
Handbuch

der Populationsgenetik und Züchtungsmethodik

Ein wissenschaftliches Grundlagenwerk
für Pflanzen- und Tierzüchter



Deutscher Landwirtschaftsverlag Berlin

Inhaltsverzeichnis

1. Grundbegriffe der Genetik	21
1.1. Einführung	21
1.2. Idiotyp, Genotyp und Phänotyp	23
1.3. Allelwirkungen und Allelbeziehungen einzelner Gene	30
1.3.1. Charakterisierung	30
1.3.2. Nominalskalierung	31
1.3.3. Ordinalskalierung	31
1.3.4. Intervall- oder Verhältnisskalierung	32
1.3.5. Spaltungsverhältnisse	33
1.3.6. Wechselwirkungsveränderungen und Idiotyp-Umwelt-Wechselwirkungen	34
1.3.7. Variable Allelmanifestierung Idiotyp-Umwelt-Wechselwirkung, Genotyp-Umwelt-Wechselwirkung	36
1.3.8. Allelzahl und Allelwirkung	38
1.4. Allelwirkungen, Allelkombination und Allelbeziehungen mehrerer Gene	42
1.4.1. Charakterisierung	42
1.4.2. Genkombinationen	43
1.4.3. Genbeziehungen	45
1.4.3.1. Charakterisierung	45
1.4.3.2. Nominalskalierung	46
1.4.3.3. Ordinalskalierung	48
1.4.3.4. Spaltungsverhältnisse	51

1.5. Kopplung	51
1.6. Letalfaktoren	54
1.6.1. Soma	54
1.6.2. Gameten	57
1.6.3. Letalfaktoren und Züchtung von Hybriden	58
1.7. Inkompatibilität	64
1.7.1. Genetik	64
1.7.2. Inkompatibilität und Züchtung von Hybriden oder Semihybriden	70
1.8. Mehrhäusigkeit	73
1.8.1. Genetik	73
1.8.2. Mehrhäusigkeit und Züchtung von Hybriden	74
1.9. Mutationen	76
1.10. Paramutationen und transponible Elemente	80
1.11. Polyploidie	82
1.12. Inzucht und Kreuzung	86
2. Populationsgenetische Modelle	94
2.1. Einführung	94
2.2. Modelle für Merkmale, die von einem Locus gesteuert werden	96
2.2.1. Allel- und Genotypenwahrscheinlichkeiten, Hardy-Weinberg-Gesetz	97
2.2.2. Die Wirkung von Selektion, Migration und Mutation auf die Genotypen- bzw. Allelwahrscheinlichkeiten und dadurch bedingte Störungen des genetischen Gleichgewichts	103
2.2.2.1. Selektion	103
2.2.2.2. Migration	111
2.2.2.3. Mutation	111
2.2.3. Modelle für den phänotypischen Wert	112
2.2.4. Die Modellierung der Vererbung	119
2.2.5. Dynamik in Populationen, genetische Drift	124
2.2.6. Modelle bei Nicht-Zufallspaarung	130
2.2.6.1. Selbstung	131
2.2.6.2. Weitere Paarungssysteme	133
2.2.6.2.1. Fortgesetzte Vollgeschwisterpaarung	133
2.2.6.2.2. Fortgesetzte Halbgeschwisterpaarung	137
2.2.6.3. Gleichgewichtspopulationen	140
2.2.6.4. Bemerkungen zum Fall multipler Allelie	141

2.3. Modelle für Merkmale, die von zwei Loci gesteuert werden	142
2.3.1. Gameten- und Genotypenwahrscheinlichkeiten	143
2.3.2. Modellierung des genotypischen Wertes	149
2.3.2.1. Allgemeine Theorie	149
2.3.2.2. Der Spezialfall $p = q = r = s = 0,5$	154
2.4. Polygen bedingte Merkmale	161
2.4.1. Das einfache populationsgenetische Modell (EPM)	165
2.4.2. Modelle mit Maternaleffekten	166
2.4.2.1. Umweltmaternaleffekte	166
2.4.2.2. Das einfache populationsgenetische Modell mit Maternaleffekten	168
2.4.3. Modelle mit Genotyp-Umwelt-Wechselwirkungen (GUW)	170
2.4.3.1. Das Varianzanalysemodell	171
2.4.3.2. Das Modell von FALCONER	172
2.4.4. Modelle mit Dominanz- und Epistasieeffekten für unabhängige Loci mit zweifacher Allelie und allen Allelwahrscheinlichkeiten gleich 0,5	173
2.4.4.1. Der Parameter g_a als Verallgemeinerung von d_a	173
2.4.4.2. Der Parameter d als Verallgemeinerung von h	175
2.4.4.3. Die Parameter $[i]$, $[I]$ und $[j]$	176
2.5. Modelle nach Elimination störender Einflüsse und Durchführung von Umrechnungsverfahren	177
2.5.1. Zentrierung	178
2.5.2. Standardisierung	178
2.5.3. Studentisierung	178
2.5.4. Normierung mehrdimensionaler Zufallsvariabler	179
2.5.5. Die Auswirkungen von Stichprobenzentrierung und Studentisierung auf die statistische Auswertung	180
2.5.6. Methoden der Vereinheitlichung heterogenen Materials	181
2.5.7. Korrektur störender Einflüsse über Regressionsanalyse	182
2.5.8. Ausschaltung von Störgrößen mittels Varianzanalyse	182
2.5.9. Ein Beispiel für die Ausschaltung störender Einflüsse mittels Clusteranalyse	183
2.6. Diallelmodelle	189
2.6.1. Einfaches Diallelmodell	189
2.6.1.1. Modell I (feste Effekte)	190
2.6.1.2. Modell II (zufällige Effekte)	191
2.6.2. Diallelmodell unter Einbeziehung mehrerer Umwelten	193
2.7. Maße für Inzucht und Verwandtschaft	194
2.8. Die wichtigsten Populationsparameter	200
2.9. Markowketten	202
2.10. Abschließende Bemerkungen	208

3. Selektionstheorie	210
3.1. Einführung	210
3.2. Die einfache Grundsituation	215
3.3. Die standardisierte Selektionsdifferenz bei Abweichungen von der Grundsituation der Selektion	226
3.3.1. Die Verteilung des Selektionskriteriums ist nicht die Normalverteilung	226
3.3.1.1. Die Gleichverteilung in $(0, 1)$	226
3.3.1.2. Eine Familie von Dreieckverteilungen in $(0, 1)$	227
3.3.1.3. Die Familie der χ^2 -Verteilungen und die Exponentialverteilung	228
3.3.2. Unbekannte Verteilung des Selektionskriteriums – Robustheit der Selektionsdifferenz	229
3.3.3. Selektion aus endlichen Populationen	233
3.3.4. Selektion von Individuengruppen	237
3.4. Gleichzeitige Selektion aus mehreren Populationen	238
3.5. Selektion nach mehreren Merkmalen	243
3.5.1. Allgemeine Theorie	243
3.5.2. Wichtige Spezialfälle	248
3.5.2.1. Der Fall $n=2$	248
3.5.2.2. Der Fall $n=3$	250
3.5.2.3. Ein Spezialfall für $n=4$	253
3.5.2.4. Indexselektion für $n=2$	253
3.5.3. Numerische Beispiele	255
3.6. Mehrstufenselektion	260
3.6.1. Einführung	260
3.6.2. Mehrstufenselektion in normalverteilten Populationen	264
3.6.3. Demonstration der Zweistufenselektion an einem praktischen Züchtungsbeispiel	267
4. Schätzung populationsgenetischer Parameter	286
4.1. Grundlagen der Parameterschätzung	286
4.1.1. Statistische Grundlagen	286
4.1.2. Züchterische Zielstellungen	287
4.1.3. Ebenen der Schätzung	288
4.1.3.1. Genetisch-erkenntnistheoretische Ebene	288
4.1.3.2. Genetisch-züchterische Ebene	289
4.1.3.3. Schlußfolgerungen für die Parameterschätzung	290
4.1.3.4. Stabilisierende Selektion und Transformation	291
4.2. Quantitative Merkmale	293

4.2.1. Schätzung innerhalb einer Population (Reinzucht)	293
4.2.1.1. Populationsgenetische Parameter	293
4.2.1.2. Datenstrukturen	294
4.2.1.2.1. Geschwisterstrukturen	294
4.2.1.2.2. Eltern-Nachkommen-Strukturen	295
4.2.1.2.3. Gemischte Strukturen	298
4.2.1.3. Parameterschätzung	298
4.2.1.3.1. Versuchsplanung – allgemeine Bemerkungen	298
4.2.1.3.2. Geschwisterstrukturen	300
4.2.1.3.3. Eltern-Nachkommen-Strukturen	313
4.2.1.3.4. Gemischte Strukturen	321
4.2.1.3.5. Wiederholbarkeitskoeffizient	324
4.2.1.4. Schätzung in erweiterten Modellen	326
4.2.1.4.1. Umweltmaternaleffekte	326
4.2.1.4.2. Genotyp-Umwelt-Wechselwirkungen (GUW)	326
4.2.1.5. Sonderfälle	343
4.2.1.5.1. Unbekannte Vollgeschwisterbeziehungen in einer Voll- und Halbgeschwisterstruktur	343
4.2.1.5.2. Datenrelativierung – optimaler Vergleichsmaßstab	347
4.2.1.6. Genetischer Trend	349
4.2.1.6.1. Einführung	349
4.2.1.6.2. Elementare Methoden	354
4.2.1.6.3. Methode nach HENDERSON	355
4.2.2. Schätzung zwischen Populationen (Kreuzung)	357
4.2.2.1. Diallele – Modell I	359
4.2.2.1.1. Strukturen	359
4.2.2.1.2. Vorauswertung – Datenzusammenfassung	360
4.2.2.1.3. Statistische Modelle	360
4.2.2.1.4. Schätzung der Effekte	361
4.2.2.2. Diallele – Modell II	365
4.2.2.2.1. Strukturen	365
4.2.2.2.2. Auswertung der Struktur I	365
4.2.2.2.3. Auswertung der Struktur II	369
4.2.2.2.4. Auswertung der Struktur III	370
4.2.2.2.5. Auswertung der Struktur IV	372
4.2.2.2.6. Auswertung über mehrere Umwelten	373
4.2.2.2.7. Auswertung der Struktur V	381
4.2.2.2.8. Kovarianz zwischen zwei Merkmalen	386
4.2.2.2.9. Beispiele	389
4.2.2.3. Triallele – Modell I	398
4.2.2.3.1. Modelle	398
4.2.2.3.2. Parameterschätzung	401
4.2.2.4. Analyse von Effekten in zwei Populationen in der Generationsfolge	403
4.2.2.4.1. Struktur I	409
4.2.2.4.2. Struktur II	411
4.2.2.4.3. Struktur III	412

4.2.2.4.4. Schätzwerte für Gerste	414
4.2.2.5. Schätzung der Dominanzvarianz	415
4.2.2.5.1. Plan I	415
4.2.2.5.2. Plan II	415
4.2.2.5.3. Plan III	416
4.3. Qualitative Merkmale	416
4.3.1. Alternativ- und Boniturmerkmale	416
4.3.2. Schätzung von Allelwahrscheinlichkeiten	417
4.3.2.1. Schätzmethoden für Allelwahrscheinlichkeiten	418
4.3.2.1.1. Maximum-Likelihood-Schätzungen	418
4.3.2.1.2. Minimum- χ^2 -Schätzungen	423
4.3.2.1.3. Variierte Minimum- χ^2 -Schätzungen	423
4.3.2.2. Eigenschaften von Schätzfunktionen für Allelwahrscheinlichkeiten	424
4.3.2.2.1. Eigenschaften von Schätzfunktionen bei zweifacher Allelie	424
4.3.2.2.2. Eigenschaften von Schätzfunktionen bei mehrfacher Allelie	428
4.3.3. Konfidenzschätzungen	430
4.3.4. Probleme der Modellwahl	433
4.4. Schätzwerte für Haustiere	435
4.4.1. Merkmale und Merkmalskorrektur	435
4.4.2. Parameter	436
4.4.2.1. Rind	436
4.4.2.2. Schwein	447
4.4.2.3. Legehennen	448
5. Selektionsindex, Zuchtwertvorhersage und Stamprüfung	458
5.1. Definition des Zuchtwertes	458
5.1.1. Einführung	458
5.1.2. Der Zuchtwert im einfachen populationsgenetischen Modell	459
5.1.3. Der Zuchtwert in einem durch einen festen Störfaktor erweiterten EPM ohne Wechselwirkung	460
5.1.4. Der Zuchtwert in einem um einen festen Herdeneffekt erweiterten EPM	461
5.1.5. Der Zuchtwert in einem durch einen festen Störfaktor erweiterten EPM mit Wechselwirkung	462
5.1.6. Der Zuchtwert in Modellen mit nichtadditiven Genwirkungen	463
5.1.7. Kreuzungszuchtwerte	463
5.1.8. Der Gesamtzuchtwert	464
5.2. Selektionsindex und Zuchtwertvorhersage	464
5.2.1. Festlegung des Zuchtzieles in Form des aggregierten Genotyps	464
5.2.1.1. Beispiel für die Auswahl der Merkmale des Zuchtzieles	467
5.2.1.2. Formulierung eines linearen Zuchtzieles zur Indexkonstruktion	469

5.2.2.	BLEV (BLUP)-Kriterien zur Festlegung des linearen Selektionsindex (Vorhersagefunktion)	470
5.2.3.	Der lineare Selektionsindex	476
5.2.3.1.	Indexkonstruktion nach SMITH-HAZEL	476
5.2.3.2.	Allgemeine Darstellung des linearen Selektionsindex	487
5.2.3.3.	Berechnung des Selektionserfolges	488
5.2.3.4.	Informationen als Ergebnis der Konstruktion eines linearen Selektionsindex	488
5.2.3.5.	Eine Methode zur Bestimmung der Gewichte im Zuchtziel	489
5.2.3.6.	Gleichungen des gemischten Modells (GGM)	491
5.2.3.7.	Indexkonstruktion mit Ausschaltung von Störgrößen	492
5.2.3.8.	Methoden zur Ausschaltung einer festen Störgröße	496
5.2.3.8.1.	Standardisierung	497
5.2.3.8.2.	Regression	498
5.2.3.8.3.	VMKQ-Methode	499
5.2.3.8.4.	Relativierung	500
5.2.3.9.	Indexkonstruktion unter Nebenbedingungen	501
5.2.3.9.1.	Proportionalitätsrestriktionen	502
5.2.3.9.2.	Gleichungsrestriktionen	506
5.2.3.9.3.	Gleichungs- und Ungleichungsrestriktionen	509
5.2.4.	Zuchtwertvorhersage beim Rind	512
5.3.	Prüfungen bei der Züchtung von Pflanzen	515
5.3.1.	Prüfung am Beginn der Züchtung	515
5.3.1.1.	Züchtung von Hybriden	515
5.3.1.2.	Reinzucht	517
5.3.2.	Prüfungen im Verlauf der Züchtung	517
5.3.3.	Prüfungen am Ende der Züchtung	520
5.4.	Nutzung des Selektionsindex bei der Pflanze	522
6.	Züchtungsmethodik bei Haustieren und Kulturpflanzen	525
6.1.	Grundlagen	525
6.1.1.	Bedeutung der Populationsgenetik für die Tier- und Pflanzenzüchtung	525
6.1.2.	Strategie der Züchtung	529
6.1.3.	Befruchtungs- und Vermehrungstypen	535
6.1.4.	Populationstypen	537
6.2.	Entwicklung von Reinzuchtpopulationen	540
6.2.1.	Allgemeine Charakterisierung	540
6.2.2.	Verfahren der Reinzucht	541
6.2.2.1.	Reinzucht im engeren Sinne	542
6.2.3.	Inzucht	547
6.2.3.1.	Wirkungen der Inzucht	547

6.2.3.2. Anwendungen der Inzucht	552
6.2.4. Kreuzungszüchtung	555
6.2.4.1. Immigrationszüchtung	555
6.2.4.1.1. Synthese von Populationen	555
6.2.4.1.2. Rückkreuzung von Populationen	573
6.2.5. Doppelhaploide Linien	579
6.2.5.1. Charakterisierung	579
6.2.5.2. Erzeugung von Haploiden und doppelhaploiden Linien	580
6.2.5.3. Gametenverlust und Gametenselektion	581
6.2.5.4. Genetische Variation nach Selbstung und Haploidisierung	584
6.2.5.4.1. Heterozygotiegrad und Genotypenfrequenzen	586
6.2.5.4.2. Mittelwerte und Varianzen quantitativer Merkmale	589
6.2.5.5. Chromosomenspezifische Effekte bei quantitativen Merkmalen	593
6.2.5.6. Züchtung mit Doppelhaploiden	596
6.2.5.6.1. Zuchtzeit	596
6.2.5.6.2. Selektionseffektivität	596
6.2.5.6.3. Homozygotie und Homogenität	600
6.2.6. Züchtung von Mutanten	600
6.2.6.1. Charakterisierung	600
6.2.6.2. Anzahl und Wirksamkeit der Allele	604
6.2.6.3. Allel- und Genbeziehungen	607
6.2.6.4. Spezielle Züchtung	609
6.3. Züchtung von Hybriden	611
6.3.1. Diskontinuierliche Verfahren	611
6.3.1.1. Charakterisierung	611
6.3.1.2. Wahl des Ausgangsmaterials	612
6.3.1.3. Entwicklung der Linien	614
6.3.1.4. Testung der Linien	619
6.3.1.5. Linienerhaltung	624
6.3.1.6. Arten der Hybriden	625
6.3.1.6.1. Einfachhybriden	625
6.3.1.6.2. Dreilinienshybriden	628
6.3.1.6.3. Vierlinienshybriden	633
6.3.1.7. Funktionssysteme	636
6.3.2. Kontinuierliche Verfahren	638
6.3.2.1. Rotations- und Wechselkreuzung	638
6.3.2.2. Kombiniertes Verfahren	641
6.3.2.3. Rekurrente Selektion (RS)	643
6.4. Kombinierte Nutzung von Elementen der Reinzucht und Züchtung von Hybriden	647
6.4.1. Charakterisierung	647
6.4.2. Spezielle Züchtung	649
6.4.2.1. Semihybriden (Synbriden)	649
6.4.2.2. Synthetische Sorten	657

6.5. Sonderformen der Züchtung	664
6.5.1. Züchtung mit Introgressionen	664
6.5.1.1. Charakterisierung	664
6.5.1.2. Herstellung von Art- und Gattungsbastarden	664
6.5.1.3. Überwindung der Hybridsterilität	667
6.5.1.4. Merkmalsexpression	668
6.5.1.5. Spezielle Züchtung	669
6.5.1.5.1. Intragenomatische interspezifische Rekombination	669
6.5.1.5.2. Intergenomatische Rekombination	670
6.5.1.5.2.1. Genomunspezifisch	670
6.5.1.5.2.2. Genomspezifisch	671
6.5.1.5.2.3. Genomspezifisch mit Hilfe von Brückenformen	673
6.5.1.5.2.4. Chromosomenspezifisch	673
6.5.1.6. Introgressionen und Gentechnik	674
6.5.2. Züchtung mit Allopolyploiden	676
6.5.2.1. Charakterisierung	676
6.5.2.2. Verfahren der Allopolyploidiezüchtung	677
6.5.2.2.1. Grundlagen	677
6.5.2.2.2. Primäre Allopolyploide	677
6.5.2.2.3. Sekundäre Allopolyploide	679
6.5.2.2.3.1. Kombination	680
6.5.2.2.3.2. Selektion	682
6.5.2.2.3.3. Spezielle Züchtung	683
6.6. Genreserven	688
6.6.1. Charakterisierung	688
6.6.2. Populationsgenetische Grundlagen für die Haltung von Genreservepopulationen	689
6.6.2.1. Einschränkung der Drift	689
6.6.2.2. Einschränkung der Inzucht	691
6.6.3. Genetische Kontrolle	692
6.6.4. Kryokonservierung	693
6.7. Biotechnische Verfahren	695
6.7.1. Künstliche Besamung	695
6.7.2. Embryotransfer	697
6.7.3. Geschlechtskontrolle	700
6.7.4. Klonierungen	702
6.7.5. Gentransfer	706
6.7.6. Nutzung der Biotechnik in Nucleusherden	708
6.7.7. Somatische Zellhybridisierung	709
6.7.8. Kerngenomverminderung	712
7. Literaturverzeichnis	717
8. Sachwortverzeichnis	751