vorhersageformel ist es nun möglich, durch Maxi-

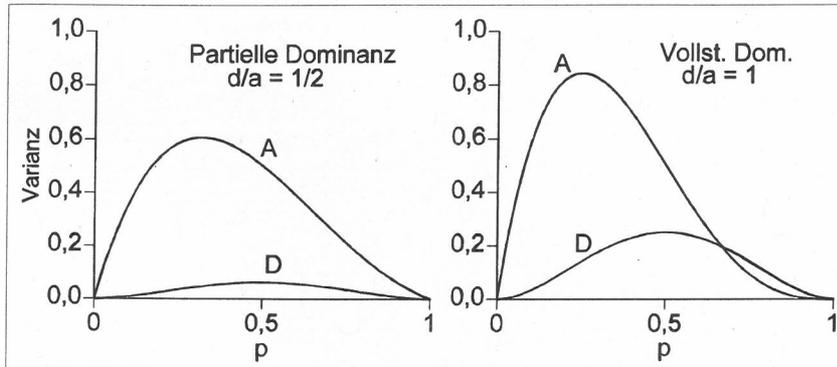


Abbildung 3: Abhängigkeit der Varianz der Additiv- und Dominanzeffekte (A bzw. D) von der Genfrequenz (p) und vom Dominanzgrad (d/a).
Annahmen: Zufallspaarung; 1 Locus, 2 Allele; a = 1; nach FALCONER (1960).

mierung des erwarteten Selektionsgewinns die optimale Dimensionierung eines Züchtungsverfahrens zu bestimmen. Nach demselben Ansatz läßt sich auch die relative Vorzüglichkeit alternativer Verfahren ermitteln (GEIGER und TOMERIUS 1999).

Die vorstehenden Beispiele mögen zeigen, dass den populationsgenetischen Forschungsergebnissen von gestern ganz wesentliche Bedeutung für die Zuchterfolge von heute zukommt. Dies gilt vor allem für das Teilgebiet der Quantitativen Genetik. Den etablierten Methoden sind allerdings auch klare Grenzen gesetzt. So erlauben die Parameter-Schätzwerte keine Vorhersage des langfristigen Selektionserfolges, da hierfür bekannt sein müsste, wieviele Gene das jeweils interessierende Leistungsmerkmal steuern, welchen Allelgrad die Gene besitzen, welche Haupt- und Interaktionseffekte

sie verursachen und ob bzw. wie eng sie miteinander gekoppelt sind. Eine teilweise Aufhebung dieser Grenzen ist mit Hilfe biochemischer und vor allem molekularer Marker zu erreichen. Damit kommen wir zur Populationsgenetik von heute.

3. Populationsgenetik und Pflanzenzüchtung - heute -

Die Entwicklung effizienter **Marker-techniken** in der jüngsten Vergangenheit hat der Populationsgenetik völlig neue Forschungsgebiete mit wichtigen Anwendungsbezügen zur Pflanzenzüchtung eröffnet. Die bei weitem größte Bedeutung kommt dabei den molekularen Markern zu. Mit Hilfe von DNA-Markern lassen sich direkte Einblicke in die genetische Diversität von Populatio-

nen gewinnen und die durch äußere Kräfte verursachten Änderungen quantitativ erfassen. Eng mit wirtschaftlich wichtigen Genen gekoppelte Marker erlauben zudem eine wirksame Unterstützung der phänotypischen Selektion durch direkte (genotypische) Auslese der markierten Genombereiche (HARTL und CLARK 1997, LYNCH und WALSH 1998). Einige Beispiele sollen das Potential, aber auch die Grenzen, der Markertechnologie veranschaulichen.

Bei Einsatz genügend vieler und gleichmäßig über das Genom verteilter Marker kann anhand des Grades der Übereinstimmung zwischen den Markergenotypen zweier Individuen, Nachkommenschaften oder Sorten mit großer Zuverlässigkeit auf deren Verwandtschaftsgrad geschlossen werden. In der Züchtung lässt sich dieser Ansatz u.a. zur **Einteilung von Zuchtmaterial in genetische Formenkreise** einsetzen (MELCHINGER 1993). Besonders hilfreich ist das Verfahren, wenn keine oder unzuverlässige Informationen über die Abstammung des Materials vorliegen.

Als wichtiges Anwendungsgebiet von Markern ist auch die quantitative Analyse **der genetischen Diversität** von Populationen zu betrachten. Aus der biometrisch-populationsgenetischen Forschung stehen effektive Methoden zur Verfügung, mit denen auf molekulargenetischer Ebene sowohl die Mannigfaltigkeit innerhalb als auch die Divergenz zwischen Populationen beschrieben werden kann. Dadurch eröffnen sich z.B. zusätzliche Möglichkeiten der Charakterisierung pflanzengenetischer Ressourcen und des Aufbaus sogenannter Core Collections (AYAD et al. 1995). Markergestützte Populationsanalysen stellen auch eine notwendige Voraussetzung für wissenschaftlich fundierte Maßnahmen zur Förderung der Biodiversität agrarischer und natürlicher Ökosysteme dar.

Marker erlauben zudem Einblicke in die **Variabilität von Schaderregerpopulationen** und deren Gliederung in wirtsspezifische, ökologische oder geografische Rassen (McDONALD und McDERMOTT 1993). Beispielsweise konnte mit RAPD-Markern (RAPD = Random amplified polymorphic DNA) gezeigt werden, dass Populationsstichproben des Schadpilzes *Setosphaeria turcica* (Erreger der Turicum-Blattdürre

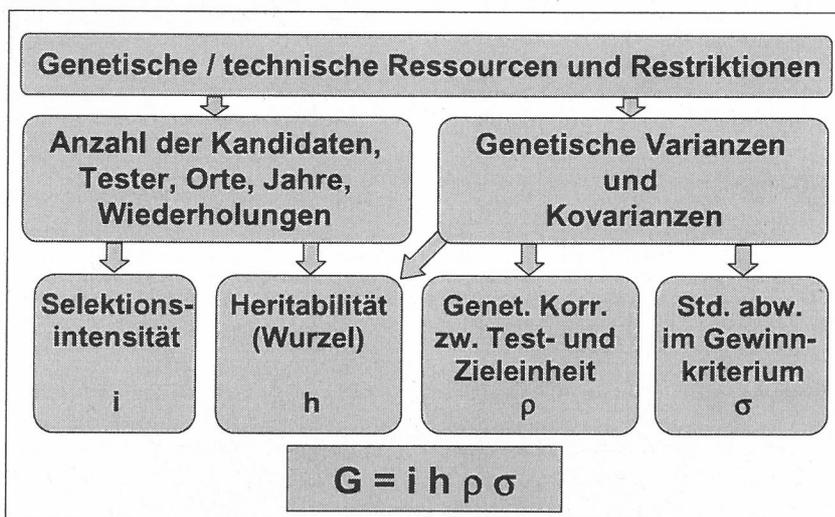


Abbildung 4: Komponenten des Selektionsgewinns und deren Abhängigkeit von genetischen Parametern und operativen Ressourcen (TOMERIUS 1999, unveröff.).

bei Mais) eine große genetische Distanz zwischen europäischen und ostafrikanischen Populationen aufweisen (BORCHARDT et al. 1998, *Abbildung 5*). Zwischen europäischen und mexikanischen sowie zwischen ostafrikanischen und chinesischen Herkünften besteht indessen eine verhältnismäßig hohe Übereinstimmung. Aus den genetischen Distanzmaßen konnten auch Schätzwerte für das Ausmaß der Migration zwischen den regionalen Populationen ermittelt werden. So ergab sich ein starker Genfluss zwischen den einzelnen europäischen Populationen und zwischen den west- und ostkenianischen Populationen. Geringer Genaustausch bestand hingegen zwischen West- und Zentralkenia, zwischen Nord- und Südchina, zwischen West- und Osteuropa sowie von Kontinent zu Kontinent. Solche Schätzwerte liefern wichtige Hinweise auf die genetische Flexibilität der Schaderregerpopulationen und das daraus resultierende Potential für eine Anpassung an neue Wirte und Umweltbedingungen.

Im Zusammenhang mit der **Freisetzung** oder dem **Inverkehrbringen gentechnisch veränderter Organismen** interessiert, ob, unter welchen Bedingungen und mit welcher Geschwindigkeit die übertragenen Gene sich innerhalb einer Population und über die Populationsgrenzen hinaus ausbreiten können. Fun-

dierte Antworten auf diese Fragen lassen sich durch den integrierten Einsatz gentechnischer Marker und „klassischer“ populationsgenetischer Arbeitsmethoden gewinnen.

Die Identifizierung, Kartierung und Charakterisierung von **Genloci für quantitative Merkmale (QTL)** stellen heute eines der wichtigsten Anwendungsgebiete molekularer Marker dar. QTL-Analysen erlauben es, Genomabschnitte mit großem Beitrag zur Merkmalsvariation der betreffenden Kartierungspopulation aufzuspüren (KEARSEY und POONI 1996, HARTL und CLARK 1997, LYNCH und WALSH 1998). Durch markergestützte Rückkreuzungsverfahren lassen sich solche Genomabschnitte zudem in das aktuelle Zuchtmaterial übertragen und in Elitengenotypen „pyramidisieren“.

Bei nicht allzu komplex vererbten Merkmalen können **QTL-Effekte relativ umweltstabil** sein. Ein Beispiel hierfür sind QTL für Resistenz gegen Turicum-Blattdürre bei Mais in einer Kartierungspopulation, die sowohl in Nordamerika (Iowa/USA) als auch in Ostafrika (West- und Zentralkenia) auf Resistenz geprüft worden war (FREYMARK et al. 1993 bzw. SCHECHERT et al. 1998). Die vier QTL mit den größten Effekten befanden sich jeweils in denselben Chromosomenbereichen. Bei Komplexmerkmalen wie dem Kornertrag war die Reproduzier-

barkeit der QTL-Effekte in unterschiedlichen Umwelten in unabhängigen Stichproben derselben Population und insbesondere in anderem genetischen Hintergrund indessen eher unbefriedigend (MELCHINGER et al. 1998).

Ein wichtiger Grund für die geringe Konsistenz von QTL-Schätzwerten bei Komplexmerkmalen ist darin zu sehen, dass die **Trennschärfe (power) der QTL-Detektion** sowie die **Zuverlässigkeit** der geschätzten QTL-Effekte sehr stark vom Populationsumfang abhängen. Fundierte Ergebnisse sind deshalb nur von Experimenten mit sehr großen Populationen zu erwarten. Hinzu kommt die Notwendigkeit einer mehrortigen und möglichst mehrjährigen Merkmalsbefassung. Diese Zusammenhänge demonstrierten OPENSHAW und FRASCARELLI (1998) in einer groß angelegten Studie mit annähernd 1000 F₅-Maislinien, deren Testkreuzungsleistung in 16 nordamerikanischen Umwelten geprüft wurde. Die Anzahl nachweisbarer QTL für Pflanzenhöhe stieg dabei annähernd linear zum Populationsumfang von durchschnittlich 3,5 bei einortiger Prüfung von 100 Linien je Population auf 39 bei 16-ortiger Prüfung von 976 Linien. Dabei konnte eine mehrortige Prüfung mit entsprechend erhöhter operativer Heritabilität den Nachteil kleiner Populationsumfänge in beachtlichem Maße kompensieren (*Abbildung 6*). Beipielsweise lieferte eine dreiortige Analyse von 500 Nachkommenschaften etwa dieselben Informationen wie eine einortige Prüfung von annähernd 1000 Nachkommenschaften. Die Studie zeigt ferner, dass bei Populationsumfängen von 200 bis 300 Nachkommenschaften selbst bei höchster Heritabilität im Durchschnitt nur etwa 15 der 39 QTL detektierbar waren. Da die Populationsumfänge der meisten bisher publizierten QTL-Studien in dieser Größenordnung lagen, ist es nicht verwunderlich, dass unabhängig vom Merkmal überwiegend kaum mehr als 10 - 15 QTL gefunden wurden (LYNCH und WALSH 1998).

Mit vertretbarem Aufwand lassen sich also nur relativ wenige der an der Merkmalsprägung beteiligten Gene in Markeranalysen fassen. Gleichwohl kann ihre Heranziehung zur Selektion den Züchtungsfortschritt wirkungsvoll unterstützen (GEIGER und WELZ 1999).

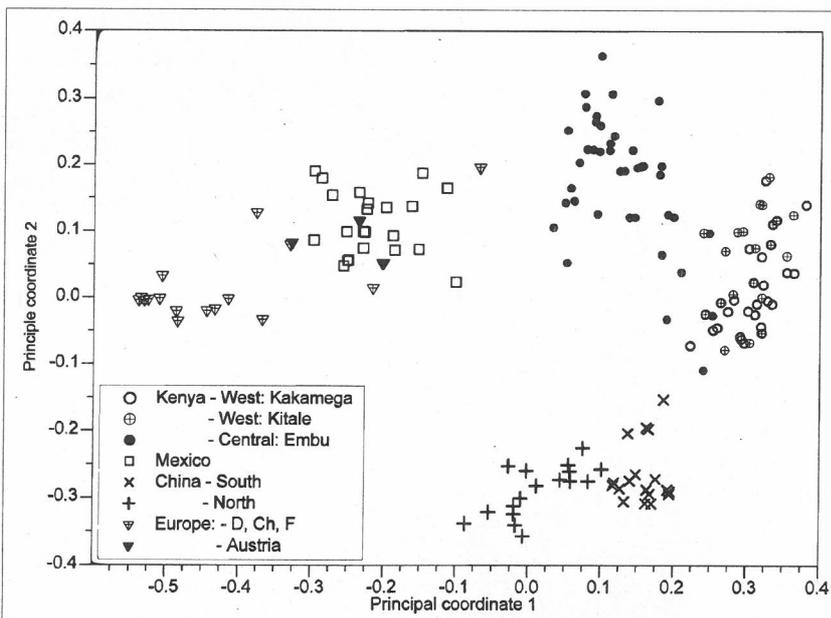


Abbildung 5: Hauptkoordinatenanalyse der RAPD-Profile von 264 *Setosphaeria-turcica*-Isolaten aus Kenia, Mexico, China und Mitteleuropa (BORCHARDT et al. 1998).

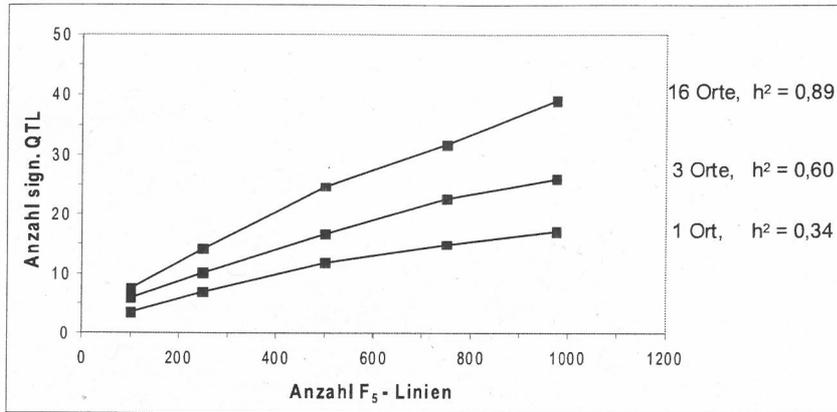


Abbildung 6: F₅ - Linien

Allerdings kann die **markergestützte Selektion** zu einer raschen Fixierung größerer Genombereiche, die mit den QTL gekoppelt sind (sog. linkage drag), führen. Dabei ist nicht auszuschließen, dass günstige Allele von Genen mit kleinem, d.h. in einer QTL-Analyse nicht detektierbarem, Effekt verlorengehen. Ansätze zur Minimierung der Verlustwahrscheinlichkeit mittels „markergestützter Hintergrundselektion“ wurden kürzlich von FRISCH et al. (1999) publiziert.

Großer Forschungsbedarf besteht noch bei der **Integration der markergestützten Selektion in den Routine-Züchtungsprozess** (KNAPP 1998, ROMAGOSA et al. 1999, VUYLSTEKE 1999). Da Marker-QTL-Assoziationen überwiegend materialspezifisch sind und die entsprechenden Gametenphasenungleichgewichte durch die in der Züchtung unvermeidbare Rekombination schrittweise abgebaut werden, ergibt sich die Notwendigkeit, in jeder genetisch eigenständigen Materialgruppe gesonderte QTL-Analysen durchzuführen und diese in periodischen Abständen zu wiederholen. Nur so kann gewährleistet werden, dass die Selektion nach Markern tatsächlich auch günstige Chromosomenabschnitte akkumuliert. Wegen des dafür erforderlichen großen Populationsumfangs sind diese Analysen nur mit einem hohen Prüfaufwand realisierbar. Es erhebt sich daher die Frage, ob der erzielbare zusätzliche Selektionsgewinn den hohen Aufwand der zu wiederholenden QTL-Analysen sowie der „Genotypisierung“ (Erfassung des Markergentyps) aller im Züchtungsgang zu evaluierenden Selektionseinheiten rechtfertigt. Simulationsstudien können hierzu wertvolle Hinweise liefern.

Neue Impulse ergeben sich für die Populationsgenetik auch aus Fortschritten der **Zellbiologie**. Bei vielen Kulturpflanzen gelingt es heute, aus haploiden Gameten *in vitro* vollständig homozygote (doppelhaploide) Linien zu entwickeln (JAIN et al. 1996-1997). Kurz vor der Praxisreife stehen auch weiterentwickelte Methoden der **in-vivo-Haploideninduktion** (RÖBER 1999). Gegenüber dem klassischen Inzuchtverfahren lassen sich durch die Haploidentechnik zwar bei der Linienherstellung mehrere Generationen einsparen. Da die notwendige Evaluierung der Eigen- und Kreuzungsleistung der Linien aber wenigstens drei Jahre erfordert, ergibt sich insgesamt nur eine geringe Verkürzung des Züchtungsprozesses. Beispielsweise lässt sich bei der Entwicklung von Saaterlinien

in der Hybridroggenzüchtung mit Hilfe der Haploidentechnik (DHL-Verfahren) der Züchtungsgang bis zur Erstellung von Experimentalhybriden lediglich von derzeit elf auf zehn Jahre reduzieren. Dieselbe Zeitverkürzung lässt sich im Standardverfahren erreichen, wenn bei der Einlagerung der Linien in das männliche Sterilität verursachende Cytoplasma eine Wintergeneration im Gewächshaus eingeschaltet wird. Da das Linienmaterial in dieser Phase noch nicht auf Kombinationsfähigkeit vorgeprüft und dementsprechend umfangreich ist, erfordert das verkürzte Verfahren jedoch erheblichen Mehraufwand. Bei optimaler Dimensionierung (s. Abschnitt 2) der alternativen Strategien zeigt sich, dass trotzdem das verkürzte Verfahren dem Standardverfahren deutlich überlegen ist (TOMERIUS 1999, unveröff.; *Abbildung 7*). Eine geringfügige Steigerung des Selektionsgewinns ließe sich durch Einsatz der Haploidentechnik erreichen. Voraussetzung hierfür wäre jedoch, dass es bei Roggen in der Zukunft gelingt, die Kosten der Haploidentechnik auf das heute bei Weizen realisierte Niveau zu senken. Die Optimierungsergebnisse machen auch deutlich, dass eine Steigerung der finanziellen Aufwendungen für ein Züchtungsprogramm zwar zu einer wesentlichen Erhöhung des Selektionsgewinns führen kann, dass aber ähnliche Fortschritte auch durch verbesserte Methoden erreichbar sind. So liegt die Effi-

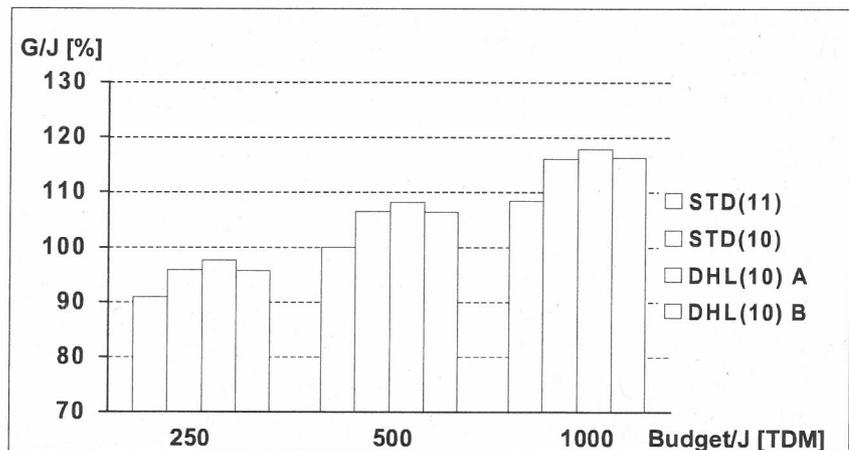


Abbildung 7: Relativer Selektionsgewinn je Jahr (G/J) verschiedener optimierter Verfahren zur Entwicklung von Saaterlinien in der Hybridroggenzüchtung in Abhängigkeit vom Jahresbudget.

Legende: STD(11), STD(10): Standardverfahren, Zykluslänge = 11 bzw. 10 Jahre; DHL(10) A, B: Verfahren mit Einsatz von doppelhaploiden Linien (DHL) unter Annahme von regulären (A) bzw. doppelten (B) Kosten der DHL-Erstellung; TOMERIUS (1999, unveröff.).

zienz des Standardverfahrens bei einem Jahresbudget von 1 Mio. DM nicht höher als die des verkürzten oder des DHL-Verfahrens bei halb so großem Budget.

4. Populationsgenetik und Pflanzenzüchtung - morgen -

Ein faszinierendes Forschungsgebiet der Zukunft liegt im **Schnittfeld der Populationsgenetik mit der Genomik**, dem modernsten Gebiet der Molekulargenetik. Ziel der Genomik ist die strukturelle und funktionale Aufklärung des gesamten Genoms einer Art auf molekularer Ebene. Pflanzliche Modellobjekte hierfür sind die Ackerschmalwand (*Arabidopsis thaliana*) und der Reis (*Oryza sativa*). Die Strukturaufklärung wird bei *A. thaliana* voraussichtlich im Jahr 2000 zum Abschluss kommen. Die Isolation und funktionale Charakterisierung einzelner Gene liegt zwar noch in den Anfängen, immerhin ist aber bereits von mehreren hundert Genen bekannt, für welche Proteine sie kodieren und/oder an welchen regulatorischen Prozessen sie beteiligt sind (BENNETZEN 1999, BRENT 2000).

Aufgabe der Populationsgenetik von morgen wird es sein, **Allele der isolierten Gene** in Zuchtpopulationen und genetischen Ressourcen zu identifizieren und den Beitrag der betreffenden Loci zur genetischen Varianz eines Leistungsmerkmals zu quantifizieren. Bei Genen für Funktionen des Zentralstoffwechsels ist davon auszugehen, dass sie pleiotrop auf viele Eigenschaften der Pflanzen wirken. Kenntnisse hierüber würden es dem Züchter erlauben, genetische Schwachstellen seines Materials gezielt zu korrigieren. Da molekular charakterisierte Gene mit Hilfe von DNA-Sonden detektierbar sind, lassen sich auch Wildarten und andere genetische Ressourcen effektiv auf neue Allele durchmustern. Die Übertragung in das Elitematerial könnte mittels Gentechnik oder markergestützter Rückkreuzung erfolgen. Die Verfügbarkeit molekular und funktional charakterisierter Gene führt unmittelbar zu der Frage, welche Interaktionen zwischen den Allelen eines Gens (Dominanz) und zwischen Genen verschiedener Loci (Epistasie) bestehen. Solche Interaktionen konnten mit dem

klassischen Instrumentarium der quantitativen Genetik nur summarisch, d.h. zusammengefasst über alle an der Merkmalsprägung beteiligten Gene, studiert werden. Kenntnisse über **das Zusammenwirken einzelner alleler oder nichtalleler Gene** würden es erstmals erlauben, tiefere Einblicke in die Ursachen der verschiedenen Komponenten der genetischen Variation und das Zustandekommen der Heterosis liefern. Bei allopolyploiden Arten könnte zudem geklärt werden, welche Bedeutung den Interaktionen zwischen homöologen Genen im Vergleich zu den Dominanzeffekten alleler Gene zukommt. Dies wäre für den Züchter eine wichtige Entscheidungshilfe für den anzustrebenden Sortentyp, da sich homöologe Geninteraktionen in Linien fixieren lassen, während die Nutzung von Dominanzeffekten nur in Hybriden möglich ist (vgl. *Tabelle 2*). Kenntnisse über epistatische Interaktionen werden schließlich benötigt, um die Chancen der Pyramidisierung günstiger Gene beurteilen zu können. QTL-Studien bei Gerste hatten beispielsweise gezeigt, dass eine allein auf den Haupteffekten der Gene basierende Leistungsvorhersage nur sehr eingeschränkt möglich ist (ROMAGOSA et al. 1999).

In direktem Zusammenhang mit der Bedeutung von Dominanz und Epistasie steht die Frage, inwieweit die Genwirkungsweise vom **genetischen Hintergrund** abhängt. Bei Fremdbefruchtern interessiert dabei vor allem der Einfluss des Homo- bzw. Heterozygotiegrades. Da für komplexe Leistungsmerkmale nur eine mäßige oder geringe genetische Korrelation zwischen der Eigenleistung und Kombinationsfähigkeit von Inzuchtlinien beobachtet wird, ist davon auszugehen, dass Gene in inzuchtgeschwächten Pflanzen anders wirken als in Hybriden. Aber auch auf gleichem Heterozygotie-Niveau könnte der genetische Hintergrund die Genwirkungsweise stark verändern. Solche Abhängigkeiten würden es natürlich erschweren, die Konsequenzen der Übertragung funktional charakterisierter Gene in ein bestimmtes Zuchtmaterial vorherzusagen.

Je mehr Gene und Genkombinationen in der vorstehenden Weise zukünftig analysiert sein werden, desto vorrangiger wird die Aufgabe, die vielfältigen Ein-

zelinformationen im Sinne eines „**rationalen Pflanzendesign**“ (ALTMANN 1999) zusammenzuführen. Wie die Genomik selbst, wird die Populationsgenetik hier Forschungsansätze der Bioinformatik nutzen müssen. Dies gilt nicht nur im Hinblick auf eine effiziente Verwaltung und Nutzbarmachung umfangreicher Dateien. Vielmehr ist davon auszugehen, dass kybernetische Ansätze notwendig sind, um die vielschichtigen und komplex vernetzten Einzelprozesse zunächst auf der Systemebene Individuum und sodann auf der noch ungleich komplizierteren Ebene Population zu einem modellierbaren System zusammenzuführen. Letzteres wiederum ist Voraussetzung, um zu einer neuen integrierten Zuchtmethodik zu gelangen und die einzelnen Züchtungsprozesse operativ und genetisch optimieren zu können. Ob bzw. inwieweit dies gelingen wird, ist aus heutiger Sicht nicht zu beantworten und macht die Populationsgenetik von morgen zu einem der spannendsten Gebiete pflanzenzüchterischer Grundlagenforschung.

5. Schlussbemerkungen

Die enormen Zuchtfortschritte bei allen Nutzpflanzenarten, aber auch bei den Haustieren, seit der Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln zu Beginn des 20. Jahrhunderts sind zu einem großen Teil auf die konsequente Anwendung populations- und quantitativ-genetischer Prinzipien zurückzuführen. Letzere basierten bis Mitte der achtziger Jahre auf der Integration genetischer, mathematischer und biometrischer Methoden (*Abbildung 8*). Innovationen resultieren heute vorwiegend aus dem Einsatz molekular-genetischer Markertechniken. Die Herausforderung für morgen stellen populationsbezogene Probleme der weltweit mit größter Anstrengung betriebenen Genomik dar. Als unerlässliches Bindeglied zwischen diesem Forschungsgebiet und der Populationsgenetik ist die Bioinformatik zu betrachten. Der Populationsgenetik eröffnet sich dadurch ein in seinen Dimensionen noch kaum absehbares, spannendes und für die Pflanzenzüchtung fundamentales Forschungsgebiet. Mit gutem Recht schließen HARTL und CLARK (1997) daher das Vorwort zu der vor kurzem erschienenen 3. Auflage ihres Populationsgene-

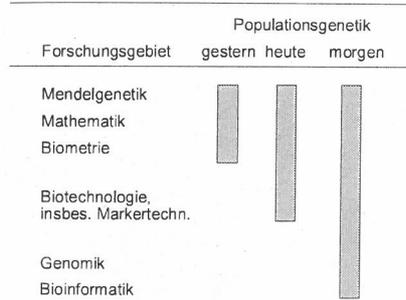


Abbildung 8: Populationsgenetik als Schnittstelle klassischer und neuer Forschungsgebiete.

Lehrbuchs mit der Feststellung „Population genetics is a field with a bright and expanding future“. Diese Auffassung teile ich uneingeschränkt. Deutschsprachige Arbeitsgruppen werden dazu aus heutiger Sicht aber wohl nur einen minimalen Beitrag leisten können, da die Sparmaßnahmen zur Konsolidierung agrarwissenschaftlicher Forschungseinrichtungen das Fach Populationsgenetik, insbesondere an den Universitäten, so einseitig getroffen haben, dass es in wenigen Jahren keine Professur für Populationsgenetik mehr geben wird. Besonders schmerzlich ist dies für die Universitäten Hannover und Hohenheim, die über Jahrzehnte international anerkannte Forschung auf dem Grenzgebiet der Populationsgenetik und Pflanzenzüchtung geleistet haben. Eine Revision dieser negativen strukturellen Entwicklung erscheint dringend geboten. Es ist zu hoffen, dass die immer enger werdende Vernetzung zwischen Wirtschaft und Wissenschaft und die in Deutschland gerade in Gang gekommenen genomanalytischen Zukunftsiniciativen zu einer Trendwende beitragen können.

6. Zusammenfassung

Anhand von Beispielen wird die Bedeutung der Populationsgenetik für die Pflanzenzüchtung in der Vergangenheit, Gegenwart und Zukunft aufgezeigt. In der Vergangenheit wurden durch integrierten Einsatz genetischer, mathematischer und biometrischer Verfahren die wissenschaftlichen Grundlagen der Zuchtmethodik erarbeitet. In der Gegenwart eröffnen molekulare Marker völlig neue Forschungsansätze, da sie direkte Einblicke in die genetische Struktur und Diversität der Zuchtpopulationen erlau-

ben. Herausforderung künftiger Forschungen wird es sein, die Erkenntnisse der strukturellen und funktionalen Genomanalyse zu einem auf der Populationsgenetischen Ebene modellierbaren genetischen System zu vernetzen und damit optimale Strategien zur Nutzung molekulargenetischer Ansätze in die Pflanzenzüchtung zu entwickeln. - Im Hinblick auf diese zentrale Bedeutung der Populationsgenetik für die Pflanzenzüchtung und den hohen Schwierigkeitsgrad der zu lösenden Aufgaben erscheint dringend eine Trendwende des gegenwärtig im deutschsprachigen Raum stattfindenden Stellenabbaus in der populationsgenetischen Forschung und Lehre geboten.

7. Literaturverzeichnis

- ALTMANN, T., 1999: Bedeutung der Genomanalyse des pflanzlichen Modellsystems *Arabidopsis thaliana* für Kulturpflanzen. Vortrag, GFP-Jahrestagung, 4./5. Nov. 1999, Bonn.
- AYAD, W.G., T. HODGKIN, A. JARADAT and V.R. RAO (eds.), 1997: Molecular genetic techniques for plant genetic resources. Report of an IPGRI Workshop. 9.-11. Oct. 1995, Rome, Italy.
- BENNETZEN, J.B., 1999: Plant genomics takes roots, branches out. *TIG* 15:85-87.
- BORCHARDT, D.S., H.G. WELZ and H.H. GEIGER, 1998: Genetic structure of *Setosphaeria turcica* populations in tropical and temperate climates. *Phytopathol.* 88:322-329.
- BUSBICE, T.H., 1970: Predicting yield of synthetic varieties. *Crop Sci.* 10:265-269.
- DUDLEY, J.W. and J.R. LAMBERT, 1992: Ninety generations of selection for oil and protein content in maize. *Maydica* 37:1-7.
- FALCONER, D.S., 1960: Introduction to quantitative genetics. Oliver and Boyd, Edinburgh/London, U.K.
- FREYMARK, P.J., M. LEE, W.L. WOODMAN and C.A. MARTINSON, 1993: Quantitative and qualitative trait loci affecting host-plant response to *Exserohilum turcicum* in maize (*Zea mays* L.). *Theor. Appl. Genet.* 87:537-544.
- FISHER, R.A., 1918: The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Trans. Royal Soc. Edinburgh* 52:399-433.
- FRISCH, M., M. BOHN and A.E. MELCHINGER, 1999: Minimum sample size and optimal positioning of flanking markers in marker-assisted backcrossing for transfer of a target gene. *Crop Sci.* 39:967-975.
- GEIGER, H.H. and A.M. TOMERIUS, 1999: Optimization of breeding plans by computer simulation. P. 183-211. In A. Borém, M.P. del Giudice, and N.S. Sakiyama (eds.). *Plant breeding in the turn of the millenium*. Viçosa, MG-Brazil.
- GEIGER, H.H. and H.G. WELZ, 1999: Principles of marker-assisted selection. II. Quantitative traits. P. 71-80. In: B.I.G. Haussmann, H.H. Geiger, D.E. Hess, C.T. Hash and P. Bramel-Cox (eds.). *Application of molecular markers in plant breeding. Training manual for a seminar held at IITA, Ibadan, Nigeria, from 16.-17. August 1999.* <http://greb.icrisat.cgiar.org>.
- HALDANE, J.B.S., 1932: The causes of evolution. Longmans, Green & Co., London, UK.
- HARDY, G.H., 1908: Mendelian proportions in a mixed population. *Science* 28:49-50.
- HARTL, D.L. and A.G. CLARK, 1997: Principles of population genetics. Sinauer Ass., Inc., Sunderland, MA, USA.
- JAIN, S.H., S.K. SOPORY and R.E. VEILLEUX (eds.), 1996 (Vol. 1) - 1997 (Vol. 4): *In vitro* haploid production in higher plants. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht/Boston/London.
- KEARSEY, M.J. and H.S. POONI, 1996: The genetical analysis of quantitative traits. Chapman and Hall Ltd., London, UK.
- KIMURA, M. and J.M. CROW, 1978: Effect of overall phenotypic selection on genetic change at individual loci. *Proc. Natn. Acad. Sci. Wash.* 75:6168-6171.
- KNAPP, S., 1998: Marker-assisted selection as a strategy for increasing the probability of selecting superior genotypes. *Crop Sci.* 38:1164-1174.
- LYNCH, M. and B. WALSH, 1998: Genetic analysis of quantitative traits. Sinauer Ass., Inc., Sunderland, MA, USA.
- MELCHINGER, A.E., 1993: Use of RFLP markers for analysis of genetic relationships among breeding materials and prediction of hybrid performance. P. 621-627. In: *International Crop Science. I. Crop Science Society of America, Madison, Wisconsin, USA.*
- 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.
- OPENSHAW, S. and E. FRASCAROLI, 1998: QTL detection in large and small samples using real data. Poster. *Plant Genome VI, San Diego, CAL, USA.*
- RÖBER, F.K., 1999: Fortpflanzungsbiologische und genetische Untersuchungen mit RFLP-Markern zur *in-vivo*-Haploideninduktion bei Mais. Diss., Univ. Hohenheim.
- ROMAGOSA, I., F. HAN, S.E. ULLRICH, P.M. HAYES and D.M. WESENBERG, 1999: Verification of yield QTL through realized molecular marker-assisted selection responses in a barley cross. *Mol. Breed.* 5:143-152.
- SCHECHERT, A.W., H.G. WELZ and H.H. GEIGER, 1999: QTL for resistance to *Setosphaeria turcica* in tropical african maize. *Crop Sci.* 39:514-523.
- VUYLSTEKE, M.J.R., 1999: Genetic analysis of maize by using the AFLP® method. Diss., Agr. Univ., Wageningen, NL.
- WEINBERG, 1908: Über den Nachweis der Vererbung beim Menschen. *Jahresh. Ver. Vaterl. Naturkd. Württemb.* 64:368-382.
- Wright, A.J., 1981: The quantitative genetics of diploid synthetic varieties. P. 137-157. In A. Galais (ed.). *Quantitative genetics and breeding methods*. INRA, Veraille, France.