

Zur Schätzung der Heritabilität im weiteren Sinn einiger Merkmale von *Vitis vinifera*

von

W. SCHNEIDER und G. STAUDT

Estimation of broad sense heritability of some characters of *Vitis vinifera*

S u m m a r y . — In 1974 and 1975, investigation data were obtained from 6 *Vitis vinifera* cvs. grown at 10 locations and used to calculate the broad sense heritability (H_w). The values for H_w lie within the same range as those established for other cultivated plants. Relatively high H_w values were found for all investigated yield components and for the vegetative characters. Notwithstanding environmental influences, a selection with regard to these characters should thus be successful for vegetative propagation of

plants from seedling populations,
plants from clonal selection
and plants from mutation trials.

Einleitung

Da vermutlich nahezu alle Merkmale von *Vitis vinifera* polygen bedingt sind und in meist starker Abhängigkeit von der Umwelt eine quantitative Ausprägung zeigen, konnten die genetischen Grundlagen der Rebenzüchtung nicht in dem Umfang geklärt werden, wie es für eine wissenschaftliche Bearbeitung wünschenswert wäre. Die bisher angewandten Methoden der mendelistischen Genetik haben nur zu wenigen brauchbaren Resultaten geführt. Es ist daher notwendig, bei der züchterischen Bearbeitung der Reben die modernen Methoden der Populationsgenetik, speziell der quantitativen Genetik, einzusetzen.

Von grundlegender Bedeutung für die Selektion sind die Kenntnisse über die Erblichkeit der ökonomisch wichtigen Merkmale. Hierzu sind variationsstatische Methoden entwickelt worden, die es erlauben, das Erbverhalten einzelner Merkmale in den Populationen abzuschätzen. Ein zentraler Parameter einer Population ist die Heritabilität (h^2). Mit Hilfe der Heritabilität können Aussagen über den Selektionserfolg getroffen werden.

Die mehrjährige Generationsdauer der Reben erschwert Eltern-Nachkommen-Analysen, so daß die übliche Errechnung der Heritabilität nur in seltenen Fällen angewandt werden wird. Eine weniger zeitaufwendige Methode ist die Abschätzung der Heritabilität im weiteren Sinn, die in der vorliegenden Arbeit angewandt wird.

Über die Heritabilität im weiteren Sinn des Merkmals „Verrieseln“ wurde bereits berichtet (SCHNEIDER und STAUDT 1978 a).

Material und Methoden

In den Jahren 1974 und 1975 wurden Untersuchungen an 6 Sorten von *Vitis vinifera* durchgeführt. Der Versuchsplan wurde bereits eingehend geschildert

(SCHNEIDER und STAUDT 1978 b). Anhand der Daten, je Merkmal 16800, 3360, 1680 bzw. 1600 Beobachtungswerte, wurden mehrfache Varianzanalysen durchgeführt, um die Varianzkomponenten zu bestimmen, die zur Berechnung des Heritabilitätswertes notwendig sind. Die Verrechnung erfolgte am Rechenzentrum der Universität Karlsruhe.

Ergebnisse und Diskussion

Der Begriff Heritabilität (h^2) geht auf WRIGHT (1920) zurück. Unter Heritabilität versteht man den Anteil der genotypischen Varianz an der phänotypischen Gesamtvarianz (V_G/V_P). Ist der Wert von h^2 bekannt, kann damit der zu erwartende Selektionserfolg abgeschätzt werden (YATES 1940). Ebenso kann unter Annahme eines vom Züchter gewünschten Selektionserfolges der Prozentsatz der auszulesenden Individuen bestimmt werden.

Die genotypische Varianzkomponente kann gemäß der möglichen intra- und interallelen Wechselwirkungen weiter aufgegliedert werden (FISHER 1918, COCKERHAM 1954). Es wird daher grundsätzlich zwischen zwei Heritabilitätsbegriffen unterschieden: Heritabilität im engeren (H_e) und Heritabilität im weiteren Sinn (H_w). H_e stellt den Anteil der additiv-genetischen an der phänotypischen Varianz dar und wird bei generativer Vermehrung benutzt. H_w ist das Verhältnis von gesamter genetischer Varianz zur phänotypischen Varianz und wird bei Pflanzen, die vegetativ vermehrt werden, angewandt.

Werte für die Heritabilität im weiteren Sinn (%) bei Merkmalen von *Vitis vinifera*
Values for broad sense heritability (%) of some characters of *Vitis vinifera*

Merkmal ¹⁾	A ²⁾	B	C	D	E	Mittl. Versuchsfehler s_p/\bar{x} (%)
1. Blütezeitpunkt	—	—	—	52,0	—	8,1
2. Sproßlänge	—	—	—	86,9	—	37,1
3. Adjustierte Blattzahl	—	—	—	93,8	—	12,1
4. Blütenzahl/Infloreszenz	91,9	90,1	88,3	—	—	31,7
5. Blattfläche	—	—	—	—	90,2	15,6
6. Gewicht/Traube	91,1	92,6	96,1	—	—	39,7
7. Gewicht/Beere	83,9	86,7	91,6	—	—	31,1
8. Mostgewicht	97,7	93,6	95,3	—	—	8,5
9. Säuregehalt	76,2	74,9	72,4	—	—	15,1

¹⁾ SCHNEIDER und STAUDT 1978 b, S. 259.

²⁾ Die Fälle A, B, C, D und E beziehen sich auf verschiedene Versuchspläne, in denen eine unterschiedliche Kombination von Standorten und Sorten zur Berechnung herangezogen wurden:

A = 8 Orte, 2 Jahre, 5 Sorten, 20 Wiederholungen, n = 1600.

B = 7 Orte, 2 Jahre, 6 Sorten, 20 Wiederholungen, n = 1680.

C = 8 Orte, 2 Jahre, 5 Sorten, 20 Wiederholungen, n = 1600.

D = 10 Orte, 2 Jahre, 6 Sorten, 28 Wiederholungen, n = 3360.

E = 10 Orte, 2 Jahre, 6 Sorten, 28 Pflanzen,

5 Wiederholungen, n = 16800.

H_e kann auf verschiedenen Wegen aus Eltern-Nachkommenschafts-Analysen bestimmt werden (FALCONER 1960, MATZINGER und COCKERHAM 1962, HANSON und ROBINSON 1963, WRICKE 1972). Solche Analysen sind bei Pflanzen mit mehrjähriger Generationsdauer sehr zeitaufwendig und wurden aus diesem Grund bei Reben bisher nur von wenigen Autoren (FANIZZA und RADDI 1973, GOLODRIGA und TROCHINE 1978 und AVRAMOV *et al.* 1978) durchgeführt.

Bei vegetativer Vermehrung steht die gesamte genotypische Varianz, also auch die Dominanz- und Epistasiekomponente zur Verfügung. Der Wert von H_w ist daher grundsätzlich höher als der von H_e . Für die Berechnung von H_w wurden verschiedene Verfahren erarbeitet (COMSTOCK und ROBINSON 1952, KALTON *et al.* 1952, McDONALD *et al.* 1952, SHRIKHANDE 1957, TODA 1957, FALCONER 1960, CAMPBELL 1961, HANSON und ROBINSON 1963, SCOSSIROLI *et al.* 1963, HÜHN 1975 und 1978, LIN *et al.* 1977).

Eine oft gebrauchte Formel zur Berechnung von H_w ist die von ALLARD (1960) angegebene. Sie wurde unter Berücksichtigung der speziellen Versuchsbedingungen auch in der vorliegenden Arbeit benutzt. Hierzu sei auf die vergleichenden Berechnungen mit verschiedenen Verfahren durch MÖRGNER und HORN (1970) bei *Phlox* hingewiesen.

Die Ergebnisse der Berechnungen sind in der Tabelle dargestellt.

Die Heritabilitätswerte dürfen nicht als konstante Werte betrachtet werden, sondern müssen im Zusammenhang mit dem jeweiligen Versuchsplan interpretiert werden (vgl. BURTON und DEVANE 1953, Diskussionsbemerkung COMSTOCK bei SCOSSIROLI *et al.* 1963, ROBINSON 1963, STRUBE 1967, HORN 1971, PEDERSON, 1971).

Sie dürfen weiterhin nicht zu der Schlußfolgerung führen, daß z. B. 80 % der phänotypischen Varianz genetisch bedingt sind, wenn eine Heritabilität von 80 % ermittelt wurde. Geht man nämlich davon aus, daß die Pflanzen eines Klons in einer bestimmten Umwelt denselben Phänotyp besitzen, so beruhen die Unterschiede zwischen den Pflanzen auf Ursachen, die als Versuchsfehler zu betrachten sind. Demzufolge wäre es sinnvoll, die phänotypische Varianz als Differenz zwischen Totalvarianz und Fehlervarianz zu interpretieren, also als

$$\left[\sum_{ijk} S^2_{ijk} - \frac{S^2 \dots}{rstu} \right] / (rst - 1).$$

In der Formel für H_w (ALLARD 1960) wird die phänotypische Varianz aus der genotypischen Varianz, der Interaktionsvarianz Genotyp \times Umwelt und der Fehlervarianz berechnet. Da hierbei nicht die gesamte Variationsbreite der Phänotypen berücksichtigt wird, sollte davon Abstand genommen werden, den Nenner der Formel für H_w als phänotypische Varianz zu bezeichnen.

Die Werte von H_w der Tabelle erscheinen relativ hoch. Sie sind jedoch auf Grund der Einbeziehung der Dominanz- und Epistasieeffekte verständlich, die bei Kulturpflanzen einen hohen Anteil an der genotypischen Varianz haben können (COMSTOCK *et al.* 1958).

In jüngerer Zeit wurden von CALO *et al.* (1978) ähnliche Untersuchungen bei 34 *Vitis-vinifera*-Sorten an 2 Standorten in 3 Jahren durchgeführt. Die erhaltenen Werte liegen mit 58–87 % in derselben Größenordnung. Für das Merkmal Blütezeitpunkt, das als einziges auch in der vorliegenden Arbeit untersucht wurde, ergeben sich jedoch unterschiedliche H_w -Werte: 87 bzw. 52 %. Dies ist möglicherweise darauf zurückzuführen, daß am nördlichen Rand des Verbreitungsgebietes die In-

teraktionen zwischen Sorten und Umwelt deutlicher in Erscheinung treten als in einem Gebiet mit günstigeren Wachstumsbedingungen für Reben, wie es das Mittelmeergebiet darstellt.

Ähnlich hohe Werte für H_w wurden auch bei anderen Kulturpflanzen gefunden, z. B. bei *Tulipa* (HORN und WRICKE 1964), *Fragaria ananassa* (HONDELMANN 1965), *Phlox paniculata* (MORGNER und HORN 1970), *Betula*, *Cryptomeria*, *Pinus* und *Picea* (VINCENT 1973, HÜHN 1975) und *Medicago* (SINGH 1978).

Im Vergleich zu den H_w -Werten von CALO *et al.* (1978) und den in der Tabelle angegebenen haben die Untersuchungen von FANIZZA und RADDI (1973), AVRAMOV *et al.* (1978) und GOLODRIGA und TROCHINE (1978) für H_e geringere Werte ergeben: für den Zuckergehalt 27,8—46 %, das Traubengewicht 35,5—59 % und den Säuregehalt 55—58 %. Lediglich das Beerengewicht zeigt nach AVRAMOV *et al.* nahezu gleiche Werte für H_w und H_e , nämlich etwa 87 %.

Damit kann auch für Reben die Erwartung bestätigt werden, daß die H_e -Werte im allgemeinen geringer sind als die H_w -Werte. Im Gegensatz zur generativen Vermehrung wird also bei der vegetativen Vermehrung von Plusabweichern trotz unterschiedlicher Umwelteinflüsse die hohe Leistung weitgehend beibehalten.

Betrachtet man die Werte von H_w (Tabelle), so fällt auf, daß neben den Komponenten für die Ertragsstruktur auch die vegetativen Merkmale Blattfläche, Blattzahl und Sproßlänge hohe Werte besitzen.

Das einzige in der vorliegenden Arbeit untersuchte phänologische Merkmal, der Blütezeitpunkt, zeigt dagegen mit 52 % einen geringen H_w -Wert. Ähnlich niedrig liegen die H_w -Werte für die phänologischen Merkmale bei CALO *et al.* (1978): Reifezeitpunkt, Anzahl Tage vom Aufbrechen der Knospen bis zur Blüte und bis zur Reife der Beeren sowie Anzahl der Tage vom Verfärben der Beeren bis zur Reife. Daraus läßt sich folgern, daß die Selektion auf phänologische Merkmale in den durch vegetative Vermehrung erhaltenen Nachkommenschaften weniger schnell Erfolg zeigen wird als die Selektion auf vegetative Merkmale und solche der Ertragskomponenten.

Geringe Werte für H_w wurden auch beim Säuregehalt gefunden. Da dieses Merkmal stark von Witterungseinflüssen abhängig ist (PEYER und KOBLET 1966, KLIEWER 1964, WEILING und SCHÖFFLING 1968, ALLEWELDT und HOFÄCKER 1975), ist der geringe Anteil der genotypischen an der phänotypischen Varianz nicht verwunderlich.

Zusammenfassung

In den Jahren 1974 und 1975 wurden bei 6 Sorten von *Vitis vinifera* an 10 Standorten Versuchsdaten gewonnen und daraus die Heritabilität im weiteren Sinn (H_w) berechnet. Die Werte für H_w liegen in einer Größenordnung, wie sie auch bei anderen Kulturpflanzen festgestellt worden ist. Für alle untersuchten Ertragskomponenten und für die vegetativen Merkmale wurden relativ hohe H_w -Werte gefunden. Eine Selektion auf diese Eigenschaften dürfte daher bei vegetativer Vermehrung von

Pflanzen aus Sämlingspopulationen,
Pflanzen aus Klonselktionen und
Pflanzen aus Mutationsversuchen

trotz der Umwelteinflüsse erfolgreich sein.

Literatur

- ALLARD, R. W., 1960: Principles of plant breeding. Wiley and Sons, New York, London.
- ALLEWELDT, G. und HOFÄCKER, W., 1975: Einfluß von Umweltfaktoren auf Austrieb, Blüte, Fruchtbarkeit und Triebwachstum bei der Rebe. *Vitis* 14, 103—115.
- AVRAMOV, L., JOVANOVIĆ, M. et RUŽEVIĆ, M., 1978: Étude du mode d'hérédité de quelques caractères qualitatifs et quantitatifs dans la descendance F_1 du croisement «Muscat de Hambourg» × «Dattier de Beyrouth» Génétique et amélioration de la vigne, INRA, Paris, 135—140.
- BURTON, G. W. and DEVANE, E. H., 1953: Estimating heritability in fall fescue (*Festuca arundinacea*) from replicated clonal material. *Agricult. J.* 45, 378—481.
- CALO, A., COSTACURTA, A., CANCELLIER, S. et LORENZONI, C., 1978: Recherches sur l'hérédité et la «stabilité» de quelques caractères phénologiques de cépages *Vitis vinifera* L. Génétique et amélioration de la vigne, INRA, Paris, 377—384.
- CAMPBELL, R. K., 1961: Phenotypic variation and some estimates of repeatability in branching characteristics of Douglas-fir. *Silvae Genetica* 10, 109—118.
- COCKERHAM, C. C., 1954: An extension of the concept of partitioning heredity variance for analysis of covariances among relatives when epistasis is present. *Genetics* 39, 859—878.
- COMSTOCK, R. E., KELLERHER, T. and MORROW, E. B., 1958: Genetic variation in an asexual species, the garden strawberry. *Genetics* 43, 634—646.
- — and ROBINSON, H. F., 1952: Genetic parameters, their estimation and significances. *Proc. 6th Intern. Grassland Congr.*
- FALCONER, D. S., 1960: Introduction to quantitative genetics, 165—183. Oliver and Boyd, Edinburgh, London.
- FANIZZA, G. and RADDI, P., 1973: The heritability of fruit ripening date in *Vitis vinifera* L. *Vitis* 12, 93—96.
- FISHER, R. A., 1918: The correlation between relatives on the supposition of mendelian inheritance. *Trans. Roy. Soc. (Edinburgh)* 32, 399—433.
- GOLOBRIGA, P. et TROCHINE, L. P., 1978: Héritabilité des caractères quantitatifs chez la vigne. Génétique et amélioration de la vigne, INRA, Paris, 113—117.
- HANSON, W. D. and ROBINSON, H. F., 1963: Heritability. In: HANSON, W. D. (Ed.): Heritability, 125—141. *Natl. Acad. Sci., NAS-NRC, Publ.* 982.
- HONDELMANN, W., 1965: Untersuchungen zur Ertragszüchtung bei der Gartenerdbeere (*Fragaria ananassa* DUCH.). *Z. Pflanzenzücht.* 54, 46—60.
- HORN, W., 1971: Some results of breeding research on tulips (*Tulipa spec.*). *Acta Hort. Techn. Com.* 23, 23.
- — und WRICKE, G., 1964: Zur Schätzung der Erbllichkeit des Zwiebelertrags bei Tulpen. *Z. Pflanzenzücht.* 52, 139—149.
- HÜHN, M., 1975: Estimation of broad sense heritability in plant populations. An improved method. *TAG* 46, 87—99.
- — , 1978: Héritabilitätsschätzungen in Mais-, Zuckerrüben- sowie Fichtenpopulationen. Praktische Anwendungen einer verbesserten Schätzmethode. *Z. Pflanzenzücht.* 81, 289—304.
- KALTON, R. R., SMIT, A. G. and LEFFEL, R. C., 1952: Parent-inbred progeny relationships of selected orchard grass clones. *Agricult. J.* 44, 481—486.
- KLIEWER, W. M., 1964: Influence of environment on metabolism of organic acids and carbohydrates in *Vitis vinifera*. I. Temperature. *Plant Physiol.* 39, 869—880.
- LIN, C. Y. and ALLAIRE, F. R., 1977: Heritability of a linear combination of traits. *TAG* 1, 1—3.
- MATZINGER, D. F. and COCKERHAM, C. C., 1962: Simultaneous selfing and partial diallel test crossing. I. Estimation of genetic and environmental parameters. *Crop. Sci.* 3, 309—314.
- MCDONALD, E. D., KALTON, R. R. and WEISS, M. G., 1952: Interrelationships and relative variability, among S_1 and open-pollinated progenies of selected brome grass clones. *Agricult. J.* 44, 20—25.
- MORGNER, F. und HORN, W., 1970: Biometrisch-genetische Untersuchungen an Klonen und Nachkommenschaften von *Phlox paniculata* L. *TAG* 40, 130—137.
- PEDERSON, D. G., 1971: The estimation of heritability and degree of dominance from diallel cross. *Heredity* 27, 247—264.
- PEYER, E. und KOBLET, W., 1966: Der Einfluß der Temperatur und der Sonnenstunden auf den Blütezeitpunkt der Reben. *Schweiz. Z. Obst- Weinbau* 102, 250—255.
- ROBINSON, P., 1963: Heritability: A second look. In: HANSON, W. D. (Ed.): Heritability, 609—614. *Natl. Acad. Sci., NAS-NRC, Publ.* 982.
- SCHNEIDER, W. und STAUDT, G., 1978 a: Zur Abhängigkeit des Verrieselns von Umwelt und Genom bei *Vitis vinifera*. *Vitis* 17, 45—53.

- — und — —, 1978 b: Untersuchungen über die phänotypische Stabilität einiger Merkmale von *Vitis vinifera*. *Vitis* 17, 258—265.
- SCOSSIROLI, R. E., FERRARI, A. and HAUSSMANN, G., 1963: Genetic variability for quantitative characters in alfalfa. In: HANSON, W. D. (Ed.), 1963: Heritability, 597—608. *Natl. Acad. Sci., NAS-NRC, Publ.* 982.
- SHRIKHANDE, V. J., 1957: Some considerations in designing experiments on coconut trees. *J. Indian Soc. Agricult. Statist.* 9, 82—89.
- SINGH, S. M., 1978: Genetic basis of seed setting in alfalfa. *TAG* 51, 297—304.
- STRUBE, H. G., 1967: Merkmalskorrelationen bei Hybridmais und ihre Bedeutung für die Selektion. *Diss. Univ. Hohenheim*.
- TODA, R., 1957: Variation and heritability in some quantitative characters in *Cryptomeria*. *Bull. Govt. Forest Exp. Sta. No. 100*, 1—12.
- VINCENT, G., 1973: Selektionseffekte waldbaulicher Eingriffe in Forstbeständen. *TAG* 43, 364—373.
- WEILING, F. und SCHÖPFLING, H., 1968: Über das Verhalten korrelativer Beziehungen zwischen Triebzahl, Ertrag, Mostgewicht und Gesamtsäure bei den Geisenheimer Rieslingklonen 64, 237, 239 und 198 in zwei verschiedenen Jahren. *Weinberg u. Keller* 15, 561—572, 631—648, 683—710.
- WRICKE, G., 1972: *Populationsgenetik*. Walter de Gruyter, Berlin, New York.
- WRIGHT, S., 1920: The relative importance of heredity and environment in determining the piebald pattern of guinea pigs. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 6, 320—332.
- YATES, F., 1940: Modern experimental design and its function in plant selection. *Empire J. Exp. Agricult.* 8, 31.

Eingegangen am 19. 2. 1979

Dr. W. SCHNEIDER
Prof. Dr. G. STAUDT
Staatliches Weinbauinstitut
Merzhauser Straße 119
D - 7800 Freiburg i. Br.