

Aspekte nachhaltiger Züchtung

Methodenkritik, -entwicklung und -anwendung

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie
der Georg-August-Universität Göttingen

vorgelegt von

Jörg R.G. Kleinschmit

geboren am 25.07.1969 in Hannover

Göttingen, den 11.07.2004

D7

<http://webdoc.sub.gwdg.de/diss/2005/kleinschmit/>

1. Berichterstatter: Prof. Dr. Hans-Rolf Gregorius

2. Berichterstatter: Prof. Dr. Klaus von Gadow

3. Berichterstatter: Prof. Dr. Franz Gruber

Tag der mündlichen Prüfung: 17. September 2004

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
2	Stand der Forschung	7
2.1	Züchtung	7
2.1.1	Voraussetzungen für Züchtung	8
2.1.2	Responsfunktionen	8
2.1.3	Züchtungsziele	17
2.1.4	Beurteilung des Züchtungsfortschrittes	19
2.1.5	Züchtung und klonale Forstwirtschaft	19
2.2	Nachweis selektiver Prozesse	20
2.3	Kritische Würdigung	21
3	Ziel der Arbeit	25
3.1	Konsequenzen aus dem Stand der Forschung	25
3.2	Aufbau der Arbeit	27
4	Anwendung des Unterschiedsmaßes Delta (Δ)	29
4.1	Beschreibung von Unterschieden	30
4.1.1	Δ für kontinuierliche Verteilungen - eine Annäherung	34
4.1.2	Verteilungen unterschiedlicher Lage	37
4.1.3	Verteilungen gleicher Lage aber unterschiedlicher Dispersion	38
4.1.4	Verteilungen unterschiedlicher Lage und unterschiedlicher Verteilungsform	40
4.2	Statistische Eigenschaften von Delta	50
4.2.1	Anwendung von Δ zum Test von Hypothesen	50
4.2.2	Modellverteilungen zur Abschätzung der Eigenschaft von Δ	50
4.2.3	Einfluss der Stichprobengröße	53
4.2.4	Einfluss der Zahl der Wiederholungen	55
4.2.5	Einfluss des Mittelwertes der Grundgesamtheiten	56

4.2.6	Einfluss der Varianz der Grundgesamtheiten	57
4.3	Diskussion	59
4.3.1	Beschreibung des Unterschieds zweier Verteilungen	59
4.3.2	Stichproben aus unbekanntem Grundgesamtheiten	61
5	Material	63
5.1	Züchtungsprogramm mit Fichtenstecklingen	64
5.2	Beschreibung der Pflanzen	65
5.3	Versuchsflächen	66
5.4	Versuchsaufbau	68
5.5	Analysierte Merkmale	70
6	Methoden	73
6.1	Quantitative Merkmale	73
6.1.1	Schätzung von Rängen	74
6.1.2	Varianzanalytische Auswertung	75
6.1.3	Frühselektion	75
6.2	Räumliche Analyse	76
6.2.1	Verteilung der Ausfälle über die Fläche	76
6.2.2	Wachstum und Ausfall der Nachbarn	77
6.2.3	Räumlich Trends im Wachstumsverhalten	78
6.3	Isoenzymanalyse	78
6.3.1	Test der Veränderung genetischer Struktur	81
6.3.2	Selektion	82
6.4	Software	85
7	Ergebnisse	87
7.1	Wachstum im Kamp	87
7.1.1	Vergleich Klone - Sämlinge	87
7.1.2	Zusammenhang zwischen Merkmalen	88
7.2	Räumliche Analyse	91
7.2.1	Verteilung der Ausfälle über die Fläche	91
7.2.2	Wachstum und Ausfall der Nachbarn	91
7.2.3	Räumliche Trends im Wachstumsverhalten	95
7.3	Wachstum auf den Versuchsflächen	99
7.3.1	Vergleich Klone - Sämlinge	100
7.3.2	Vergleich der Versuchsorte	102
7.3.3	Zusammenhang zwischen Merkmalsausprägungen über die Jahre .	105

7.3.4	Genotyp×Umwelt-Interaktion (G×E)	108
7.3.5	Anwendung von Δ	115
7.3.6	Selektion der 20% bestwüchsigen Klone	116
7.4	Isoenzymanalyse	121
7.4.1	Genetische Struktur des Klongemisches	121
7.4.2	Viabilitätsselektion	122
7.4.3	Assoziation zwischen Phänotyp und genetischem Hintergrund . . .	130
8	Diskussion	137
8.1	Diskussion des Materials	137
8.2	Diskussion der Methoden	138
8.3	Diskussion des Wachstums im Kamp	142
8.4	Diskussion der räumlichen Analyse	144
8.4.1	Wachstum und Ausfall der Nachbarn	144
8.4.2	Räumliche Trends im Wachstumsverhalten	146
8.5	Diskussion des Wachstums auf den Versuchsflächen	147
8.5.1	Vergleich Klone - Sämlinge	147
8.5.2	Vergleich der Versuchsorte	148
8.5.3	Zusammenhang zwischen Merkmalsausprägungen über die Jahre .	148
8.5.4	Genotyp×Umwelt-Interaktion	149
8.5.5	Anwendung von Δ	150
8.5.6	Selektion der 20% bestwüchsigen Klone	150
8.6	Diskussion der Isoenzymanalyse	151
8.6.1	Viabilitätsselektion	151
8.6.2	Assoziation zwischen Phänotyp und genetischem Hintergrund . . .	153
8.7	Nachhaltigkeit der Züchtung	153
8.8	Ausblick	154
9	Zusammenfassung	159
10	abstract	163
11	Danksagung	167
	Literaturverzeichnis	169
A	Glossar	179
B	Algorithmus zur Näherung des „wahren“ Wertes von Δ	185

C	Versuchspläne	187
D	Informationen zu den Herkunftsgebieten	195
E	Boniturschemata Austrieb	197
F	Errechnung von Kendall's W	199
G	Laborprotokolle Isoenzymuntersuchung	201
H	Isoenzym-Genotypen der Klone	207

Abbildungsverzeichnis

1.1	Entwicklung der Waldfläche und der Weltbevölkerung	2
2.1	Responsfunktionen und Separabilität der Effekte	10
4.1	Δ und d_0 bei der Verschiebung zweier Normalverteilungen gleicher Varianz	40
4.2	Δ und d_0 bei Veränderung der Varianz zweier Normalverteilungen	42
4.3	Veränderung der Relation von Quellen und Senken durch Verschiebung zweier diskreter Verteilungen	43
4.4	Δ und d_0 bei Verschiebung zweier diskreter ungleichförmiger Verteilun- gen gegeneinander	45
4.5	Schema: Lageverschiebung einer Gamma-Verteilung gegen eine Normal- verteilung	46
4.6	Δ und d_0 bei Verschiebung einer Normalverteilung und einer Gamma Verteilung gegeneinander	47
4.7	Schema: Normalverteilungen gleichen Mittelwertes und unterschiedlicher Varianz	51
4.8	Schema: Normalverteilungen unterschiedlicher Lage und Dispersion	52
4.9	Einfluss der Stichprobengröße auf Schätzung von Δ	54
4.10	Einfluss des Mittelwertes auf kumulative Stichprobenverteilungen von Δ	56
4.11	Einfluss der Varianz auf kumulative Stichprobenverteilungen von Δ	58
5.1	Karte: Versuchsorte, Ursprung des Klonmaterials und Herkunftsgebiete .	67
5.2	Beispiel Versuchsplan „Harsefeld“	70
6.1	Nachbarschaft eines Baumes.	78
7.1	Länge der Vegetationszeit der Klone im Kamp	88
7.2	Vergleich Klone - Sämlinge: Höhenwachstum im Kamp	89
7.3	Beispiel Harsefeld: Verteilung der Ausfälle auf der Versuchsfläche	93
7.4	Beispiel Binnen: Ausfälle und Wachstum auf der Fläche	96

7.5	Beispiel Binnen, mittlerer Teil: Verteilung des Höhenwachstums 1993 entlang der Hauptachsen des Versuchsplanes	97
7.6	Beispiel Binnen, mittlerer Teil: Moran's I	97
7.7	Beispiel Binnen, mittlerer Teil: Modellierte Wachstumsoberfläche	98
7.8	Vergleich Klone - Sämlinge: Einzelstamm Schaftholzvolumen 1993	101
7.9	Versuchsflächenmittel der Wachstumsmerkmale über die Jahre	104
7.10	Vergleich der Versuchsflächen: kumulative Verteilung der Höhen 1993	106
7.11	Vergleich der Versuchsflächen: kumulative Verteilung der Einzelbaum Schaftholzvolumen 1993	106
7.12	Veränderung der Rangierung der Klone über die Jahre	109
7.13	Detail: Rangierung der 5% besten, mittleren und schlechtesten Klone über die Jahre	110
7.14	Responsfunktionen der Klone: Höhe 1993	112
7.15	Responsfunktionen der Umwelten: Höhe 1978	113
7.16	Responsfunktionen der Umwelten: Höhe 1993	113
7.17	Verteilung der mittleren Schaftholzvolumina je Klon im Alter 18	119
7.18	Verteilung der Schaftholzvolumina der Einzelpflanzen im Alter 18	120
7.19	Simulierte Testverteilung der genetischen Abstände zwischen Ausgefallenen und Überlebenden	125
7.20	Veränderung des Heterozygotiegrades durch die Ausfälle	127
7.21	d_0 Testverteilung für Selektion auf Volumen	128
7.22	Beispiel NDH: Veränderung der Allelhäufigkeiten	133
7.23	Beispiel NDH: Vergleich der Genotypen im Höhenwachstum bis zum Alter 18	134
7.24	Beispiel NDH: Vergleich der Genotypen Einzelstamm-Schaftholzvolumen im Alter 18	134
8.1	Komponenten der Züchtung	156
C.1	Versuchsplan Binnen	187
C.2	Versuchsplan Palsterkamp	188
C.3	Versuchsplan Holzminden	189
C.4	Versuchsplan Harsefeld	190
C.5	Versuchsplan Kirchberg	191
C.6	Versuchsplan Göppingen	192

Tabellenverzeichnis

2.1	Elemente der Züchtung	18
4.1	Notwendige Klassen zur Schätzung des „wahren“ Δ in Abhängigkeit der Varianz der Grundgesamtheiten	36
4.2	Notwendige Klassen zur Schätzung des „wahren“ Δ in Abhängigkeit des Ausgangsintervalls	36
4.3	Schätzung von Δ in Abhängigkeit der Mittelwertsunterschiede; Anzahl notwendiger Wiederholungen	39
4.4	Δ und d_0 bei der Verschiebung zweier Gamma-Verteilungen	39
4.5	Δ und d_0 zweier Normalverteilungen unterschiedlicher Varianz	41
4.6	Δ und d_0 bei Verschiebung zweier diskreter Verteilungen	44
4.7	d_0 und Δ -Unterschiede zwischen zwei Normalverteilungen unterschiedlicher Lage und Dispersion	48
5.1	Zuordnung der Klone zu den alten Herkunftsgebieten	66
5.2	Grenzen der vegetationsökologischen Höhenzonierung	66
5.3	Lage der Versuchsflächen	68
5.4	Standortbedingungen der Versuchsflächen	69
5.5	Anzahl der Klone, Wiederholungen und Cohorten je Wiederholung an den Versuchorten	69
5.6	Datengrundlage	71
6.1	Verwendete Enzymgenmarker	80
6.2	Parameter zur Beschreibung von Selektion und ihre Interpretation.	84
7.1	Zusammenhang zwischen Merkmalsausprägungen verschiedener Jahre	90
7.2	Anpassungstest für räumlich zufällige Verteilung der Ausfälle	92
7.3	Zusammenhang zwischen Anteil ausgefallener Nachbarn und Wachstum	94
7.4	Vergleich Klone - Sämlinge	102
7.5	Vergleich Klone - Sämlinge je Versuchsfläche	103

7.6	Versuchsflächenmittel	105
7.7	Vergleich der Versuchsflächen: mittlere Überlebensprozent der Klone . . .	107
7.8	Rangkorrelation der Merkmalsausprägungen über Jahre	107
7.9	Spearman's Rangkorrelationskoeffizient: Klonmittelwerte in Umwelten . .	108
7.10	Kendall's Konkordanz der Rangierung der Klone	111
7.11	Kendall's Konkordanz der Rangierung der Umwelten	112
7.12	Ergebnisse der Varianzanalyse, Modell II für die Höhe 1993	114
7.13	Ergebnisse der Varianzanalyse, Modell II für das Volumen 1993	114
7.14	Unterschiede zwischen Versuchsorten gemessen mit Δ	115
7.15	Unterschiede zwischen Versuchsorten gemessen als Versuchsortmittel . . .	116
7.16	Quantile der simulierten Testverteilungen für jede Umwelt	117
7.17	Anzahl untersuchter Genloci je Enzymsystem	121
7.18	Allelfrequenzen der 9 Enzymsysteme für die 152 Klone	122
7.19	Genotypfrequenzen der 9 Enzymsysteme für die 152 Klone	123
7.20	Genetische Charakterisierung der 152 Klone	124
7.21	Genpool Abstände zwischen Überlebenden und Ausgefallenen 1997 . . .	124
7.22	Verteilung der Anzahl polymorpher Genloci	126
7.23	Veränderung des Heterozygotiegrades durch die Ausfälle	126
7.24	Veränderung der genetischen Struktur durch Selektion	129
7.25	Überlebensraten der einzelnen Genotypen	131
7.26	Beispiel NDH: Überlebensraten an den Versuchsorten	132
7.27	Beispiel NDH: Unterschiede im Wachstum der Genotypen	133
7.28	Beispiel NDH: Test der Wachstumsunterschiede der Genotypen, Höhen- wachstum	135
7.29	Beispiel NDH: Test der Wachstumsunterschiede der Genotypen, Durch- messerwachstum	135
D.1	Zuordnung der Herkunftsgebietsnummern alt - neu	195
D.2	Informationen zu den Herkunftsgebieten	196
E.1	Boniturschema: Austrieb bei Fichte (<i>Picea abies</i>)	197
E.2	Boniturschema Vegetationsabschluss bei Fichte im Verschulbeet	197
G.1	Isoenzymanalyse: Trennsysteme	203
G.2	Isoenzymanalyse: Färbelösungen	204
H.1	Genotypen der Klone; 9 polymorphe Enzymgenloci	207

Kapitel 1

Einleitung

Wald bedeckt etwa 30% der Landfläche der Erde. Betrachtet man die Entwicklung der Waldfläche und der Erdbevölkerung (Abbildung 1.1), so wird klar, dass die Waldfläche insgesamt rasch abnimmt, die Waldfläche pro Kopf sogar noch viel schneller sinkt. Regional treten dabei große Unterschiede auf. Während in den gemäßigten Breiten - so auch in Deutschland - die Waldfläche zunimmt, sinkt sie in der borealen Zone leicht und nimmt in den Tropen dramatisch ab (DIXON ET AL., 1994). In den Entwicklungsländern hat sich die Waldfläche zwischen 1960 und 1990 um 20% verringert (BASTIEN, 2003). Die Waldflächenabnahme hat nicht nur negative Auswirkungen auf Boden, Klima, Artenvielfalt u.a., sondern auch auf die Nutzungsmöglichkeiten von Holz. Holz ist ein nachwachsender Rohstoff und besitzt viele gut nutzbare technische Eigenschaften. Daher scheint eine Substitution manch anderer Ressourcen durch Holz durchaus ökologisch sinnvoll zu sein. Hierdurch ergibt sich ein Konflikt zwischen global abnehmender Ressource Wald und dem Vorteil der Nutzung von Holz gegenüber anderen nicht nachwachsenden endlichen Ressourcen.

Nach dem "Forest Resources Assessment" der Food and Agricultural Organization (FAO) (FAO, 2002) sind etwa 5% der weltweiten Waldfläche Plantagen. Diese 5% erzeugen etwa 35% des globalen Holzaufkommens. Regional auftretendem Holzmangel kann insbesondere durch Verbesserung der Bewirtschaftung bestehender Wälder und durch Steigerung der Erzeugung von Holz auf intensiv bewirtschafteten Plantagen begegnet werden.

Spätestens seit dem Weltgipfel in Rio 1992 ist die Nachhaltigkeit im Umgang mit Ressourcen ein wesentliches gesellschaftliches Ziel. Die zunehmende Vernichtung von Wald bei gleichzeitig weiter ansteigender Weltbevölkerung und damit zunehmendem Bedarf an Ressourcen macht eine Entwicklung und Umsetzung von Strategien des nachhaltigen Umgangs mit der Ressource Wald zu einer dringenden Aufgabe. Grundsätzliche

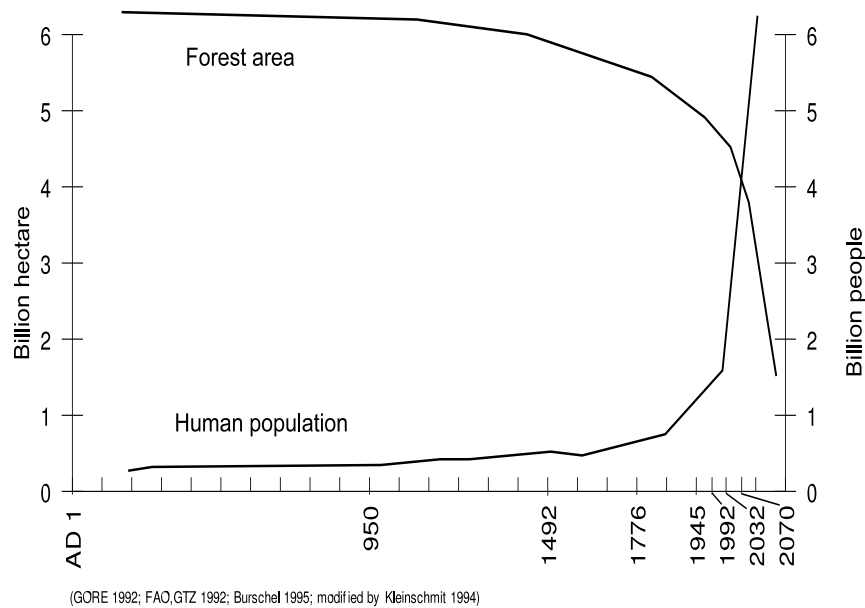


Abbildung 1.1: Entwicklung der Waldfläche und der Weltbevölkerung

Möglichkeiten zum nachhaltigen Umgang mit Ressourcen liegen in der Ersetzung durch andere Ressourcen und der Regeneration der Ressource bei gleichzeitiger Nutzung. Der erste Punkt ist für Holz weder ökologisch machbar noch technisch sinnvoll. Der zweite Ansatz wird durch die gezielte Steuerung von Waldökosystemen (Waldbau) und durch die Etablierung von Plantagen (Produktionspopulationen) unter Schonung natürlicher Systeme angestrebt.

Züchtung findet in beiden Situationen mit jedoch grundlegend unterschiedlichen Methoden statt. Im Waldbau kommt es zu einer Phänotyp abhängigen Förderung bzw. Eliminierung einzelner Individuen und damit zur Steigerung der Produktion; bei der Züchtung für künstliche Verjüngung und Plantagenwirtschaft werden gezielt solche Kollektive selektiert, welche genetisch bedingt das Zielmerkmal besser ausprägen.

Grundlegende Züchtungsziele sind (1.) die Erhöhung oder Anreicherung einer ökonomisch oder ökologisch erwünschten Merkmalsausprägung, (2.) Anpassung, durch Resistenz oder Toleranz, an besondere biotische und abiotische Stressoren, (3.) eine Verbesserung der Anpassungskapazität im Sinne einer Stabilisierung von gestörten Populationen oder aber (4.) die Erhaltung einer genetischen Ressource. Damit diese Ziele nachhaltig erreicht werden können, bedarf es der Erhaltung von Anpassungsfähigkeit, weil Wald ein begrenzt kontrollierbares biologisches System ist, das teilweise sehr wechselnden Umweltbedingungen ausgesetzt ist. Damit ein solches System überleben kann, müssen Voraussetzungen für fortwährende Anpassungsvorgänge gegeben sein. Diese Voraussetzungen werden durch physiologische und genetische Anpassungskapazitäten geschaffen.

Die genetische Anpassungsfähigkeit muss auf zwei Ebenen erhalten werden. Zum einen auf der Ebene des Zielmerkmals und zum anderen im Bereich des genetischen Hintergrundes. Züchtung ist mit einer Auslese und damit mit einer Einschränkung der genetischen Variation verbunden. Die Erhaltung der Anpassungsfähigkeit auf der Ebene des Zielmerkmals ist möglich, wenn nicht auf monomorphe Merkmalsausprägungen hin gezüchtet wird. Die genetische Variation aller übrigen Merkmale soll im Rahmen der Züchtungsauslese aber möglichst nicht eingeschränkt werden. Damit Anpassungsfähigkeit im genetischen Hintergrund erhalten bleiben kann, sollten Assoziationen zwischen dem Zielmerkmal und dem genetischen Hintergrund minimiert werden.

Wenn es gelingt, die Produktion von Holz je Zeiteinheit zu steigern, ohne dabei die zur Produktion notwendigen Ressourcen zu erschöpfen, dann erlaubt dies den Nutzungsdruck zu reduzieren, welcher auf der abnehmenden Waldfläche liegt. Inwieweit durch die Produktionssteigerung andere Ressourcen beeinträchtigt werden, muss im Rahmen der Umweltkontrolle, speziell der Bodenkunde untersucht werden.

Genetik im Kontext der Nachhaltigkeit ist um Strategien zum nachhaltigen Umgang und zum Schutz von genetischen Ressourcen bemüht. Eine nachhaltige Züchtung ist demnach ein Spezialfall solcher Strategien mit den oben genannten allgemeinen Zielen der Züchtung. Damit die Züchtung nachhaltig ist, darf sie

1. die genetische Ressource, aus welcher sie schöpft, nicht beeinträchtigen,
2. muss diese genetische Ressource sich selbst regenerieren und hohe Anpassungsfähigkeit zeigen und schließlich
3. darf die Züchtungsaktivität und die anschließende Produktion keine negativen Effekte auf irgend eine andere Ressource haben.

Im Rahmen der nachhaltigen Züchtung geht es also um die Erreichung eines definierten Züchtungsziels bei gleichzeitiger Sicherung der Anpassungsfähigkeit und der Erhaltung der zur Produktion notwendigen Ressourcen. Im Rahmen der nachhaltigen Züchtung gilt es zu prüfen, ob eine Selektion zur Erreichung des Züchtungsziels unter Wahrung oder Verbesserung der Züchtungspopulation sowie ihrer Ressource möglich ist. Dazu bedarf es einerseits geeigneter Maße zur Beschreibung des Züchtungsfortschrittes. Andererseits muss der durch die Selektion am Zielmerkmal bewirkte mögliche Effekt einer Beeinträchtigung der genetischen Variation aller übrigen Merkmale abgeschätzt werden. Darauf aufbauend sollten Strategien zur Erhaltung von Anpassungskapazitäten entwickelt werden.

Notwendige Voraussetzung für jedes Züchtungsvorhaben ist genetisch kontrollierte Variation in dem Phänotyp des Zielmerkmals. Der Phänotyp eines Organismus ist

durch seinen Genotyp und die über seine Lebensspanne wirkende modifizierende Umwelt bestimmt. Mit Blick auf den Genotyp wird dieser Ursache-Wirkungs-Zusammenhang durch Reaktionsnormen bzw. den verallgemeinernden Begriff "Responsfunktion" beschrieben. Der Vergleich von Responsfunktionen gibt Einblick in die genetische Kontrolle eines Merkmals. Die Analyse von Responsfunktionen stellt damit eine Möglichkeit der Analyse der genetischen Kontrolle einer Phänotyp Ausprägung dar.

Die klassische Züchtung bedient sich zur Abschätzung der genetischen Kontrolle des Zielmerkmals und zur Beschreibung des Züchtungsfortschrittes vielfältiger parametrischer und nicht parametrischer statistischer Modelle. Erstere gehen von teilweise schwer zu überprüfenden Modellannahmen über die Verteilung der Merkmalsausprägungen aus. Die letztgenannten Modelle basieren größtenteils auf Rangverfahren, bei welchen das absolute Ausmaß der Merkmalsdifferenzen nicht berücksichtigt wird. Beides schränkt die Aussagefähigkeit solcher Ansätze im Kontext einer nachhaltigen Züchtung ein.

Die Abschätzung der gegenseitigen Abhängigkeit zwischen verschiedenen Merkmalen erfolgt im Rahmen klassischer Züchtungsstrategien häufig zwischen phänotypischen Merkmalen. So wird z.B. bei der Selektion auf schnelles Dickenwachstum nach solchen Genotypen gesucht, die nicht auch eine geringe Holz-Rohdichte aufweisen. Bei phänotypischen Merkmalsassoziationen ist erst einmal nicht klar, inwieweit sie genetisch bedingt sind. Die Schätzung sowohl der genetischen Kontrolle, der so genannten Heritabilität, als auch der genetischen Assoziationen phänotypischer Merkmale geschieht zumeist wieder über parametrische Modelle. Damit sind die o.g. Probleme verknüpft. Assoziationen zwischen phänotypischen und genetischen Merkmalen werden bei der Suche nach so genannten Quantitative Trait Loci (QTL) analysiert. Dies sind genetische Marker, welche sehr eng mit einem phänotypischen Merkmal kovariieren. Diese Marker sollen dann zur „Marker gestützten Selektion“ von Zielpheotypen eingesetzt werden. Ist die Assoziation solcher QTLs sehr eng, dann eignen sie sich allerdings wieder nicht zur Sicherung der Variation im genetischen Hintergrund.

Der zwangsläufigen Einengung der genetischen Hintergrundvariation wird im Rahmen der klassischen Züchtung durch die Erhaltung einer großen Zahl zu selektierender Genotypen entgegengewirkt. Dies geschieht entweder in Klongemischen oder der Aufteilung in unterschiedliche Züchtungspopulationen. Durch beide Ansätze erhöht sich der notwendige Aufwand im Rahmen der Züchtung. Die Assoziation zwischen Zielmerkmal und genetischem Hintergrund wird allerdings nicht explizit analysiert, sondern nur postuliert.

Somit ergeben sich verschiedene Bereiche, in denen die Ansätze der klassischen Züchtung verbessert werden müssen, um den Anforderungen an eine nachhaltige Züchtung

gerecht zu werden. Zum einen müssen zur Beurteilung des Züchtungsfortschrittes Maße angewandt werden, welche Merkmalsunterschiede modellunabhängig beschreiben. Hierbei sollte besonders die Variation in der Merkmalsausprägung als notwendige Voraussetzung für Anpassungsfähigkeit berücksichtigt werden. Zum anderen muss im Rahmen einer nachhaltigen Züchtung die Assoziation zwischen Zielmerkmal und genetischem Hintergrund explizit in die Beurteilung der Nachhaltigkeit eines Züchtungsfortschrittes integriert werden. Nur so kann sichergestellt werden, dass trotz der notwendigen genetischen Einengung auf der Ebene des Zielmerkmals nicht auch die Anpassungskapazität des gesamten genetischen Systems nachteilig beeinflusst wird.

Ziel dieser Arbeit ist es daher

1. Eigenschaften eines Maßes zu untersuchen, das die Variation quantitativer und qualitativer Merkmalsausprägungen gleichermaßen und modellunabhängig beschreibt, und die Eignung dieses Maßes zur Beurteilung eines Züchtungsfortschrittes zu untersuchen;
2. Methoden zur Beschreibung der Veränderungen von Assoziation zwischen Zielmerkmal und genetischem Hintergrund im Rahmen eines Züchtungsprogrammes zu analysieren.

Damit sollen in der vorliegenden Arbeit zwei ineinandergreifende Themen behandelt werden, um den konzeptionellen Ansatz einer nachhaltiger Züchtung beispielhaft umzusetzen.

Nach einem Überblick über den Stand der Forschung und die sich daraus ergebende Präzisierung der leitenden Fragestellung werden im ersten Teil der Arbeit (Kapitel 4) die Eigenschaften eines Unterschiedsmaßes zur Beschreibung quantitativer und qualitativer Merkmale untersucht. Im zweiten Teil der Arbeit (Kapitel 5 f.) werden beispielhaft Daten einer Fichtenklonprüfung analysiert. Neben Fragen des Selektionserfolges in Bezug auf das Züchtungsmerkmal werden Veränderungen in der Assoziation des Zielmerkmals der Züchtung mit dem genetischem Hintergrund untersucht.

Die Besonderheit der Daten der Fichtenklonprüfung liegt in der Möglichkeit, Reaktionsnormen einzelner Genotypen zu vergleichen. Damit lässt sich das Ausmaß der genetischen Kontrolle phänotypischer Merkmale abschätzen. Darüberhinaus erlaubt dieses Versuchsmaterial Abschätzungen der genetischen Veränderung, sowohl durch Ausfälle im Laufe des Versuches (Viabilitätsselektion), als auch im Rahmen von züchterischer Selektion. So können die Veränderungen der genomischen Assoziation durch natürliche Selektion und durch züchterische Auslese quantifiziert und einander gegenübergestellt

werden. Auf diese Weise ergibt sich eine Referenz zur Beurteilung der Nachhaltigkeit des beispielhaft beschriebenen Züchtungsprogramms.

Kapitel 2

Stand der Forschung

In diesem Kapitel wird zuerst ein Überblick gegeben über die Literatur der Züchtung von Forstpflanzen, speziell der Züchtungsauslese. Dabei wird auf die Voraussetzungen der Züchtung, die mit Responsfunktionen zu erfassenden biologischen Grundlagen, mögliche Züchtungsziele und die Beurteilung und Sicherung des Züchtungsfortschrittes eingegangen. Es folgt eine Beschreibung wie Züchtung im Rahmen der klonalen Forstwirtschaft umgesetzt wird. Anschließend wird ein Überblick über Methoden zur Beschreibung von Selektionsprozessen gegeben. Ergebnisse aus Untersuchungen mit genetischen Markern werden dargestellt. Im Anschluss an die Darstellung des aktuellen Standes der Forschung findet eine kritische Würdigung der existierenden Methoden und Ergebnisse statt.

2.1 Züchtung

Die Züchtung zielt auf die Auslese von genetischen Kollektiven, welche in ihrem Phänotyp¹ ein Zielmerkmal besser ausprägen als das Ausgangsmaterial. Eine kurze aktuelle Einführung in Forstpflanzenzüchtung findet sich bei **ERIKSSON und EKBERG (2001, S. 99ff)**. Nach **ROHMEDER und SCHÖNBACH (1959)** ist Forstpflanzenzüchtung:

„die Tätigkeit des Menschen, Waldbäume und -sträucher in ihren Erbanlagen so zu beeinflussen und zu verbessern, dass sie den wirtschaftlichen Zielsetzungen und Bedürfnissen des Menschen bestens entsprechen.“

Forstpflanzenzüchtung zielt also auf die Auslese von Kollektiven von Forstpflanzen, die anschließend zur wirtschaftlichen Nutzung - meist Holzproduktion - bestimmt sind. Die

¹Phänotyp: das Erscheinungsbild; Genotyp: in der DNS gespeicherte Erbinformation; Für eine detaillierte Einführung in den Zusammenhang zwischen Genotyp, Umwelt und Phänotyp siehe Abschnitt **2.1.2**, Seite **8 ff**.

wirtschaftliche Nutzung geschieht dabei in Deutschland ganz überwiegend im Rahmen einer geregelten naturnahen Forstwirtschaft. Die ausgewählten Forstpflanzen werden sowohl zur Holzproduktion als auch oft zur Erzeugung der nächsten Waldgeneration genutzt. Nach [NAMKOONG \(1981, Seite 3\)](#) besteht

„das Ziel von Gen - Management oft nicht nur in der Fixierung des besten verfügbaren Genotyps, sondern in der Nutzung der genetischen Rekombination, um mehr geeignete Variation zu erzeugen. . . . Um die genetische Ressourcen von Baumpopulationen gründlich zu verstehen und zu nutzen, benötigen wir daher anspruchsvollere Konzepte von Züchtung, als einfach den besten auszulesen und zu fixieren.“ (Übersetzung des Autors).

2.1.1 Voraussetzungen für Züchtung

Die Züchtung - und folglich auch die Beeinflussung der Erbanlagen - kann immer nur am Phänotyp ansetzen, sofern nicht der DNS-Abschnitt bekannt ist, der ein bestimmtes Merkmal kodiert. Notwendige Voraussetzung für einen Züchtungserfolg ist daher die, zumindest teilweise, genetische Kontrolle des Phänotyps auf den die Züchtung abzielt. Darüber hinaus muss in dem Ausgangsmaterial Variation der genetischen Information, sogenannte „genetische Variation“, vorhanden sein, die für die Variation der Merkmalsausprägung ursächlich mit verantwortlich ist.

Die Züchtung bedient sich der Methoden der quantitativen Genetik², um das Ausmaß der genetischen Kontrolle über die Merkmale zu untersuchen.

2.1.2 Responsfunktionen

Der Phänotyp eines Organismus ist durch seinen Genotyp und die über seine Lebensspanne wirkende modifizierende Umwelt (das sind alle biotischen und abiotischen Faktoren, welche die Merkmalsausbildung beeinflussen, aber nicht den Genotyp selbst darstellen) bestimmt. Mit Blick auf den Genotyp wird dieser Ursache-Wirkungs-Zusammenhang seit [WOLTERECK \(1909\)](#) durch Reaktionsnormen beschrieben. In der englischsprachigen Literatur wird hierfür häufiger der verallgemeinernde Begriff der „Responsfunktion“ (response function) verwendet ([KNIGHT, 1970, 1973](#); [LEWONTIN, 1974](#), [SUZUKI ET AL., 1981](#), S. 15ff und 821ff).

Respons bezieht sich auf die Ausprägung eines Phänotyps unter einer speziellen Umweltbedingung. Die Responsfunktion besagt, dass es für einen Genotyp und die auf ihn

²Genetik, welche sich mit den Besonderheiten der Vererbung quantitativer Merkmale beschäftigt ([BECKER, 1993](#))

wirkende modifizierende Umwelt genau einen Phänotyp geben wird. Die biotischen Umweltbedingungen umfassen dabei auch die spezielle Lebensentwicklung von der Zygote bis zum Zeitpunkt der Betrachtung.

Formalisiert handelt es sich also um eine Menge von phänotypischen Beobachtungen auf einer Menge von G von Genotypen in einer Menge E von Umwelten (GREGORIUS und NAMKOONG, 1986). Wir nehmen daher eine phänotypische Responsfunktion ϕ an, welche für jedes Paar (g, e) von einem Genotyp g (aus G) und einer Umwelt e (aus E) den Phänotyp $\phi(g, e)$ beschreibt. Die Reaktionsnorm (bzw. Responsfunktion) ist also eine Abbildung ϕ , welche für jeden Genotyp in jeder Umwelt den phänotypischen Respons beschreibt und Werte aus der Menge F annimmt.

$$\phi : G \times E \rightarrow F$$

Die Reaktionsnorm als allgemeine Beziehung zwischen Genotyp und Umwelt ist ein theoretisches Konstrukt, welches in seiner Gänze nie zu beobachten sein wird, da für einen Genotyp nie alle möglichen Umweltbedingungen realisiert sein werden. Es besteht jedoch die Möglichkeit, wenigstens für einige Umwelten die Reaktionsnorm von Genotypen näher zu untersuchen. Die Kenntnis der Reaktionsnorm ist notwendige Voraussetzung sowohl zur zielgerichteten Selektion von Material, als auch für die gezielte Beeinflussung der Umwelt zur Produktionssicherung und -steigerung.

Genotyp×Umwelt-Interaktion

Der Begriff der Genotyp×Umwelt-Interaktion ($G \times E$) wird in der Literatur vielfältig gebraucht (z.B. KANG und GAUCH, 1996; GREGORIUS und NAMKOONG, 1987). Meist wird modellabhängig von Interaktion gesprochen, wenn bei realen Beobachtungen von Reaktionsnormen signifikante Abweichungen von einem - meist additiv linearen - Modell der Verknüpfung von Genotyp- und Umwelteffekten auftreten (SKRØPPA, 1984). Im Sinne der gebräuchlichen additiv linearen Modellansätze kann $G \times E$ als unterschiedlicher phänotypischer Respons verschiedener Genotypen auf Veränderungen der modifizierenden Umwelt definiert werden. Innerhalb dieser Art der Interaktion werden zwei Typen von $G \times E$ unterschieden (siehe auch Abbildung 2.1): (1.) Interaktionen, die keinen Rangwechsel umfassen und (2.) Interaktionen, die einen Rangwechsel beinhalten. Die erste Art der Interaktion ist nach Meinung von HILL ET AL. (1998) für Züchter weniger entscheidend, da Züchter an der relativen Leistungsfähigkeit ihrer Versuchsglieder interessiert seien.

GREGORIUS und NAMKOONG (1986, 1987) beschreiben einen modellunabhängigen und damit allgemein gültigen Ansatz der Interaktion, welcher auf der Separabilität

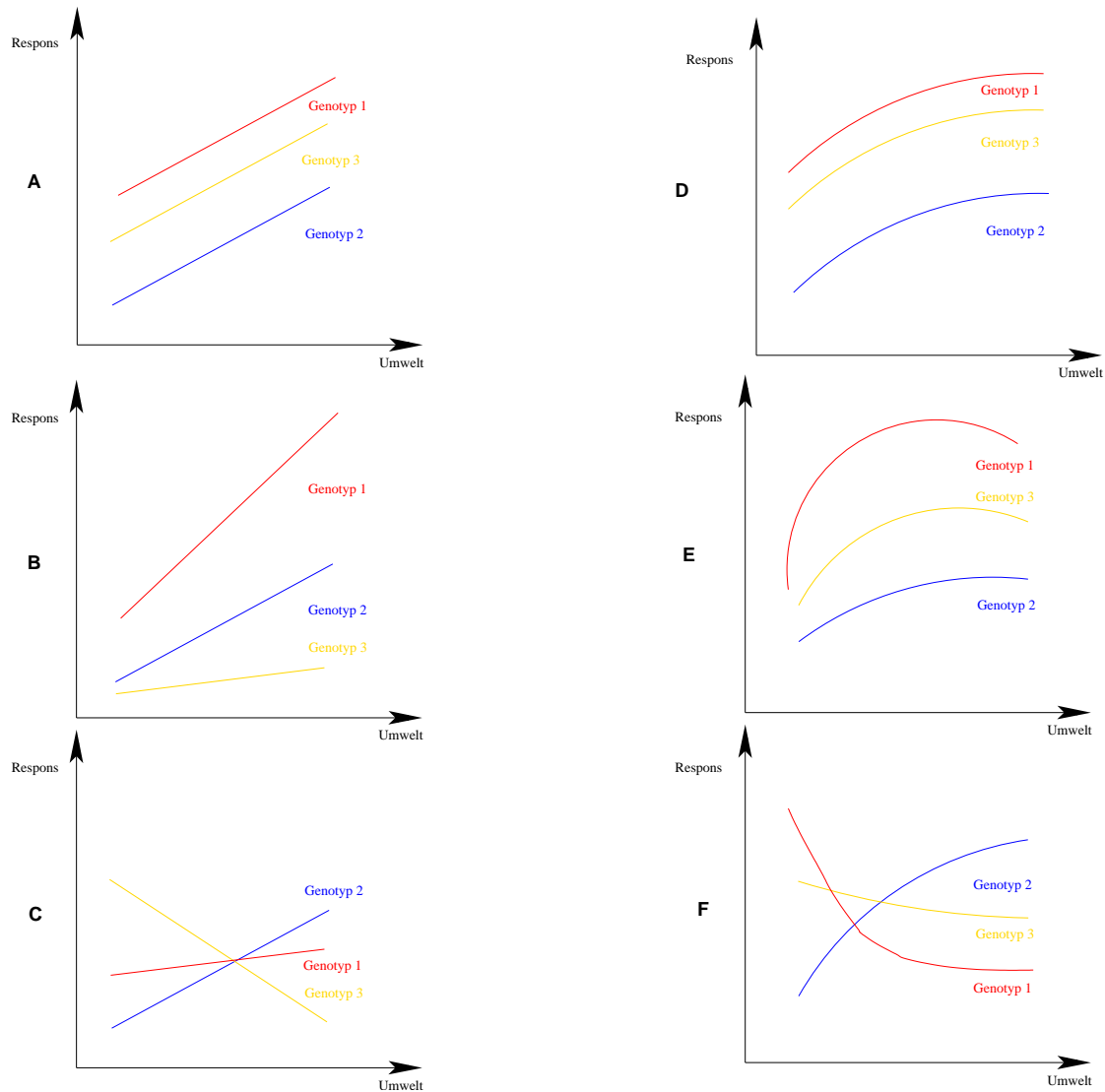


Abbildung 2.1: Responsfunktionen dreier Genotypen. *A* Separabilität der genetischen von dem Umwelteffekten und keine Interaktion i.S. eines additiv linearen Modells; *B*, *D* und *E* Separabilität der genetischen von dem Umwelteffekten und Interaktion i.S. eines additiv linearen Modells ohne Rangwechsel; *C* und *F* Inseparabilität der genetischen und der Umwelteffekte bzw. Interaktion i.S. eines additiv linearen Modells mit Rangwechsel. Die linke Seite (*A*, *B* und *C*) zeigt Beispiele für linearen Respons, die rechte Seite (*D*, *E* und *F*) Beispiele für nicht linearen Respons.

der Genotyp- und Umwelteffekte basiert. Separabilität der Effekte ist gegeben, wenn die Genotyp- und Umwelteffekte voneinander unabhängig zur Bildung des Phänotyps beitragen. Das heißt, dass der Beitrag eines Genotyps zur Bildung eines Phänotyps nicht von der Umwelt abhängt und umgekehrt der Beitrag einer Umwelt zur Bildung des Phänotyps nicht von dem jeweiligen Genotyp abhängt. Liegt keine beidseitige Unabhängigkeit der Effekte vor, dann spricht man nach dem Konzept der Separabilität von Interaktion. Interaktion kann damit auch schon vorliegen, wenn Separabilität zwar in der einen Richtung, nicht aber in der anderen Richtung gegeben ist. Beim Vorliegen von Interaktion sind die beiden Effekte nicht definierbar. Damit ist dann auch die unabhängige Interpretation der Genotypeneffekte und der Umwelteffekte im Sinne von unabhängig wirkenden Ursachen nicht gerechtfertigt (GREGORIUS und NAMKOONG, 1987, S. 63).

Mit der Einführung des Begriffes der Separabilität von Responsfunktionen wird ein Kriterium gegeben, das es ermöglicht, Responsfunktionen einer unmittelbar interpretativen und quantifizierenden Analyse zu unterwerfen. Separabilität der Responsfunktionen ist dabei eine umfassendere Eigenschaft als die Abwesenheit von Genotyp \times Umwelt-Interaktion im Sinne einer Additivität der Effekte, wie sie im Bereich der Varianzanalyse benutzt wird. Separabilität baut auf dem Konzept der Responsfunktionen auf und stellt selbst ein Konzept dar. Genotyp \times Umwelt-Interaktion im Sinne der Varianzanalyse (ANOVA, analysis of variance) ist dagegen eine Modelleigenschaft. Ein signifikanter Interaktionsterm bei einer Varianzanalyse kann daher im Sinne einer Abweichung von der Additivität der Effekte und damit im Sinne eines „ungeeigneten“ Modellansatzes interpretiert werden.

Bei Betrachtungen von G \times E müssen folgend drei Komponenten gegeben sein:

- mindestens zwei Genotypen,
- mindestens zwei unterschiedliche Umwelten und
- ein phänotypisches Merkmal

Damit die Genotypen in ihrer Reaktion auf die unterschiedlichen modifizierenden Umwelten vergleichbar sind, müssen sie sich in dem gleichen ontogenetischen Stadium befinden. Bei der Betrachtung des Responses geht man daher im Idealfall von Ramets eines Klons aus, welche den unterschiedlichen modifizierenden Umweltbedingungen ausgesetzt sind. Erst der Vergleich des Responses verschiedener Genotypen in zwei oder mehr Umwelten erlaubt Aussagen über das Vorliegen von G \times E.

Damit man den Unterschied im Respons der Genotypen als Reaktion auf Veränderungen in der Umwelten quantifizieren kann, muss es sich bei dem betrachteten Merkmal

(dem Phänotyp) um ein metrisches Merkmal handeln.

Charakterisierung der Umwelten Die Charakterisierung der Umwelten erfolgt in den meisten Untersuchungen entweder an Hand einzelner Umweltvariablen (z.B. ROBERDS ET AL., 1990; NISSILÄ, 1996) oder aber an Hand des Umweltmittels aller Versuchsglieder (z.B. HILL ET AL., 1998, S. 157f.). Ein alternativer Ansatz geht von der Verwendung von Referenzgenotypen aus, welche durch ihren Respons die Umweltqualität definieren (GALLO ET AL., 1995).

Wie oben erwähnt, umfasst die Umwelt, sowohl biotische, wie auch abiotische Komponenten. Will man eine Umwelt beschreiben, in der ein bestimmter Genotyp einen Phänotyp ausgeprägt hat, so ist es unmöglich die Umwelt in ihrer Komplexität direkt zu erfassen. Es ist also unmöglich, alle einzelnen Faktoren (wie z.B. Photoperiode, Temperatur, Fraßdruck von Schadinsekten) erschöpfend aufzuzählen, die einen Einfluss auf das in Frage stehende Merkmal haben. Im Rahmen von Versuchsanstellungen werden daher verschiedene Ansätze zur Beschreibung der Umwelten verfolgt:

1. Die Reaktion eines Referenzkollektives, d.h. sein Phänotyp in der Umwelt, charakterisiert die Umwelt, oder
2. die Beschreibung der Umwelt an Hand einzelner Parameter.

Zur ersten Kategorie gehören die Fälle, wo die Mittelwerte der Merkmalsausprägungen über alle Versuchsglieder an einem Versuchsort zur Charakterisierung des Versuchsortes herangezogen werden. Daneben gehört zu dieser Kategorie die Verwendung eines bestimmten Referenzkollektives, das mit seiner Phänotypausprägung als Charakteristikum für die Umwelt dient. Ein solches Referenzkollektiv kann sein: ein einzelner Genotyp aus dem Kollektiv des Versuchsmaterials, ein Standard, der in verschiedenen Versuchen eingesetzt wird, oder Material, welches von dem betreffenden Versuchsort stammt.

Bei der Charakterisierung von Umwelten über einzelne Parameter entsprechend der zweiten Kategorie ergibt sich das Problem, welchen der unzähligen Parameter man heranziehen soll. Je nachdem welches Merkmal betrachtet wird, beeinflusst nicht nur ein sondern es beeinflussen viele Parameter die Merkmalsausprägung. Üblich ist die Berücksichtigung von Boden- und Klimavariablen. Neben der Modellierung des Einflusses der modifizierenden Umwelt auf die Merkmalsausprägung, sollte dann auch der Prozess der Anpassung an herrschende adaptive Anforderungen im Rahmen züchterischer Eingriffe mit in die Betrachtung einbezogen werden (siehe hierzu auch GREGORIUS und KLEINSCHMIT, 2001).

Die Wahl von einzelnen Umweltparametern scheint zur Beschreibung der Umwelt auf den ersten Blick naheliegend, um Prognosen für neue aber in den Parametern vergleichbare Umwelten abgeben zu können. Dennoch muss festgestellt werden, dass die Beschreibung über das Verhalten von Referenzkollektiven umfassender ist, weil sich in ihren Responses alle Umwelteinflüsse widerspiegeln.

Charakterisierung der Genotypen Ziel von Feldversuchen ist der Vergleich des Wuchsverhaltens verschiedener Versuchseinheiten unter kontrollierten Umweltbedingungen, um so den Einfluss der Umwelten und der Genotypen auf die Merkmalsausprägung untersuchen zu können. Die Wiederholung eines Versuches in mehreren Umwelten mit genetisch definierten Versuchseinheiten (wie z.B. Klonen) erlaubt die Untersuchung von Reaktionsnormen. Die Effekte verschiedener modifizierender Umwelten können gezielt zwischen genetisch definierten Versuchseinheiten verglichen werden. Dadurch wird letztendlich auch die genetische Kontrolle eines Merkmals untersucht.

Zur Schätzung von Reaktionsnormen benötigt man Kopien der das Zielmerkmal kontrollierenden Genotypen in verschiedenen Umwelten. Die vegetative Vermehrung von Genotypen dient u.a. diesem Ziel. Eine weitere Möglichkeit zur Schätzung von Reaktionsnormen liegt im Vergleich von nahe verwandten Individuen über verschiedene Umwelten hinweg. Indirekt können Reaktionsnormen durch die Anwendung von genetischen Markern geschätzt werden, welche funktionell oder strukturell mit dem Zielmerkmal assoziiert sind.

Verknüpfung der Genotypeneffekte und der Umwelteffekte Neben der Charakterisierung der Genotyp- und der Umwelteffekte und ihrer damit zusammenhängenden relativen Anordnung zueinander hat die Art der Verknüpfung von Genotyp- und Umwelteffekten einen wesentlichen Einfluss auf die Form der Responsfunktionen. Die Form der Responsfunktionen und ihre relative Lage zueinander wiederum beschreibt das Ausmaß genetischer Kontrolle eines Merkmals.

Damit eine bestimmte Form der Verknüpfung von Genotyp- und Umwelteffekten sinnvoll definiert werden kann, müssen die Effekte separabel sein. Aufbauend darauf kann nach einer geeigneten Verknüpfung der Effekte gesucht werden, welche zur beobachteten Responsfunktion führt. Abweichend von dieser Vorstellung gehen die klassischen Züchtungstheorien von der - größtenteils ungeprüften - Annahme linearer Wirkung von genetischen und Umwelteffekten auf Responsfunktionen aus (siehe z.B. Hinweis in der Einleitung von [GREGORIUS und NAMKOONG, 1987](#)). Neben additiven Verknüpfungen sind allerdings weitere Verknüpfungen wie z.B. „multiplikative“ oder „exponentielle“ denkbar ([GREGORIUS und NAMKOONG, 1987](#)).

Statistische Verfahren zur Beschreibung von Responsfunktionen

Daten zur Beschreibung von Responsfunktionen resultieren im Allgemeinen aus systematisch angelegten Feldversuchen. Genetisch definierte Einheiten werden dabei mehreren Versuchsumwelten ausgesetzt. Die Reaktion in den Umwelten wird aufgezeichnet und zwischen den Kollektiven verglichen. Einen Überblick über die aktuellen Verfahren zur Beschreibung von Genotyp×Umwelt-Interaktion liefern u.a. die Arbeiten von [NAMKOONG und ADES \(1995\)](#); [KANG und GAUCH \(1996\)](#); [SKRØPPA \(1984\)](#); [ERIKSSON und EKBERG \(2001\)](#). Zwei Gruppen von Verfahren können unterschieden werden.

Zur ersten Gruppe gehören Verfahren, welche die Variation von Phänotypen auf der Basis von Ähnlichkeitsparametern beschreiben. Hierzu gehören die Stabilitätsparameter (z.B. [HÜHN, 1979](#)), welche Rangveränderungen von Genotypen auf Grund ihrer Merkmalsausprägungen in verschiedenen Umwelten beschreiben. Rang-Stabilitätsparameter haben den Vorteil, dass sie nicht auf Modellannahmen über den Modus der Wechselwirkungen zwischen verschiedenen Effekten auf die Merkmalsausprägungen basieren. Der Nachteil der Stabilitätsparameter liegt darin, dass sie als Maß der Homöostasis nur Rangveränderungen, nicht aber relativ unterschiedliche Merkmalsausprägungen zweier Genotypen in verschiedenen Umwelten beschreiben. Es kann also durchaus sein, dass im Bereich der betrachteten Umwelten zwar keine Rangveränderung der Phänotypen zweier Genotypen auftreten, dass aber dennoch eine Abweichung von der Linearität der Genotyp- und Umwelteffekte vorliegt.

Zur ersten Gruppe gehören außerdem verschiedene Verfahren der Clusteranalyse, die Genotypen je nach Ähnlichkeit ihrer Phänotypausprägungen zu Gruppen ordnen. Die Clustermethoden unterscheiden sich in den verwendeten Maßen für Ähnlichkeit und den Algorithmen zur Clusterung der Daten ([ABOU-EL-FITTOUH ET AL., 1969](#); [BYTH ET AL., 1976](#); [CORSTEN und DENIS, 1990](#); [LIN und BUTLER, 1990](#)). Auch diese Clusterverfahren machen keine Aussagen über die Form der Responsfunktionen und die Verknüpfung der den Merkmalsausprägungen zugrunde liegenden Effekte.

Die zweite Gruppe von Verfahren zur Beschreibung von Responsfunktionen ist zum einen durch Modelle gekennzeichnet, welche das Zusammenwirken von Genotyp- und Umwelteffekten auf der Grundlage linearer oder in Linearität transformierbarer Ansätze beschreiben. Den am weitesten verbreiteten Ansatz bildet die Varianzanalyse mit einer Regression auf Genotyp-Mittelwerte innerhalb der Umwelten ([YATES und COCHRAN, 1938](#); [FINLAY und WILKINSON, 1963](#); [PERKINS und JINKS, 1968](#)) oder andere daraus abgeleitete Verfahren, wie z.B. das Modell additiver Haupteffekte mit multiplikativem Interaktionsterm (AMMI) (siehe z.B. [GAUCH, 1992](#)), die faktorielle Regression ([DENIS, 1988, 1991](#)) oder faktorielle Regression mit reduzierten Rängen ([WOOD, 1976](#); [DENIS,](#)

1991; VAN EEUWIJK, 1992, 1995), welche von der additiven oder multiplikativen Verknüpfung der Effekte ausgehen (zusammengefasst in NAMKOONG und ADES, 1995 und VAN EEUWIJK, 1996). Die Ökovalenz von WRICKE (1965) zerlegt den Interaktionsterm eines linearen Modells und berechnet den Beitrag der einzelnen Versuchsglieder zu der Gesamtinteraktion.

Zur zweiten Gruppe der erklärenden Verfahren gehört zum anderen das Konzept der Analyse von Responsfunktionen (ARF). Als Kriterium der Erkennbarkeit von Genotyp- und Umwelteffekten dient deren Separabilität (GREGORIUS und NAMKOONG, 1986, 1987). Die Effekte sind dann separabel, wenn ihre Beiträge zum Phänotyp unabhängig voneinander definierbar sind. Sind Responsfunktionen separabel, so kann im nächsten Schritt versucht werden, einen Operator zu finden, welcher es erlaubt, Genotyp- und Umwelteffekte zu schätzen und ihnen eine klare Bedeutung in Bezug auf normalerweise nicht lineare Reaktionsnormen zu geben (GREGORIUS und NAMKOONG, 1986), d.h. es kann versucht werden die Responsfunktion zu modellieren (siehe dazu Abschnitt 2.1.2, Seite 15). Erste Ansätze zur Analyse von Responsfunktionen auf systemtheoretischer Grundlage sind in den Arbeiten von GREGORIUS (1977); GREGORIUS und NAMKOONG (1986, 1987) zu finden.

Die Analyse von Responsfunktionen stellt im Gegensatz zur Varianzanalyse und den aus ihr abgeleiteten Verfahren ein eher axiomatisch ausgerichtetes Konzept der Ursache-Wirkungsanalyse dar, das insbesondere keiner methodisch oder mathematisch-technisch bedingten Voraussetzungen über den Wirkungsmodus der verschiedenen Ursachen bedarf. Es ermöglicht damit eine sehr breit angelegte Analyse potentieller Ursachen (hier: Genotyp und Umwelt), die einer Beobachtung (hier: phänotypische Merkmalsausprägung) zugrunde liegen können. Die Auffassung der Ursachenvariablen „Genotyp“ und „Umwelt“ als Eingaben eines Systems, dessen Ausgaben in den beobachtbaren Merkmalsausprägungen biologischer Organismen bestehen (GREGORIUS, 1993), erlaubt folglich Fragestellungen der quantitativen Genetik auf systemanalytischer Grundlage zu behandeln (GREGORIUS und KLEINSCHMIT, 1999, 2001).

Bedeutung von Reaktionsnormen für Anpassung

Bei biologischen Systemen handelt es sich um adaptive Systeme. Diese sind dadurch gekennzeichnet, dass sich das Systemverhalten (hier Phänotypausprägung) über Rückkopplungsmechanismen an die Umwelтанforderungen anpasst.

Funktionen der Umwelt Betrachtet man die Bedeutung der Umwelt im Zusammenhang mit Responsfunktionen, so sind grundsätzlich zwei Funktionen zu unterscheiden:

modifizierend und adaptiv (CAVALLI-SFORZA, 1974; MORAN, 1992; GREGORIUS, 1994; GREGORIUS und KLEINSCHMIT, 1999). Die modifizierende Umweltbedingung bringt im Zusammenspiel mit dem Genotyp den Phänotyp hervor. Sie bestimmt damit die Reaktionsnorm. Darüber, ob die Reaktionsnorm angepasst ist, entscheidet die adaptive Umwelt (GREGORIUS und KLEINSCHMIT, 2001). Durch unterschiedliche adaptive Bewertungen verschiedener Reaktionsnormen (Genotypen) kann es in einer Population langfristig zu Veränderungen der genetischen Struktur kommen.

Die beiden Aspekte der Umweltwirkung müssen nicht unbedingt durch denselben Umweltfaktor bewirkt werden. Damit allerdings eine Anpassung an die jeweilig adaptive Umwelt möglich ist und damit die Systemidentität aufrecht erhalten werden kann, müssen beide Umwelten miteinander assoziiert sein. Sollte dies nicht der Fall sein, so kann ein zweites Merkmal (siehe auch GREGORIUS und KLEINSCHMIT, 1999, S. 196) angenommen werden, welches die adaptive Bewertung der Umwelt verändert, also eine Assoziation zwischen modifizierender und „neuer“ adaptiver Umwelt herstellt. Dieses Merkmal dient der Identitätserhaltung des ersten Merkmals. Mit der Identität des genetischen Systems ist hier die Expression der genetischen Information in einer Weise gemeint, die Anpassung an herrschende Selektionsbedingungen erlaubt.

Die Literatur zur evolutionären Entstehung unterschiedlicher Formen von Reaktionsnormen und speziell zur Bedeutung von phänotypischer Plastizität ist vielfältig, wobei besonders die Frage, ob Plastizität ein eigenständiges Merkmal ist, kontrovers diskutiert wird (als Review siehe VIA ET AL., 1995).

Der Aspekt der Variation von Responsfunktionen über ontogenetische Stadien führt zu einer dritten Dimension von Responsfunktionen. Durch das Verhältnis von Variation von Responsfunktionen einzelner Genotypen über die Zeit und der Variation zwischen Genotypen wird das Verhältnis von physiologischem zu genetischem Anpassungspotenzial von Populationen beschrieben.

Die Population als Kollektiv von Individuen hat zwei Möglichkeiten adaptiven Anforderungen zu entsprechen, zum einen durch die physiologische Flexibilität und zum anderen durch die genetische Flexibilität. Ein großes Ausmaß physiologischen Anpassungspotenzials ermöglicht die Reaktion auf sich verändernde adaptive Umwelten, lange bevor es zu einer Veränderung der genetischen Struktur des Systems kommen muss. Entscheidend für derartige Betrachtungen ist die Unterscheidung zwischen den Begriffen Plastizität und Flexibilität in Bezug auf modifizierende bzw. adaptive Umweltbedingungen (GREGORIUS und KLEINSCHMIT, 1999). Plastizität beschreibt die Reaktion auf sich verändernde modifizierende Umweltbedingungen. Flexibilität meint die Fähigkeit unterschiedlichen adaptiven Anforderungen gerecht zu werden. Physiologische Anpas-

sungsreaktionen (physiologische Flexibilität) können den adaptiven Anforderungen gerecht werden, ohne dass dazu eine Veränderung der genetischen Struktur der Population (genetische Flexibilität) notwendig ist. Im Sinne der Erreichung eines Wirtschaftszieles kann also physiologische Plastizität so genutzt werden, dass der Nutzer die modifizierenden Umweltbedingungen beeinflusst und so, bei gleich bleibendem Wirtschaftsziel (adaptiver Anforderung), die gewünschte Phänotypausprägung erreicht, ohne in die genetische Konstitution seiner Züchtungspopulation eingreifen zu müssen. Physiologische Plastizität ist hier also eine Voraussetzung für physiologische Flexibilität. Der Züchter muss dabei die modifizierenden Umweltbedingungen aktiv beeinflussen. Dies geschieht im Waldbau.

Züchtung kann in diesem Sinne dann aber auch als Umweltentlastung verstanden werden, wenn durch Veränderung des genetischen Systems weniger in die Umwelt der Population eingegriffen werden muss (z.B. durch Düngung), um ein bestimmtes Wirtschaftsziel zu ermöglichen. Das Wirtschaftsziel kann in diesem Beispiel durch die Auswahl bestimmter Genotypen erreicht werden, welche eine effizientere Ausnutzung des vorhandenen Nährstoffangebotes aufweisen. Hierbei wird die Annahme gemacht, dass durch den Eingriff in das genetische System die Rückkopplungsmechanismen der Selbstregulation nicht negativ beeinflusst werden. Sollten sich z.B. in der Folgegeneration die adaptiven Anforderungen ändern, so kann es sein, dass die genetische Variation künstlich wieder aufgefüllt werden müsste, um genau diesen neuen adaptiven Anforderungen entsprechen zu können.

Aus den bisherigen Ausführungen ergibt sich, dass die Betrachtung von Responsfunktionen im Rahmen einer nachhaltigen Züchtung wichtig ist (1.) für die Beurteilung der genetischen Kontrolle des Züchtungszielmerkmals, (2.) für die Beurteilung von genetisch bedingter Variation des Züchtungszielmerkmals, (3.) für die Entscheidung, welche genetischen Kollektive im Rahmen der Züchtung auszulesen sind und schließlich (4.) für die Sicherung der Anpassungsfähigkeit auf der Ebene des Zielmerkmals im Rahmen der Selektionsentscheidung.

2.1.3 Züchtungsziele

Ziel der Züchtung ist eine Verbesserung des Zielmerkmals. Im Rahmen der Züchtungsauslese wird dieses Ziel dadurch verfolgt, dass dem Züchtungsziel entsprechende Phänotypen ausgelesen werden. Die notwendigen Voraussetzungen für diesen Ansatz wurden in den vorangegangenen Abschnitten beschrieben.

Wenn die Züchtungsauslese erfolgreich war, geht es im weiteren Verlauf darum, diesen Züchtungsfortschritt zu sichern. Für diese Sicherung ist die Existenz von Anpas-

Tabelle 2.1: Elemente der Züchtung

Basispopulation	genetische Ressource, welche dauerhaft die genetische Information für die Züchtungsaktivität bereitstellt
Zielmerkmal	ein zumindest teilweise genetisch kontrolliertes Merkmal, welches als Ergebniss von Züchtungsarbeit - hier Züchtungsauslese - in der Produktionspopulation eine andere Ausprägung zeigt, als in der Basis Population
genetischer Hintergrund	alle genetische Information, welche nicht direkt das Zielmerkmal codiert, die aber zu einem mehr oder weniger großen Grad mit dem Zielmerkmal assoziiert sein kann
Züchtungspopulation	genetische Ressource, welche züchterisch bearbeitet wird und zur nächsten Generation beiträgt
Produktionspopulation	genetische Ressource, welche als Ergebniss der züchterischen Arbeit das Zielmerkmal ausprägen soll

sungsfähigkeit an variable Umweltbedingungen wichtig. Damit das Züchtungsprodukt genügend Anpassungsfähigkeit für nicht vorhersagbare Umweltvariation bereithält und Züchtungseingriffe nicht nur einmalig vorgenommen werden können, sondern auch langfristig möglich sind, ist es wichtig, sowohl im Züchtungsprodukt Variation zu erhalten, als auch die vorhandene genetische Variation für weitere Züchtungsaktivitäten zukünftig verfügbar zu haben.

Gleichzeitig ist aber die Veränderung/Einengung der genetischen Variation im Rahmen gerichtete Auslese gerade die Voraussetzung und die Folge einer Auslesezüchtung zur Erreichung des Züchtungszieles. Hier ergibt sich ein Zielkonflikt zwischen der gerichteten Veränderung und der notwendigen Erhaltung der genetischen Variation.

Im Rahmen der Umsetzung der Züchtungsergebnisse in die Praxis, wird daher gerade im Hinblick auf notwendige Anpassungspotentiale einerseits und zu erreichende Selektionsfortschritte andererseits die notwendige Zahl von unterschiedlichen Genotypen in einem Klongemisch diskutiert ([HATTEMER ET AL., 1982](#); [GREGORIUS, 1983](#); [HÜHN, 1987](#); [BISHIR und ROBERDS, 1999](#)). Damit genügend genetische Hintergrundvariation erhalten bleiben kann, darf die Züchtungspopulation nicht zu klein sein ([STERN, 1972](#); [WELLENDORF, 1979](#)) (eine Erklärung wichtiger Begriffe der Züchtung findet sich in [Tabelle 2.1](#)).

Von verschiedenen Wissenschaftlern werden Strategien vorgeschlagen, um mit Hilfe von getrennt gehaltenen Züchtungspopulationen, die jeweils die Erhaltung bestimmter genetischer Varianten erlauben (siehe zum Beispiel die “multiple population breeding

strategy”; NAMKOONG ET AL., 1980), insgesamt eine sehr breite genetische Variation zu erhalten und dennoch deutliche Ertragssteigerungen zu erreichen. Solch ein Konzept wird z.B. in der Fichten-Züchtung in Schweden angewandt (KARLSSON und STÅHL, 2003).

2.1.4 Beurteilung des Züchtungsfortschrittes

Die Beurteilung des Züchtungsfortschrittes bedarf einer Referenz. Als Referenz kommt entweder das Kollektiv in Frage, aus dem heraus selektiert wird, oder aber ein unabhängiges anderes Kollektiv, welches sich durch besondere Eigenschaften auszeichnet. Im Rahmen der Züchtungsprogramme mit Fichtenstecklingen wurden als Referenz häufig Sämlinge einer Herkunft eingesetzt, welche sich durch für die in Frage stehenden Versuchsumwelten als besonders vital und wüchsig erwiesen hatten (FRAMPTON und FOSTER, 1993, S. 113). Die Referenz stellt sich damit als die Alternative dar, welche man zur künstlichen Bestandesbegründung wählen würde, wenn durch das Züchtungsprogramm nicht noch besser geeignetes Material gefunden werden kann (die beste bekannte Alternative).

Im Rahmen der Züchtungsauslese innerhalb von Klöngemischen ergeben sich damit zwei mögliche Vergleiche: Zum einen der Vergleich mit den anderen Teilkollektiven des Klöngemisches und zum anderen Vergleiche mit einem Sämlingsstandard. Von dem Sämlingsstandard wird das Gesamtmittel aller Pflanzen im jeweiligen Alter herangezogen und nicht nur wiederum ein Kollektiv der „x%“besten Sämlinge, da es in der Praxis ja auch nicht von vornherein möglich wäre zu bestimmen, welche Sämlinge zu den bestwüchsigen gehören werden.

2.1.5 Züchtung und klonale Forstwirtschaft

Vegetative Vermehrung spielt in der Forstwirtschaft eine Rolle im Rahmen von Züchtungsprogrammen (für Fichte KARLSSON, 2000). Dabei werden solche Genotypen idealerweise nach der Analyse ihrer Responsfunktionen ausgewählt, die ein Züchtungszielmerkmal in der erwünschten Weise ausprägen. Diese ausgewählten Genotypen werden dann vegetativ in großer Zahl vermehrt. Ziel der vegetativen Vermehrung ist die Produktion von genetisch identischen Individuen, die letztendlich durch mitotische Zellteilungen alle von einer Zygote abstammen.

Der Vorteil von intensiver Selektion mit anschließender vegetativer Vermehrung im Gegensatz zur Kreuzungszüchtung liegt in der Länge der Generationszeiträume der Waldbäume. Wiederholte Kreuzungen mit anschließender Auslese sind nicht in relevan-

ten Zeitintervallen realisierbar. Die Verfahren der vegetativen Vermehrung von einigen Baumarten, so auch der Fichte, sind bis zur Praxisreife entwickelt worden (z.B. [HARTMANN ET AL., 2002](#); [KLEINSCHMIT ET AL., 1973](#); [KRÜSSMANN, 1997](#); [MACCARTHAIGH und SPETHMANN, 2000](#)), wobei besonders Aspekte der Cyclophysis und der Topophysis zu berücksichtigen sind. Die Problematik der Verwendung klonalen Materials in der Forstwirtschaft wird von [AHUJA und LIBBY \(1993a,b\)](#) erörtert.

Neben Problemen der vegetativen Vermehrbarkeit, spielen Fragestellungen der Jugend-Alters-Korrelationen für die Effektivität der Selektion in der Jugend (Frühselektion) und damit für einen möglichst schnellen Erfolg eines klonalen Züchtungsprogramms eine große Rolle ([NANSON, 1968, 1974](#); [LAMBETH, 1980](#); [KARLSSON, 2000](#)). Eine Frühselektion wäre dann am effektivsten, wenn keine Veränderungen in der Rangordnung der Genotypen mit zunehmendem Alter stattfinden würde.

2.2 Nachweis selektiver Prozesse

Viabilitätsselektion bedeutet unterschiedliche Überlebensfähigkeit verschiedener Genotypen. Sei F eine Komponente der Fitness und T ein beliebiges anderes Merkmal, dann wird T als F -selektiert bezeichnet, wenn F mit T assoziiert ist. Von Selektion kann daher nur gesprochen werden, wenn sowohl T als auch F variieren. Selektion wird als genetische Selektion bezeichnet, wenn T mit einem genetischen Merkmal assoziiert ist ([KLEINSCHMIT ET AL., 2004](#)).

Welche genetischen Marker für die Untersuchung selektiver Prozesse geeignet sind beschreibt [GILLET \(2000\)](#). In der Literatur finden sich vielfältige Hinweise auf die Veränderung genetischer Strukturen auf Grund von Selektionsprozessen. So hat z.B. [MÜLLER-STARCK \(1989\)](#) mit Hilfe der sogenannten „Paarmethode“ eine genetische Differenzierung in der Toleranz gegenüber adaptiven Anforderungen bei natürlichen Buchenbeständen nachgewiesen. Die Paarmethode ([GREGORIUS, 1989](#)) soll sicherstellen, dass keine systematischen Assoziationen zwischen Genotypen und Umwelten die Versuchsergebnisse beeinflussen. Dies ist eine notwendige Voraussetzung, um Selektionsprozesse entdecken zu können, wenn es eine Assoziation zwischen dem in Frage stehenden phänotypischen Merkmal und dem eingesetzten Genmarker gibt.

In verschiedenen Arbeiten wird die selektive Wirkung von waldbaulichen Maßnahmen untersucht (z.B. [BUCHERT, 1994](#); [HOSIUS, 1993](#); [KONNERT und SPIEKER, 1996](#); [KONNERT und RUETZ, 2003](#); [GREGORIUS und VON WERDER, 2002](#)). Die Beurteilung der genetischen Veränderungen hängt dabei wesentlich von der zur Verfügung stehenden Variation und dem Ausmass der Populationsreduzierung ab ([GREGORIUS und DEGEN,](#)

1994). Letztendlich können schon genomische Assoziationen zu erheblichen Veränderungen von genetischen Strukturen an Markergengenloci führen, selbst wenn diese nicht direkt selektiert werden (ZIEHE, 1998; GREGORIUS und ZIEHE, 1995).

Solange man nicht einen speziellen Marker besitzt, welcher gerade das interessierende phänotypische Merkmal codiert, ist man bei der Untersuchung von Selektionsereignissen auf Genmarker angewiesen, die über das Genom verteilt sind. Der Vorteil von assoziierten Markern liegt darin, dass sie nicht nur eine spezielle Anpassungsreaktion beschreiben, sondern summarisch über mehrere, an einer Anpassungsreaktion beteiligte, Genorte hinweg die Veränderungen charakterisieren.

2.3 Kritische Würdigung des Stands der Forschung

Es stellt sich die Frage, ob die Definition der “Forstpflanzenzüchtung”, von ROHMEDER und SCHÖNBACH (1959) nicht unvollständig ist, da sie außer Acht läßt, dass die Beeinflussung der genetischen Information auch die Umwelt mit beeinflussen kann. So können durch Selektion von Teilkollektiven z.B. auch die interspezifischen Konkurrenzverhältnisse oder aber die Lebensräume coadaptierter Arten oder der Genfluß zwischen Züchtungspopulation und Basispopulation beeinflusst werden. Die gegebene Definition träfe dann und nur dann zu, wenn der durch die Selektion der betroffenen Erbanlagen beeinflusste Phänotyp keine Interaktion mit der Umwelt zeigen würde. Dies ist jedoch keine plausible Annahme. Somit ist eine Erweiterung der Definition notwendig. Ausgehend von der Formulierung „*Der Umgang mit einer Ressource ist nachhaltig, wenn er sich an der zukünftigen Verfügbarkeit aller betroffenen Ressourcen ausrichtet*“ (GREGORIUS, 2001) dürfen, selbst wenn es bei Züchtungsaktivitäten vornehmlich um den nachhaltigen Umgang mit genetischer Variation geht, doch auch die indirekt beeinflussten Ressourcen nicht unberücksichtigt bleiben.

Die direkte Veränderung der genetischen Information (der direkt beeinflussten Ressource) ist also nur ein Teilaspekt der Züchtung. Gleichmaßen wird auch das Verhältnis der genetischen Information zur Umwelt verändert:

- ⇒ zum einen durch veränderte Umweltansprüche und damit Umweltbeeinflussung des züchterisch veränderten Materials gegenüber denen des Ausgangsmaterials, was zu einer gerichteten Umweltveränderung führt (Umweltmodifikation),
- ⇒ zum anderen durch die Verfrachtung des ausgelesenen Materials in neue Umwelten (Selektion für verschiedene Umwelten).

Aktivitäten der Forstpflanzenzüchtung greifen also in verschiedenster Weise in biologische Ressourcen und deren Umwelten ein. Züchtung beeinflusst (a) sowohl den Zustand des genetischen Systems als auch (b) das Verhältnis dieses Systems zu seinen modifizierenden und adaptiven Umwelten. Auf diese beiden Punkte soll im Folgenden näher eingegangen werden.

Je nach Art des Genwirkungsmechanismus ändert sich durch Selektion an einem phänotypischen Merkmal die zugrunde liegende genetische Struktur. Da die Hervorbringung von Phänotypen einen Ressourcenverbrauch (z.B. Nährstoffe, Wasser u.a.) nach sich ziehen kann, werden sich durch die Veränderung der genetischen Struktur auch die speziellen Anforderungen an die Umwelt verändern. Hierdurch kann es zu einer zeitlichen Umweltdynamik kommen.

Die Art der Dynamik ist erst einmal nicht vorhersagbar. Das Problem eines züchterischen Eingriffes kann also in der Veränderung bestehender Rückkopplungsmechanismen zwischen der existierenden genetischen Information und den herrschenden Umweltbedingungen liegen. Es ist nicht auszuschließen, dass auch ein stabiles Verhältnis von der selektierten genetischen Information zu den sich daraufhin zeitlich entwickelnden Umweltbedingungen möglich ist.

Die Auswahl genetischer Kollektive sagt zunächst nichts darüber aus, ob das ausgewählte Material den natürlichen adaptiven Anforderungen entspricht. Die Züchtungsaktivität stellt eine, anthropogen bedingte, adaptive Umwelt für das Ausgangsmaterial der Züchtung dar (siehe dazu [ERIKSSON und EKBERG, 2001](#), S. 94). Diese artifiziellen adaptiven Anforderungen müssen aber nicht mit den natürlichen übereinstimmen, die an dem Standort herrschen, wo das züchterisch beeinflusste Material tatsächlich wachsen soll (Verfrachtung in neue Umwelten). Hierzu bedarf es der Anbauversuche, wobei die Testumwelten den zukünftigen Anbaubedingungen soweit wie möglich entsprechen sollen ([KLEINSCHMIT ET AL., 2004](#)).

Züchtung greift in die Selbstregulationsmechanismen der Ressource ein, um sie gezielt zu verändern.

„Wenn die genetische Ressource effektiv genutzt und die Waldzusammensetzung extensiv kontrolliert werden soll, dann müssen wir nach Wegen suchen, das genetische System der ganzen Art optimal zu kontrollieren und nicht nur den vorübergehenden Zustand irgendeiner Generation.“ (Übersetzung des Autors nach [NAMKOONG, 1981](#), p.vii)

[STERN \(1972\)](#) weist daher darauf hin, dass der wesentliche Unterschied zwischen natürlicher Selektion und Selektion der Forstpflanzenzüchtung in der Konzentration auf kurz-

fristigen Erfolg selektierter Genotypen, der Vernachlässigung von langfristigen Sicherheitsstrategien und der Verminderung der Größe der Züchtungspopulation liegt.

Damit anthropogene Selektion die natürlichen Mechanismen von Anpassung und Selektion nachahmen kann, bedarf es notwendigerweise neben Überlegungen zur kurzfristigen Erreichung des Züchtungsziels auch Anstrengungen zur Erhaltung, wenn nicht sogar Verbesserung der fortdauernden Anpassungsfähigkeit.

Die genetische Anpassungsfähigkeit muss auf zwei Ebenen erhalten werden. Zum einen auf der Ebene des Zielmerkmals und zum anderen im Bereich des genetischen Hintergrundes. Die Erhaltung der Anpassungsfähigkeit auf der Ebene des Zielmerkmals ist durch die Kenntnis der Responzfunktionen des Züchtungsmaterials möglich. Eine Züchtung auf monomorphe Merkmalsausprägungen kann so vermieden werden. Die genetische Variation aller übrigen Merkmale soll im Rahmen der Züchtungsauslese möglichst nicht eingeschränkt werden. Damit Anpassungsfähigkeit im genetischen Hintergrund erhalten bleiben kann, sollten Assoziationen zwischen dem Zielmerkmal und dem genetischen Hintergrund minimiert werden.

Kapitel 3

Ziel der Arbeit

3.1 Konsequenzen aus dem Stand der Forschung

Im Rahmen von Züchtungsaktivitäten geht es darum Produkte zu erzeugen, welche zum einen das Zielmerkmal möglichst stabil und optimal ausprägen und zum anderen eine hohe Anpassungsfähigkeit gegenüber unvorhersagbaren Umweltveränderungen zeigen. Damit Züchtung den Anforderungen der Nachhaltigkeit ([GREGORIUS, 2001](#)) entspricht,

- darf die Züchtung nicht die genetische Ressource, aus welcher sie schöpft, beeinträchtigen,
- muss die genetische Ressource selbst regenerierend sein und eine hohe Anpassungsfähigkeit zeigen und
- im weiteren Zusammenhang, darf Züchtung und die anschließende Produktion keine negativen Effekte auf irgend eine andere Ressource haben.

Demnach würde es nicht den oben gemachten Forderungen nach Nachhaltigkeit entsprechen, wenn die Züchtungs- oder die Produktionspopulation die Basis-Ressource ersetzen oder genetisch verändern, wenn die Züchtungsstrategie nicht auch die Erhaltung der Basis-Ressource beinhaltet und schließlich wenn die Züchtungs- oder Produktionspopulationen eine beliebige andere Ressource, abiotische Ressourcen eingeschlossen, negativ beeinflussen.

Ziele nachhaltiger Züchtung

Grundlegende Ziele einer nachhaltigen Züchtung können sein: (1.) die Erhöhung einer ökonomisch oder ökologisch erwünschten Merkmalsausprägung, (2.) Anpassung, durch Resistenz oder Toleranz, an besondere biotische und abiotische Stressoren, (3.) eine

Verbesserung der Anpassungskapazität im Sinne von einer Stabilisierung von gestörten Populationen oder aber (4.) die Erhaltung einer genetischen Ressource. Damit diese Ziele nachhaltig erreicht werden können, bedarf es der Erhaltung von Anpassungsfähigkeit, weil Wald ein begrenzt kontrollierbares biologisches System ist, das teilweise sehr wechselnden Umweltbedingungen ausgesetzt ist.

Erhöhung der Nachhaltigkeit von Züchtung

Aus dem bisher Gesagten ergeben sich Möglichkeiten, die Nachhaltigkeit von Züchtungsaktivitäten zu erhöhen. So sollte bei den Basispopulationen jene ausgewählt werden, welche die geringsten Assoziationen zwischen Ausprägungen des Zielmerkmals und dem genetischen Hintergrund zeigen. Desweiteren kann in langfristig existierenden Populationen die Assoziation zwischen den für das Zielmerkmal kodierenden Genorten und genetischem Hintergrund dadurch vermindert werden, dass Zyklen von Kreuzungen vor der Selektion erfolgen. Dieser Ansatz erfährt in der Waldbaumzüchtung seine Einschränkung durch die langen Generations- und Testzeiträume. Wenn man solche Kreuzungen durchführt, dann ist einer vermehrten Zahl von Kreuzungspartnern der Vorzug vor einer erhöhten Zahl von Nachkommen je Kreuzungspaar zu geben.

Bei der Beurteilung des genetischen Hintergrundes müssen genetische Marker verwendet werden, welche keinen funktionalen Zusammenhang mit dem Zielmerkmal zeigen, oder aber solche, die einen hohen Grad an Pleiotropie¹ zeigen. Veränderungen in der genetischen Struktur der hochgradig pleiotropen genetischen Marker spiegeln am ehesten eine Veränderung wider, welche sich an irgend einer nicht der direkten Beobachtung unterliegenden Stelle des Genoms ereignen.

Indem man nicht nur Träger des Zielmerkmals selektiert, wird auch zum Erhalt von Anpassungsfähigkeit beigetragen. Die Forderung nach dem Erhalt der Anpassungsfähigkeit als Charakteristikum einer nachhaltigen Züchtung setzt damit dem möglichen Selektionsfortschritt innerhalb eines Selektionszyklus Grenzen. Im Rahmen der Nachhaltigkeit ist hier eine Abwägung zwischen dem Erhalt von Anpassungsfähigkeit (Risikominimierung) und Züchtungsfortschritt i.S. des Zielmerkmals notwendig.

Da bei Waldbäumen davon auszugehen ist, dass die zukünftige Wachsumwelt variiert, ist es wichtig, auch die Selektionskriterien in variierenden - den zukünftigen Wachsumwelten ähnelnden Umwelten - zu testen. Hier wird die Bedeutung der Analyse von Responsfunktionen deutlich. Erst mit Hilfe der Beschreibung der Reaktionsnormen kann beurteilt werden, ob das Merkmal mehr oder weniger stabil in unterschiedlichen

¹Pleiotropie beschreibt die Tatsache, dass ein Gen unterschiedliche Phänotypen beeinflusst. Die Ursache davon wird in der Interaktion biochemischer Prozessen gesehen (RIEGER ET AL., 1991)

Umwelten ausgeprägt wird und gleichzeitig, ob die Selektion im Rahmen der Züchtung zur monomorphen Merkmalsausprägung führt und damit den Grundsätzen nachhaltiger Züchtung widerspricht.

Wenn man einzelne Genotypen selektiert und vegetativ vermehrt, dann sollte man zum Erhalt der Anpassungsfähigkeit möglichst eine grosse Zahl an Genotypen selektieren. Diese Genotypen sollten zudem eine große Variation im genetischen Hintergrund zeigen. Stammen die Genotypen aus unterschiedlichen adaptiven Umwelten, dann wäre zu vermuten, dass sich auch unterschiedliche Assoziationen zwischen Zielmerkmal und genetischem Hintergrund aufgebaut haben. Diese Vermutung würde den Erhalt von Anpassungskapazitäten in einem solchen Klonegemisch ermöglichen. Die Vermutung der unterschiedlichen Assoziationen kann durch genetische Marker überprüft werden.

Ziel dieser Arbeit ist es daher aus der vorgenommenen Methodenkritik zur Entwicklung neuer Methoden und Handlungsempfehlungen zu kommen. Die eigenen theoretischen Überlegungen zur nachhaltiger Züchtung sollen beispielhaft auf ein aktuelles Züchtungsprogramm angewendet werden.

Damit Züchtungsarbeit zielgerichtet durchgeführt werden kann, bedarf es zuerst einmal einer Methode zur modellunabhängigen Beschreibung der Variation des Züchtungsmaterials und genetischer Merkmale gleichermaßen. Das Maß sollte sowohl den Züchtungsfortschritt beschreiben, als auch die speziell für Anpassungsvorgänge wichtige Variation in der Merkmalsausprägung berücksichtigen. Mit Hilfe dieser Methode und einer Referenz kann dann der Züchtungsfortschritt einer nachhaltigen Züchtung beurteilt werden.

3.2 Aufbau der Arbeit

Die vorliegende Arbeit gliedert sich in zwei Teile: (1) Methodenkritik und -entwicklung, (2) Anwendung auf ein Züchtungsprogramm.

Im ersten Teil der Arbeit werden Eigenschaften eines modellunabhängigen Unterschiedsmaßes Δ untersucht und in Beziehung gesetzt zu dem genetische Abstand (d_0) (GREGORIUS, 1974a) und einem hiervon von VERGA (1995) abgeleiteten Maß für den Unterschied von Verteilungen quantitativer Merkmale. Das Unterschiedsmaß Δ wird dann für Fragen des Hypothesentestes benutzt. Die Ergebnisse dieses theoretischen Teils der Arbeit werden separat am Ende des ersten Teils der Arbeit diskutiert.

Im zweiten Teil der Arbeit wird ein konkretes Züchtungsprojekt beschrieben und der Züchtungsfortschritt durch Vergleiche der Merkmalsausprägungen mit denjenigen eines Sämlingsstandards als Referenz beurteilt. Das Ziel der nachhaltigen Züchtung, dass die Selektion nicht zu monomorphen Merkmalsausprägungen führen soll, wird an Hand der

Untersuchungen der Reaktionsnormen der einzelnen Klone analysiert. Die Nachhaltigkeit der Züchtungsaktivität im Sinne des Erhalts von genetischer Hintergrundvariation wird mit Hilfe von Untersuchungen der Assoziation von Zielmerkmal und genetischem Hintergrund beurteilt. Im einzelnen werden Aussagen getroffen über:

1. das Wuchsverhalten von selektierten Fichtenklonen im Vergleich zu Sämlingsstandards;
2. den Vergleich des Wuchsverhaltens der verschiedenen Klone in verschiedenen Versuchsumwelten;
3. die Erfolgsaussichten von intensiver Selektion in der Baumschule zur Erzielung eines Züchtungsfortschrittes in höherem Alter;
4. mögliche Rückschlüsse auf das Anbaupotential und Zuwachssteigerung;
5. eine Abwägung von Risiken und Unsicherheiten i.S.v. Auswirkung der Selektion auf phänotypische Merkmale auf die Variation des genetischen Hintergrundes.

Die Ergebnisse des zweiten Teils werden mit Blick auf die formulierten Anforderungen an nachhaltige Züchtung diskutiert. Schließlich wird die Einbindung der entwickelten Methoden einer nachhaltigen Züchtung in ein sich selbst erhaltendes System der *Züchtung durch Nutzung* diskutiert.

Kapitel 4

Anwendung des Unterschiedsmaßes Delta (Δ)

Die Anpassungsfähigkeit muss im Rahmen einer nachhaltigen Züchtung auf zwei Ebenen erhalten werden. Zum einen auf der Ebene des Zielmerkmals und zum anderen im Bereich des genetischen Hintergrundes. Der Erhalt der Anpassungsfähigkeit auf der ersten Ebene ist möglich, indem man es vermeidet auf monomorphe Merkmalsausprägungen hin zu züchten. Der Vergleich von Merkmalsausprägungen verschiedener Kollektive ist Gegenstand dieses Kapitels. Auf den Aspekt der Variation des genetischen Hintergrundes soll dagegen in den Kapiteln [7](#) und [8](#) eingegangen werden.

Damit Züchtungsarbeit zielgerichtet durchgeführt werden kann, bedarf es zuerst einmal einer Methode zur Beschreibung der Variation des Züchtungsmaterials. Mit Hilfe dieser Methode kann dann auch der Züchtungsfortschritt beurteilt werden und Sorge getragen werden, dass die Anpassungsfähigkeit auf der Ebene des Zielmerkmals erhalten bleibt. Zu einer zielführenden Methode der Beschreibung von Variation gehört zwingend ein geeignetes Unterschiedsmaß. In diesem Kapitel sollen daher die Eigenschaften des Unterschiedsmaßes Δ beschrieben werden, welches bei der Beschreibung von Merkmalsdifferenzen nicht nur einzelne Parameter der in Frage stehenden Merkmalsausprägungen berücksichtigt, sondern die ursprünglichen Merkmalsausprägungen in ihrer Gesamtheit. Damit wird eine realistischere Abschätzung unterschiedlicher Anpassungspotenziale verschiedener Kollektive möglich.

Im Einzelnen werden im folgenden Kapitel die Eigenschaften des Unterschiedsmaßes Δ untersucht und in Beziehung zu dem genetische Abstand (d_0) ([GREGORIUS, 1974a](#)) und einem von [VERGA \(1995\)](#) vorgeschlagenen Maß für quantitative Merkmale gesetzt. Δ wird zur Beschreibung des Unterschiedes von Verteilungen verschiedener Form, Lage und Dispersion genutzt. In der zweiten Hälfte des Kapitels werden statistische Eigen-

schaften von Δ für Fragen des Hypothesentestes untersucht. Abschließend werden die Ergebnisse dieses theoretischen Teils der Arbeit separat am Ende dieses Kapitels 4 diskutiert.

4.1 Beschreibung von Unterschieden

Bei der Betrachtung von Unterschieden zwischen Kollektiven sind zwei grundlegende sich ergänzende Aspekte zu berücksichtigen: (1.) der Unterschied in den Häufigkeiten gleicher Merkmalsausprägungen (Verteilungsdifferenz) und (2.) der Unterschied in den Merkmalsausprägungen (Merkmalsdifferenz) (GREGORIUS ET AL., 2003). Damit der Unterschied in Merkmalsausprägungen sinnvoll definiert werden kann, bedarf es mindestens ordinalskalierten Merkmale. Der Unterschied in den Merkmalsdifferenzen wird auch als Unterschied in der Lage der Verteilungen zweier Kollektive bezeichnet (SACHS, 1992). Zu den Maßen, die Verteilungsdifferenzen beschreiben, gehört das Abstandsmaß d_0 (GREGORIUS, 1974a) und dessen Übertragung auf kontinuierliche Verteilungen von VERGA (1995). Unterschiede in der Merkmalsdifferenz werden über Lageparameter und Δ (GREGORIUS ET AL., 2003) beschrieben.

Vergleiche der Verteilungsdifferenz zweier Verteilungen werden je nach Skalierung der Merkmale unterschiedlich durchgeführt. Bei qualitativen Daten wird mit Hilfe der Häufigkeitsunterschiede der einzelnen Ausprägungen der Unterschied der Verteilungen beschrieben. Für Verteilungen von Stichproben kann dann aufbauend auf Unterschieden in den Häufigkeiten der Merkmalsausprägungen die Hypothese der Gleichheit der Verteilungen unter Annahme bestimmter Randbedingungen mit Hilfe z.B. von Pearson's χ^2 -Test oder des Likelihood-ratio Tests getestet werden. Bei metrisch skalierten Merkmalen werden Unterschiede in der Verteilungsform auch indirekt vorgenommen, indem die Verteilungsform mit Hilfe von Dispersionsparametern (z.B. Spannweite, Varianz, etc.) beschrieben wird und anschließend die Dispersionsparameter verschiedener Verteilungen verglichen werden. Verschiedene Tests, welche mehr oder weniger starke Annahmen über die Verteilungen erfordern, dienen im Falle von Stichproben dem Test der Hypothese der Gleichheit der Verteilungen (z.B. F-Test oder Kolmogoroff-Smirnoff Test).

Parameter zur Beschreibung der Merkmalsdifferenz, also der Lage von Verteilungen sind Modalwert, Median, arithmetisches Mittel, Quantile und andere Parameter. Ihre Anwendbarkeit hängt von dem Skalenniveau der Daten ab. Das arithmetische Mittel z.B. läßt sich nur auf kardinalskalierte Merkmale anwenden. Bei der Anwendung von Lageparametern zur Beschreibung der Merkmalsdifferenz werden immer nur die jewei-

ligen Aspekte der Lage der Verteilungen in den Unterschieden der Merkmalsausprägungen betrachtet. Für die Lage zweier Stichprobenverteilungen liegen wiederum sowohl parametrische, wie auch verteilungsunabhängige Tests vor (z.B. der t-Test oder der Wilcoxon-Mann-Whitney Test), mit deren Hilfe man Hypothesen über die Gleichheit der Lage der Verteilungen testen kann.

Das Unterschiedsmaß Delta (Δ)

Delta (Δ) ist ein Maß, welches den Unterschied in den Merkmalsausprägungen zweier Kollektive quantifiziert. Damit die Lage der Verteilungen zueinander sinnvoll beurteilt werden kann, muss es sich um metrisch skalierte Merkmale handeln. Δ berücksichtigt bei der Beschreibung der Merkmalsunterschiede alle Merkmalsausprägungen der beiden zu vergleichenden Kollektive.

Das Unterschiedsmaß Δ (GREGORIUS ET AL., 2003) ist definiert als:

$$\Delta = \min \sum_{a,b} \hat{s}(a,b) \cdot d(a,b) \quad (4.1)$$

wobei $d(a,b)$ den Abstand, gemessen mit einem geeigneten Abstandsmaß, zwischen den Merkmalsausprägungen a und b darstellt und $s(a,b)$ eine beliebige Shift-Transformation der relativen Häufigkeiten der Ausprägung a des Merkmals in der Population X in die Ausprägung b in der Population X darstellt, so dass die Verteilung X der Verteilung Y entspricht. \hat{s} ist die mit dem Abstand zwischen a und b gewichtete minimal notwendige Transformation, welche die Verteilung X „minimal kostenaufwendig“ in die Verteilung in Y überführt (zur Illustration siehe auch GREGORIUS ET AL., 2003). Δ entspricht dem Minimum der Summe verschobener Häufigkeiten gewichtet mit den zugehörigen Merkmalsdifferenzen. Versoben wird dabei nur von solchen Ausprägungen, die in der einen Verteilung relativ zur anderen einen Überschuss aufweisen (Quellen) hin zu denjenigen, welche relativ zu der Ausprägung in der zweiten Verteilung unterrepräsentiert sind (Senken).

Die Bedeutung von Δ wird deutlich, wenn man zwei Populationen gleicher Größe N betrachtet und jedem Individuum der einen Population genau ein Individuum der anderen Population zuweist. Für diese N Paare lässt sich die mittlere Differenz in der Merkmalsausprägung berechnen. Es ergeben sich $N!$ mögliche Kombinationen von Paarbildungen. Δ entspricht der minimalen mittleren Differenz über alle $N!$ möglichen Paarbildungen.

Als Maß des Abstandes $d(a,b)$ zwischen zwei Merkmalsausprägungen a und b können bei der Berechnung von Δ grundsätzlich verschiedene Distanzmaße genommen werden. Bei metrischen Merkmalen bietet sich die absolute Differenz der Merkmalsausprägungen

als Distanzmaß an. Damit ergibt sich ein lineares Abstandsmaß. Denkbar ist aber auch ein beliebiges anderes Maß, welches zum Beispiel die Abstände zu extremeren Merkmalsausprägungen (z.B. am Rand des Wertebereiches liegend, oder besonders seltene) anders wichtet, als Abstände zum Rest der Merkmalsausprägungen.

Bei vollkommener Übereinstimmung von zwei Verteilungen, d.h. sowohl Übereinstimmung in der Verteilungsform wie auch in der Lage der Verteilungen, nimmt Δ den Wert Null an. Eine obere Grenze von Δ ist dagegen nur durch den maximal gemessenen Abstand zwischen zwei Merkmalsausprägungen vorgegeben.

Das Distanzmaß d_0

Das Distanzmaß d_0 (GREGORIUS, 1974a,b) beschreibt das Ausmaß der Unterschiedlichkeit von Verteilungen kategorialer (qualitativer, diskreter) Merkmale in zwei Kollektiven:

$$d_0 = \frac{1}{2} \sum_i |p_i(X) - p_i(Y)|$$

mit $p_i(X)$ bzw. $p_i(Y)$ als den relativen Häufigkeiten der Merkmalsausprägung i in der Population X bzw. Y .

Das Unterschiedsmaß d_0 ist ein Spezialfall von Delta, da es nur die Häufigkeiten der in den Verteilungen vorkommenden Typen berücksichtigt, um die Unterschiedlichkeit von zwei Verteilungen zu quantifizieren, nicht aber die Unterschiedlichkeit zwischen den verschiedenen Typen berücksichtigt. d_0 ist gleich Δ für den Fall, dass bei Δ die Abstände zwischen unterschiedlichen Merkmalsausprägungen alle gleich mit 1 bewertet werden.

Nur bei vollständiger Gleichheit zweier diskreter Verteilungen nimmt d_0 den Wert 0 an. Sind die Verteilungen disjunkt, haben also keine gemeinsame Merkmalsausprägung, dann hat d_0 den Wert 1. Damit beschreibt d_0 alle Informationen bezüglich des Unterschieds zweier diskreter Verteilungen, sofern sie nominal skaliert sind.

Bei metrischen Merkmalen, die als diskrete Verteilungen vorliegen, kann man sich zwei in der Form identische Verteilungen vorstellen, welche gerade so gegeneinander verschoben sind, dass sie keine Ausprägungen gemeinsam haben. Intuitiv würde man zwei Verteilungen als ähnlicher ansehen, welche nur minimal gegeneinander verschoben sind, im Vergleich zu Verteilungen die zwar die gleiche Form haben, die aber auf einer metrischen Skala sehr weit entfernt liegen. Hier wird eine Stärke von Δ gegenüber d_0 deutlich, da Δ die Ähnlichkeit der Merkmalsausprägungen berücksichtigt.

d_0 für kontinuierliche Verteilungen

Das Distanzmaß d_0 ist für diskrete Merkmale definiert, für welche Häufigkeiten für die einzelnen Ausprägungen angegeben werden können. Überträgt man das Konzept von d_0 auf kontinuierliche Verteilungen, so muss man von Häufigkeiten auf Dichten übergehen. Das Äquivalent von d_0 für kontinuierliche Verteilungen wäre „1- der Bereiche wo sich die Verteilungen überlappen = d_0 -stetig“. Ist die Verteilungsfunktion bekannt (hier Normalverteilungen), dann kann dieser Wert d_0 berechnet werden. Der Ansatz zur Berechnung von d_0 für stetige Verteilungen, der in der vorliegenden Arbeit verwendet wird, basiert auf einer immer feineren Klasseneinteilung der Verteilungsfunktionen. Für jede der Klassen wird die absolute Differenz der Integrale beider Verteilungsfunktionen berechnet - die Verteilungsfunktion ist ja bekannt - und anschließend wird über alle Klassen aufsummiert und davon die Hälfte genommen. Durch die immer feinere Klassenbildung konvergiert der so ermittelte Wert gegen den wahren Wert von d_0 -stetig.

Für bekannte Verteilungen kann so auch für die Extrembereiche, welche bis $-\infty$ oder $+\infty$ gehen, die absolute Differenz der beiden Integrale ermittelt werden, wenn keine Schnittpunkte der Dichten in die Extrembereiche fallen. Hier würde eine weitere Klassenbildung entfallen. Sollten die Verteilungsfunktionen nicht bekannt sein oder es noch weitere Schnittpunkte geben, so wird bei geschickter Wahl des Ausgangsintervalles die Ungenauigkeit durch die Vernachlässigung der Extrembereiche ansonsten im Rahmen der hier angestellten Berechnungen zu vernachlässigen sein.

Für beliebige Stichproben aus unbekanntem kontinuierlichen Verteilungen beschreibt VERGA (1995) einen Ansatz, um die Dichten aus den kumulativen Verteilungen zu schätzen. Mit diesem Ansatz ist eine Schätzung von d_0 für beliebige kontinuierliche Verteilungen möglich. Je mehr Beobachtungen den kumulativen Verteilungen zugrunde liegen und wenn diese Beobachtungen beliebige Werte annehmen können, dann kann so eine beliebig genaue Annäherung an kontinuierliche Verteilungen erreicht werden. Damit bleibt die Frage, welchen Vorteil Δ gegenüber d_0 für diskrete Verteilungen bzw. Δ gegenüber d_0 -stetig für kontinuierliche Verteilungen aufweist.

Andere Unterschiedsmaße und ihr Verhältnis zu Δ

Wie oben erwähnt, werden die Verteilungsform und die Lage der Verteilungen beim Vergleich zweier Verteilungen meist erst einmal getrennt behandelt. Dies heißt nicht, dass manche der Tests auf Gleichheit zweier Verteilungen nicht auch auf Veränderungen beider Eigenschaften ansprechen. Neben Beschreibungen von Verteilungen mit Hilfe spezieller Parameter, die sich für bestimmte Verteilungsklassen besonders gut eignen (z.B. der t-Test für Erwartungswerte von Normalverteilungen), analysieren Rangverfah-

ren die in Rangordnungen transformierten Verteilungen. Als Vorteil resultiert hieraus, dass Rangverfahren zum großen Teil verteilungsunabhängig sind. Ein Nachteil liegt darin, dass die Information über die absolute Lage der einzelnen Merkmalsausprägungen nicht in die Betrachtung mit einfließt.

Der Wilcoxon-Mann-Whitney Test ist der gebräuchlichste Rangtest zur Untersuchung der Gleichheit bzw. Unterschiedlichkeit von zwei Verteilungen mindestens ordinal skaliertter Merkmale. Der relative Effekt, der diesem Test zugrunde liegt, ist ein verteilungsunabhängiger Ansatz, welcher die stochastische Tendenz zweier Verteilungen beschreibt. Dieser Test gibt sowohl Einflüsse der Lage, wie auch der zentralen Tendenz von Verteilungen wieder. Allerdings wird im Falle gleicher Mittelwerte aber unterschiedlicher Varianz (siehe z.B. BRUNNER und MUNZEL, 2002, S. 18 und 49ff.) kein Unterschied zwischen Verteilungen gefunden, obwohl sich die Verteilungen in ihrer Dispersion sehr wohl stark unterscheiden können.

Dieses Problem kann schon mit Hilfe der Betrachtung von d_0 -stetig gelöst werden, da auch Unterschiede von symmetrischen Verteilungen erkannt werden, welche den gleichen Mittelwert haben (Behrens-Fischer Problem).

Eigenschaften von Δ

Für die folgenden Betrachtungen soll die absolute Differenz der Merkmalsausprägungen a und b als Abstandsmaß $d(a, b)$ für Δ genommen werden. GREGORIUS ET AL. (2003, Punkt 4) stellen fest, dass sich Δ bei einem linearen Abstandsmaß d durch das Hinzufügen eines konstanten Wertes zu jedem der Merkmalsunterschiede um genau diesen Wert für alle Shift-Transformationen erhöht. Dies entspricht einer größeren Spreitung der Merkmalsausprägungen auf der x-Achse.

Ob sich bei einer Verschiebung einer Verteilung Y entlang der x-Achse (Definition siehe Seite 37) auch die Distanzen aller Merkmalsausprägungen X_i zu denjenigen Y_j einer zweiten Verteilung Y in der gleichen Weise ändern, ist damit nicht gesagt. Es ist leicht vorstellbar, dass eine Verschiebung von X dazu führt, dass manche X_i weiter von manchen Y_j wegrücken, an andere Y_j aber näher heranrücken. Damit bleibt zu klären, wie sich der Δ -Wert zweier Verteilungen verändert, wenn sie gegeneinander verschoben werden.

4.1.1 Δ für kontinuierliche Verteilungen - eine Annäherung

Δ bzw. die Shift-Transformation ist primär für diskrete Werte definiert, denen man eine Häufigkeit zuweisen kann. Es stellt sich die Frage, wie man Δ für zwei vorgegebene kontinuierliche Verteilungen, deren Verteilungsfunktion bekannt ist, ermitteln kann.

Zur Berechnung von Δ ist die Häufigkeit eines jeden Typs in beiden Verteilungen und sein Abstand zu allen übrigen Typen notwendig, um die „kostenminimale“ Verschiebungslösung zur Überführung einer Verteilung in eine andere zu erhalten. Da aber die Wahrscheinlichkeit jedes einzelnen Typs in kontinuierlichen Verteilungen gleich Null ist, läßt sich Δ nicht ohne weiteres auf kontinuierliche Verteilungen übertragen. Eine Näherungslösung soll hier über Klassenbildung erreicht werden, wobei dem Klassenmittel die Häufigkeit der Klasse als Schätzung der zugehörigen Dichte zugeordnet wird. Für die so gewonnenen diskretisierten Verteilungen wird Δ berechnet. Zur Umsetzung dieses Verfahrens bedarf es der Festlegung auf ein Intervall, welches in Klassen unterteilt werden soll. Δ wird dann jeweils für die durch die Klasseneinteilung künstlich diskretisierten Verteilungen berechnet. Für die Werte außerhalb des Intervalls, kann - sofern keine Schnittpunkte der Dichten in die Extrembereiche fallen - die absolute Differenz der beiden Integrale ermittelt werden. Hier würde eine weitere Klassenbildung entfallen. Ansonsten ist das Intervall so zu wählen, dass der Beitrag der Werte außerhalb des Intervalls zu Δ so gering ist, dass er vernachlässigt werden kann.

Je mehr Klassen man bildet, desto besser nähert sich die diskretisierte Verteilung der zugrundeliegenden kontinuierlichen Verteilung an. Dieses Vorgehen ist für solche kontinuierlichen Verteilungen möglich, für welche die Dichtefunktion bekannt ist - so zum Beispiel für die Normalverteilung.

Es ist zu klären, ob mit zunehmend mehr, d.h. kleineren Klassen Δ gegen einen Wert konvergiert, welcher das tatsächliche Δ der kontinuierlichen Verteilungen darstellt. Die Konvergenz gegen einen Grenzwert wird im Rahmen der Simulation durch eine Stoppregel geprüft. Das Abbruchkriterium besagt, dass die Δ -Werte für die n feinsten Klasseneinteilungen jeweils um nicht mehr als $|y|$ voneinander divergieren dürfen. Ist dieses Kriterium erfüllt, dann bricht das Programm ab und gibt die Zahl der Klassen und den zuletzt ermittelten Wert von Δ zurück (siehe auch Anhang). Dieser Wert wird als Schätzung des Δ der zugrundeliegenden kontinuierlichen Verteilungen genommen.

Die Anzahl notwendiger Klassen bis zur Konvergenz gegen den wahren Δ -Wert der beiden Grundgesamtheiten sollte vom gewählten Intervall und der Dispersion der Grundgesamtheiten abhängen. Der Spezialfall einer einzigen Klasse birgt keine Unterscheidungsmöglichkeit zwischen zwei Verteilungen, da die Normalisierung der Häufigkeiten in den einzelnen Klassen zwangsläufig zu keiner Unterscheidbarkeit führt, selbst wenn die Dichten für das gewählte Klassenmittel unterschiedlich sein sollten.

Als Stoppregel wurde bei der folgenden Simulation eine Abweichung der letzten vier errechneten Δ -Werte von $\leq |0.001|$ gewählt. Es werden jeweils zwei Normalverteilungen mit spezifischer Lage und Dispersion gewählt und für sie die Anzahl der Klassen inner-

Tabelle 4.1: Anzahl notwendiger Klassen bis zur Erfüllung der Stoppregel bei der Schätzung des „wahren“ Δ in Abhängigkeit der Grundgesamtheiten $N_1(0, 1)$ $N_2(5, \sigma)$ bei gegebenem Intervall $[-10; +30]$

σ_{N_2}	1	3	5
Klassen	32	61	151
Δ	5	5,008	5,4

Tabelle 4.2: Anzahl notwendiger Klassen zur Schätzung des „wahren“ Δ von den Grundgesamtheiten $N_1(0, 1)$ und $N_2(5, 3)$ in Abhängigkeit des Ausgangsintervalls

	Intervall					
	$[-10, +30]$	$[-20, +30]$	$[-24, +30]$	$[-25, +30]$	$[-30, +30]$	$[-40, +30]$
Klassen	61	68	241	117	58	163
Δ	5,008	5,008	5,005	5,008	5,009	5,008

halb eines vorgegeben Intervalls berechnet, die notwendig sind, damit der errechnete Wert von Δ das Abbruchkriterium erfüllt. Tabelle 4.1 gibt bei gegebenem Intervall die Anzahl von Klassen wieder, die zur Erreichung des Abbruchkriteriums und damit zur Schätzung des wahren Δ in Abhängigkeit der kontinuierlichen Verteilungen notwendig sind. Je größer die Streuung einer Verteilung ist, desto feiner muss die Klasseneinteilung sein, damit eine ausreichende Näherung erzielt werden kann. Betrachtet man Δ als die Verschiebung von Quellen zu Senken, dann lässt sich die gemachte Beobachtung folgendermaßen erklären. Die Referenzverteilung repräsentiere die Verteilung, in welche die zweite Verteilung, die in ihrer Streuung verändert wird, überführt werden soll. Je größer die Streuung der zweiten Verteilung, desto mehr Masse der Verteilung muss von weiter weg in Richtung Senken verschoben werden. Damit nimmt zum einen die absolute Größe von Δ zu. Zum anderen werden diese Massen aber erst dann erkannt, wenn man eine feinere Klasseneinteilung vornimmt. Es ist also eine feinere Klasseneinteilung notwendig, damit das wahre Δ entsprechend der Stoppregel genau genug ermittelt werden kann.

Tabelle 4.2 gibt den Einfluss der Wahl des Intervalls auf die notwendige Zahl der Klassen zur Erreichung des Abbruchkriteriums und damit zur Schätzung von Δ wieder. Hier zeigt sich, dass man nicht einfach sagen kann, dass je größer das Intervall ist, welches man zur Schätzung des wahren Δ heranzieht, desto mehr Wiederholungen werden benötigt, bis das Abbruchkriterium erfüllt ist. Die Anzahl notwendiger Klassen hängt vielmehr von der Kombination der spezifischen betrachteten Verteilungen und der Wahl des Intervalls ab.

Das Intervall sollte so gewählt werden, dass es den größten Teil der Masse der kontinuierlichen Verteilungen erfasst. Ansonsten wird der ermittelte Δ -Wert nicht dem wahren Wert der zu untersuchenden Verteilungen entsprechen. Liegt ein großer Teil des Intervalls in Bereichen, wo die Verteilungen ohne Masse sind, dann werden viele Unterteilungen notwendig sein, bis es zu einer guten Annäherung der Schätzung des wahren Δ -Wertes kommt. Bevor man eine Schätzung von Δ vornimmt, sollte man daher eine Abschätzung der Dispersion der Verteilungen der Grundgesamtheiten vornehmen, um nicht eine unnötig feine Klasseneinteilung, d.h. unnötig viele Wiederholungen vornehmen zu müssen, bevor man zu einer einigermaßen genauen Schätzung des wahren Δ der Grundgesamtheiten kommt.

4.1.2 Verteilungen unterschiedlicher Lage

Man betrachte zwei Verteilungen X und Y . Es stellt sich die Frage, ob eine lineare Verschiebung einer der beiden Verteilungen zu einer linearen Veränderung von Δ führt, wenn der Abstand zwischen Merkmalsausprägungen durch die absolute Differenz der Ausprägungen gegeben ist.

Bevor man den Effekt von der Verschiebung von Verteilungen gegeneinander auf Δ untersuchen kann, muss die Lageverschiebung einer Verteilung definiert werden: Die Lageverschiebung der Verteilung $P_X(X = x)$ einer Zufallsvariablen X um den Wert a ergibt eine neue Verteilung $Z = X + a \rightarrow P(Z = z) = P(X = z - a) \not\Rightarrow P(X = x) = P(Z = z + a)$. Bei einer reinen Lageverschiebung einer Verteilung X um den Wert a verändert sich die Form der Verteilung nicht. Damit ergibt sich das arithmetische Mittel der Verteilung P_Z als:

$$\mu_{P_Z} = \mu_{P_X} + a$$

Da die Form der Verteilung unverändert ist, ist auch die Varianz als Dispersionsparameter unverändert: $\sigma_{P_Z}^2 = \sum (Z - \mu_{P_Z})^2 = \sum ((x + a) - (\mu_{P_X} + a))^2 = \sum (x - \mu_{P_X})^2$

Es soll nun $\Delta_{X,Y}$ mit $\Delta_{Z,Y}$ verglichen werden, wobei $Z = a + X$ ist. Jeder Verschiebung s_{XY} entspricht eine solche s_{ZY} mit $s_{XY}(x, y) = s_{ZY}(x + a, y)$ und damit gilt $\Delta(s_{XY}) = \sum_{x,y} s_{XY}(x, y) \cdot |x - y|$ bzw. $\Delta(s_{ZY}) = \sum_{z,y} s_{ZY}(z, y) \cdot |z - y| = \sum_{x,y} s_{XY}(x, y) \cdot |a - x - y|$. Durch die Verschiebung zweier Verteilungen gegeneinander entlang einer Werteskala können sich die Häufigkeitsrelationen der einzelnen Merkmalsausprägungen i_X zu den Ausprägungen j_Y einer zweiten in der Verteilungsform unveränderten aber in der Lage veränderten Verteilung Y ändern, wodurch für die „minimal kostenaufwendigen“ Shift-Transformationen s_{XY} und s_{ZY} nicht notwendigerweise gilt $\hat{s}_{XY}(x, y) = \hat{s}_{ZY}(x + a, y)$. Damit gilt dann auch nicht notwendigerweise, dass

$\Delta(s_{XY}) + a = \Delta(s_{ZY})$ ist.

Analytisch kann die Veränderung von Δ bei einer Verschiebung zweier Verteilungen gegeneinander also nicht einfach hergeleitet werden. In der vorliegenden Arbeit werden daher über Simulationen die Effekte der Verschiebung ausgesuchter Verteilungen gegeneinander untersucht, um so eine Vorstellung über die Qualität unterschiedlicher Δ -Werte zu erhalten.

Im Rahmen dieser Arbeit muss die analytische Herleitung der Frage, wie sich der lineare Verlauf in Abbildung 4.1 erklären lässt, wo sich doch die Relationen der Y_i zu den X_j teilweise ändern (siehe auch Abbildung 4.7), offen bleiben.

Im nächsten Schritt soll geprüft werden, ob sich diese Linearität von Δ auch für zwei unsymmetrische Verteilungen ergibt (z.B. F-Verteilungen oder Gamma-Verteilungen unterschiedlicher Form), die gegeneinander verschoben werden.

Beispiel 1 In diesem Beispiel wird Δ für zwei Normalverteilungen $N_1(0, 1)$ und $N_2(\mu, 1)$ berechnet, die sich nur in ihrem Mittelwert unterscheiden, nicht aber in ihrer Varianz. Durch eine Veränderung von μ wird die zweite Verteilung zu Demonstrationszwecken in ihrer Lage gegenüber der ersten verschoben. Für die jeweiligen Verteilungspaare wird sowohl Δ geschätzt, als auch d_0 ermittelt (Verfahren s.o.).

Wie man aus der Tabelle 4.3 und der Abbildung 4.1 sieht, verändern sich Δ und d_0 unterschiedlich je nach Mittelwertdifferenz μ zwischen den betrachteten Verteilungen. Zwischen der Mittelwertdifferenz μ zweier normalverteilter Grundgesamtheiten gleicher Varianz und Δ besteht in diesem Beispiel ein linearer Zusammenhang. Δ verändert sich proportional zum Mittelwertsunterschied der beiden Verteilungen. d_0 ist dagegen nach oben bei 1 begrenzt und nähert sich für zwei Normalverteilungen asymptotisch diesem Wert.

Beispiel 2 Der lineare Verlauf von Δ ergibt sich auch für zwei gleichförmige Gamma-Verteilungen (shape=2), welche gegeneinander verschoben sind. Im Fall einer vollständigen Identität ist Δ gleich 0. Mit zunehmendem Unterschied in der Lage der Verteilungen nimmt Δ linear zu (siehe Tabelle 4.4). Vor allem aber gilt: $\Delta =$ Mittelwertdifferenz der beiden Verteilungen!

4.1.3 Verteilungen gleicher Lage aber unterschiedlicher Dispersion

Beispiel 3 In diesem Beispiel wird Δ für zwei Normalverteilungen ermittelt, welche sich nicht im Mittelwert, aber zunehmend in der Varianz voneinander unterscheiden.

Tabelle 4.3: Verhältniss zwischen Mittelwertsunterschieden $N_1(0, 1)$ und $N_2(\mu, 1)$, Anzahl notwendiger Wiederholungen bis zum Abbruchkriterium (letzte 4 Δ -Werte nicht unterschiedlicher als 0,001), Δ und d_0 -kontinuierlich

μ	Anzahl Klassen	Δ	d_0 -kontinuierlich
0,001	16	0,001	0,0004
0,005	19	0,005	0,0020
0,010	20	0,010	0,0040
0,020	21	0,020	0,0080
0,040	22	0,040	0,0160
0,060	23	0,060	0,0239
0,080	23	0,080	0,0319
0,100	17	0,100	0,0399
0,200	18	0,200	0,0797
0,400	18	0,400	0,1585
0,600	18	0,600	0,2358
0,800	16	0,800	0,3108
1,000	25	1,000	0,3829
2,000	24	2,000	0,6827
3,000	23	3,000	0,8664
4,000	25	4,001	0,9545
5,000	24	5,000	0,9876
10,000	34	9,999	1,0000

Tabelle 4.4: Unterschied gemessen mit Δ und d_0 zwischen zwei gegeneinander verschobenen Gamma-Verteilungen (Shapefaktor=2). Die errechneten Δ -Werte ergeben sich bei den Kriterien (Intervall $[-30, +30]$, Abweichung von weniger als 0,01 über die letzten 8 Werte.

Verschiebung um	Δ	d_0
0	0	0
+3	3,0012	0,8120
+5	5,0008	0,9601
+10	10,0011	0,9995
+15	14,9985	≈ 1

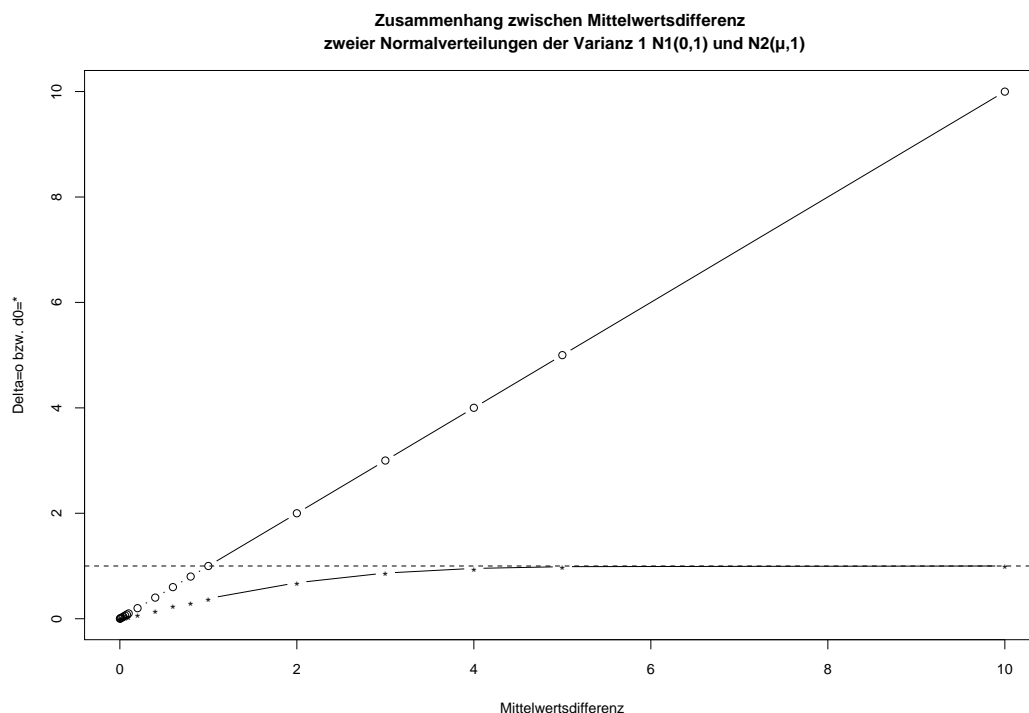


Abbildung 4.1: Entwicklung von Δ (○) und d_0 (*) bei Veränderung der Mittelwertdifferenz μ zweier Normalverteilungen $N_1(0, 1)$ und $N_2(\mu, 1)$ mit gleicher Varianz

Die Ergebnisse sind in der Tabelle 4.5 und der Abbildung 4.2 wiedergegeben. Δ ändert sich proportional zur Veränderung der Standardabweichung der zweiten Verteilung. Es ist nicht zu erwarten gewesen, dass sich Δ linear mit der Veränderung der Standardabweichung verändert. Wie es zu diesem Phänomen kommt, muss erst noch analytisch gezeigt werden.

Bei gleicher Lage kann Δ als Maß des Unterschiedes in der Dispersion zweier Verteilungen interpretiert werden.

4.1.4 Verteilungen unterschiedlicher Lage und unterschiedlicher Verteilungsform

Beispiel 4 Als Beispiel für diskrete Verteilungen seien zwei Verteilungen Y und X gegeben mit den in Tabelle 4.6 angegebenen Häufigkeiten. Es zeigt sich, dass eine Verschiebung von Y auch Δ verändert. Die Verschiebung von Y nach links verändert solange nichts an der Relation der Werte von X und Y' zueinander, solange $P_{Y'}(Y' = y + a)$ mit $a \geq -4$ gilt. Alle Werte von X müssen nach rechts verschoben werden, um einen Ausgleich mit Y zu erzielen (siehe Abbildung 4.3). Bei einer Verschiebung von Y um $-4 \geq a \geq -5$ nimmt Δ nur um 0,6 Einheiten ab, da es durch die Verschiebung

Tabelle 4.5: Verhältnis zwischen Varianzunterschieden $N_1(0, 1)$ und $N_2(0, \sigma_2)$, Anzahl notwendiger Wiederholungen bis zum Erreichen des Abbruchkriteriums (letzte 4 Δ -Werte nicht unterschiedlicher als 0,01), „wahre“ Δ -Werte bei gegebenen Verteilungen und d_0 -kontinuierlich

σ_2	Anzahl Klassen	Δ	d_0 -kontinuierlich
0,01	53	0,7948	0,97338254
0,05	53	0,7945	0,88821745
0,10	99	0,7239	0,79821594
0,30	54	0,5558	0,52174193
0,60	30	0,3167	0,24198157
0,90	16	0,0788	0,05633182
1,00	-	0	0
1,20	31	0,1646	0,08798942
1,40	36	0,3163	0,16131522
1,60	45	0,4837	0,22336483
1,80	51	0,6418	0,27655934
2,00	61	0,8024	0,3226746
3,00	124	1,6031	0,4843280
4,00	109	2,4011	0,5817632
5,00	209	3,1953	0,6471153
10,00	85	7,2371	0,7982159

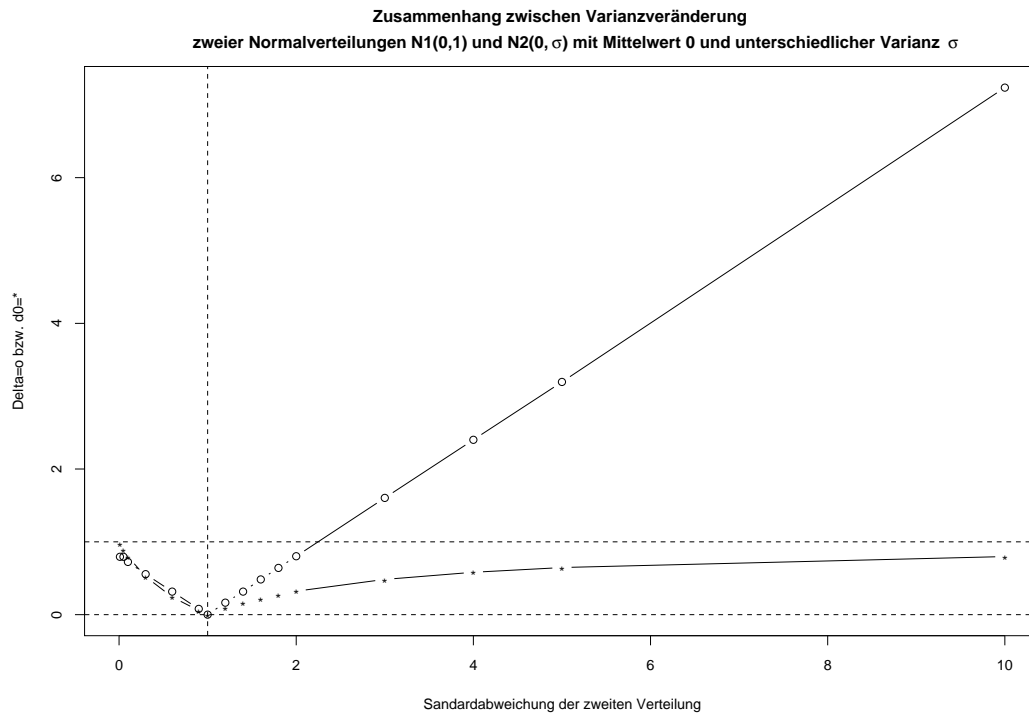


Abbildung 4.2: Entwicklung von Δ (○) und d_0 (*) bei Veränderung der Varianzunterschiede zweier Normalverteilungen $N_1(0,1)$ und $N_2(1,\sigma)$

der Verteilung von Y dazu kommt, dass nun Quellen größer als die Senken sind und daher zum Ausgleich nach links verschoben werden müssen. In 80% der Fälle sind bei den Verschiebungen X -Werte kleiner als Y -Werte und in 20% der Fälle sind X -Werte größer als Y -Werte, daher kommt es netto zu einer Veränderung von Δ um $-0,6 = 0,8 \cdot (-1) + 0,2 \cdot (+1)$. Für dieses Beispiel wird deutlich, dass sich Δ bei einer Verschiebung der Verteilungen gegeneinander nur dann linear verändert, wenn sich durch die Verschiebung das Verhältniss der Lage von Quellen und Senken zueinander nicht verändert. Verändert sich die relative Lage der Quellen und Senken zueinander, dann kommt es in dem gegebenen Beispiel zweier diskreter Verteilungen zu einer Veränderung des Ausmaßes der Veränderung von Δ bei Verschiebung der Verteilungen gegeneinander (siehe Abbildung 4.4).

Dieses Beispiel verdeutlicht den Unterschied von d_0 und Δ für diskrete Verteilungen. d_0 ist solange gleich 1, bis es zu einer Überlappung in den Merkmalsausprägungen kommt. In diesem Moment nimmt d_0 einen Wert kleiner 1 an, wird aber wieder gleich 1, sobald die Verteilungen auch nur ein wenig weiter gegeneinander verschoben werden, so dass sie wieder keine Merkmalsausprägungen gemeinsam haben. Der Verlauf von d_0 zweier diskreter Verteilungen entlang einer metrischen Skala ist also nicht monoton

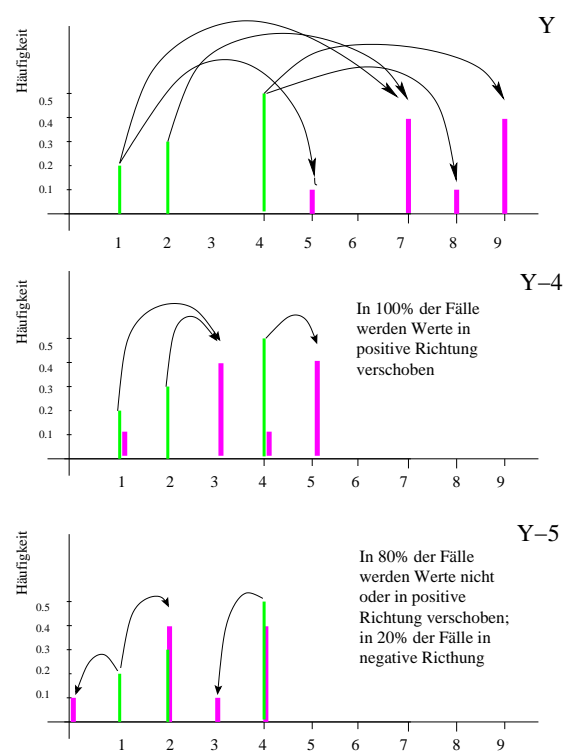


Abbildung 4.3: Veränderung der Relation von Quellen und Senken durch die Verschiebung zweier diskreter Verteilungen gegeneinander

Tabelle 4.6: Beispiel der Verschiebung zweier diskreter Verteilungen gegeneinander und der Einfluss auf Δ und d_0 . In den einzelnen Zellen sind die Häufigkeiten der Merkmalsausprägungen der einzelnen Verteilungen angegeben. In den letzten drei Spalten stehen die Werte von d_0 und Δ der jeweiligen Verteilung Y' zur Verteilung X der ersten Zeile und die Mittelwertsdifferenzen der jeweiligen Verteilung Y_i und X .

	Merkmalsausprägung													d_0	Δ	μ		
	-4	-3	-2	-1	0	1	2	3	4	5	6	7	8				9	
X						0,2	0,3		0,5									
Y										0,1		0,4	0,1	0,4	1	4,9	4,9	
Y_{-1}								0,1			0,4	0,1	0,4	0,9	3,9	3,9		
Y_{-2}								0,1		0,4	0,1	0,4	1	2,9	2,9			
Y_{-3}							0,1		0,4	0,1	0,4	0,5	1,9	1,9				
Y_{-4}						0,1		0,4	0,1	0,4	0,8	0,9	0,9					
Y_{-5}					0,1		0,4	0,1	0,4	0,3	0,3	-0,1						
Y_{-6}				0,1		0,4	0,1	0,4	0,7	1,1	-1,1							
Y_{-7}			0,1		0,4	0,1	0,4	0,6	2,1	-2,1								
Y_{-8}		0,1		0,4	0,1	0,4	0,8	3,1	-3,1									
Y_{-9}	0,1		0,4	0,1	0,4	1	4,1	-4,1										

im Verlauf, sondern es gibt für bestimmte Lagen der Verteilungen zueinander - immer dann, wenn sie gemeinsame Merkmalsausprägungen haben - Sprungstellen. Δ dagegen fällt monoton bis es ein Minimum erreicht, welches durch die Unterschiedlichkeit der Verteilungsformen bedingt ist.

Beispiel 5 In einem weiteren Beispiel der Verschiebung zweier Verteilungen gegeneinander werden eine Normalverteilung $N(0,1)$ und eine Gammaverteilung (Shape factor=2) gegeneinander verschoben (siehe Abbildung 4.5). Das Ergebnis aus dieser Simulation ist in der Abbildung 4.6 dargestellt. Man kann auch hier sehen, dass Δ sich linear verändert, wenn die Verteilungen in ihrer Lage sehr verschieden sind. Im Bereich maximaler Überlagerung der Verteilungen kommt es zu einer allmählichen Annäherung an das Minimum von etwa $\Delta = 0,33$, danach nimmt der Wert für Δ wieder zu. Die Bereiche der linearen Abnahme bzw. Zunahme haben eine Steigung von 1 bzw. $-1,04$ bei Bestimmtheitsmaßen von $R^2 = 1$. Die Abweichung von -1 als idealtypischem Wert bei proportionalem Zusammenhang zwischen der Veränderung der Lage zweier Verteilungen zueinander und Δ kann durch Schätzungenauigkeiten bei der Ermittlung von Δ verursacht sein.

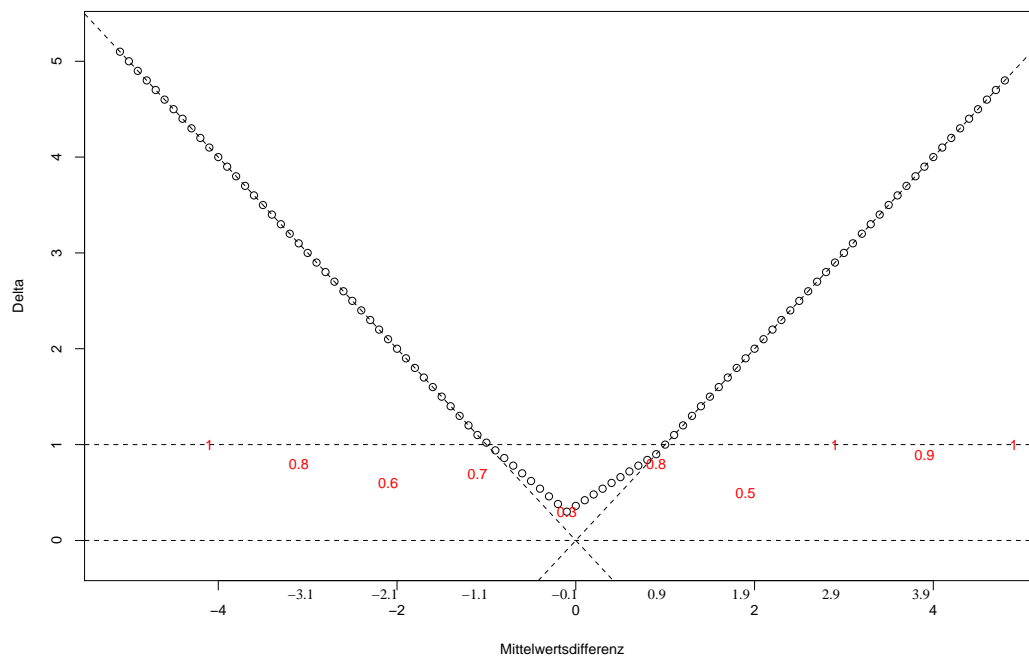


Abbildung 4.4: Entwicklung von Δ und d_0 bei der Verschiebung zweier diskreter ungleichförmiger Verteilungen gegeneinander. In Bereichen von Mittelwertdifferenzen deutlich größer 1 besteht ein linearer Zusammenhang zwischen der Veränderung von Δ und Zu- oder Abnahme der Mittelwertdifferenz der beiden Verteilungen. Im Bereich gleicher Mittelwerte, kommt der Einfluss unterschiedlicher Verteilungsform zur Geltung und damit eine Abweichung von der linearen Beziehung. d_0 ist immer 1 außer für Mittelwertdifferenzen von -3,1, -2,1, -1,1, -0,1, 0,9, 1,9 und 3,9. Für diese Werte sind die d_0 Werte in der Abbildung rot angegeben.

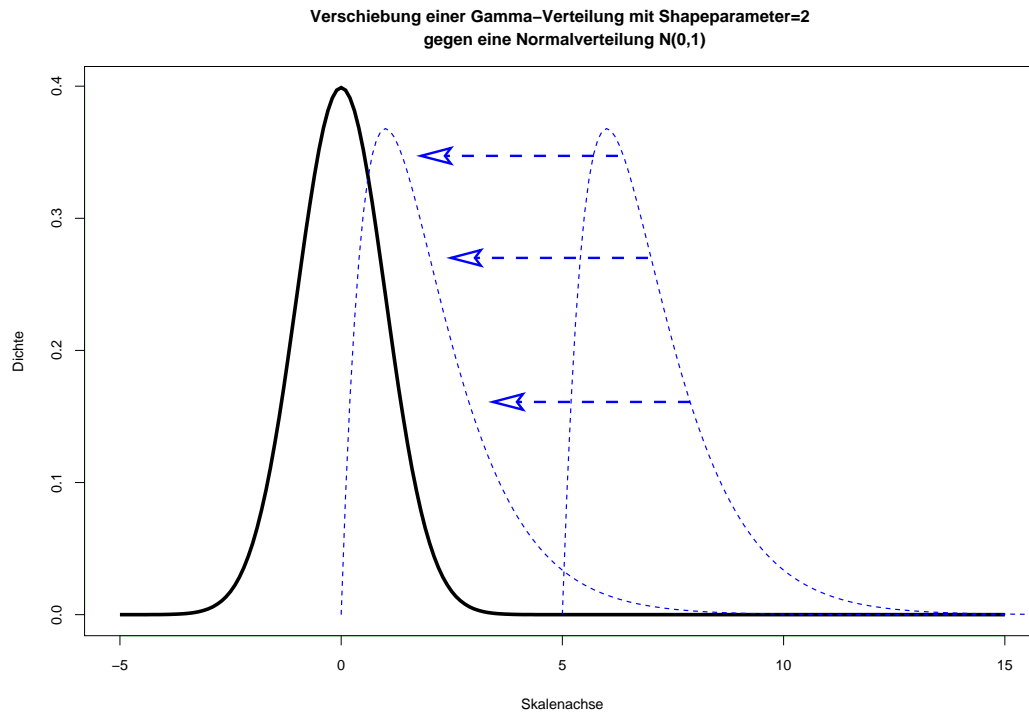


Abbildung 4.5: Lageverschiebung einer Gamma-Verteilung (shape=2) gegen eine Normalverteilung $N(0,1)$.

Beispiel 6 Überlegt man nun, welchen Einfluss die Varianz der Grundgesamtheiten im Zusammenhang mit unterschiedlicher Lage auf die Größe von Δ hat, so ist davon auszugehen, dass die Zunahme der Unterschiedlichkeit der Verteilungen auch zu einer Zunahme von Δ führt. Beispielhaft sollen hier zwei Normalverteilungen miteinander verglichen werden $N_1(0, 1)$ und $N_2(10, \sigma)$, wobei $\sigma = 1, 3, 5, 7, 15$ ist (siehe auch Abbildung 4.8).

Hier kommt es zu der Überlagerung von zwei Effekten. Der eine ist der, dass sich durch die Zunahme der Varianz der zweiten Grundgesamtheit, die Überlagerung der beiden Grundgesamtheiten verändert. Die Überlagerung der Grundgesamtheiten stellt eine zu $1-d_0$ für diskrete Merkmale äquivalente Größe dar. Sie läßt sich hier exakt ermitteln, weil die Verteilungsfunktion bekannt ist. Mit der Abnahme von d_0 -stetig nimmt die Menge der Quellen und Senken ab. Es müssen also weniger Anteile der Grundgesamtheiten verschoben werden, damit die zwei Verteilungen ineinander überführt werden. Dies sollte zu einer Abnahme von Δ führen.

Bei einer Ermittlung der überlagerten Bereiche und damit von d_0 -stetig kommt man für die Modellverteilungen zu den in Tabelle 4.7 angegebenen Werten. Durch die Zunahme der Varianz einer der beiden Normalverteilungen kommt es zu einer Abnahme

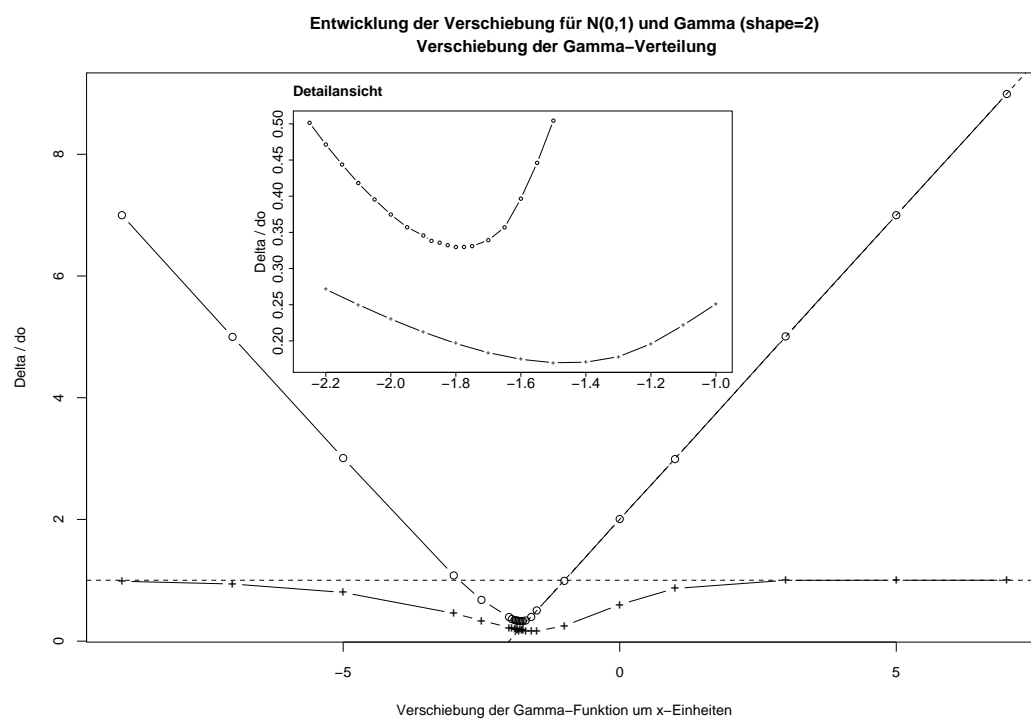


Abbildung 4.6: Entwicklung von Δ (\circ) und d_0 ($+$) bei Veränderung der Lage einer Normalverteilung $N_1(0,1)$ und einer Gamma Verteilung (shape=2) zueinander (siehe Abbildung Nr. 4.5).

Tabelle 4.7: Unterschied zwischen den Modellverteilungen $N_1(0, 1)$ und $N_2(10, \sigma)$ mit $\sigma = 1, 3, 5, 7$ und 15 gemessen in d_0 und Δ

1. Verteilung	2. Verteilung	d_0 -stetig	Δ
N(0,1)	N(10,1)	$\simeq 1$	9,9996
N(0,1)	N(10,3)	0,989	9,9996
N(0,1)	N(10,5)	0,931	10,0209
N(0,1)	N(10,7)	0,885	10,2384
N(0,1)	N(10,15)	0,881	13,6872

von d_0 -stetig, da die Überlagerung der Dichtefunktionen zunimmt.

Neben der Überlagerung der beiden Verteilungen verändert sich auch die Verteilung in dem Sinne, dass immer mehr Typen weiter weg verschoben werden müssen, um einen Ausgleich zwischen den Verteilungen in Bezug auf die Typen und ihre Häufigkeiten zu erreichen. Mit anderen Worten: die Quellen und Senken liegen immer weiter auseinander. Dieser zweite Effekt sollte zu einer Zunahme von Δ führen. Da sich hier beide Effekte überlagern, läßt sich nicht von vornherein abschätzen, wie sich Δ verändern wird.

Für die Beispielveilungen wird d_0 mit zunehmendem σ der zweiten Modellverteilung kleiner. Damit wird der Anteil von „Quellen“ und „Senken“ an der Gesamtheit der Merkmalsausprägungen geringer. Δ dagegen steigt mit zunehmendem σ . Hier handelt es sich also um ein Beispiel in dem d_0 und Δ gegenläufig sind. d_0 nimmt ab – von fast 1 auf etwa 0,88 – und Δ nimmt zu von etwa 10 auf 13,7. Dies muss darauf zurückzuführen sein, dass die Merkmalsdifferenzen zwischen den Quellen und Senken erheblich größer werden. Dies scheint auch Abbildung 4.8 nahezulegen.

Die Effekte isoliert zu betrachten geht am einfachsten für uniforme Verteilungen, die zusätzlich noch diskontinuierlich sein können. Dabei läßt sich vorstellen, dass sich bei gleichbleibendem Anteil an Überlappung der Rest der Verteilungen zunehmend von einander entfernt, Δ damit also größer wird. In diesem Fall zeigt Δ Unterschiede in den Merkmalsausprägungen auf, die nicht in den Verteilungsdifferenzen, welche durch d_0 beschrieben werden, widerspiegelt werden! Δ ist insofern interessant, als es Effekte der Lage und der Verteilungsform gleichzeitig betrachtet. Es läßt sich somit z.B. die Frage beantworten, welcher Einfluss auf die Unterscheidung zweier Verteilungen größer ist: Lageveränderungen oder Veränderungen der Verteilungsform. Diese Unterscheidung ist dann wichtig, wenn es um die Beurteilung des Züchtungsfortschrittes geht und man gleichzeitig sicherstellen will, dass Anpassungspotenzial i.S.v. Merkmalsvariation nicht im Rahmen der Züchtungsauslese verloren gegangen ist.

Besonders die gleichzeitige Anwendung der Maße d_0 und Δ erlaubt eine umfassende Beschreibung der Unterschiede von Kollektiven. d_0 beschreibt die Verteilungsunterschie-

de und Δ Merkmalsdifferenzen. Die Unabhängigkeit von Modellannahmen aber gleichzeitig einfache Interpretation i.S. bekannter Lage- und Dispersionsparameter zeichnet Δ aus.

4.2 Statistische Eigenschaften von Delta

4.2.1 Anwendung von Δ zum Test von Hypothesen

Man betrachte Merkmalsausprägungen in zwei Grundgesamtheiten. Es sei aber nicht möglich Vollerhebungen durchzuführen und damit den wahren Unterschied zwischen den beiden Grundgesamtheiten zu ermitteln. Vielmehr können nur zufallsmäßig Stichproben aus den Grundgesamtheiten gezogen werden. Der Unterschied zwischen den Verteilungen in den Stichproben soll mit einem Unterschiedsmaß Δ bewertet werden. Es wird gefragt, ob der Wert, den man erhält, eine Aussage über die Unterschiede in den Grundgesamtheiten erlaubt. Es ist also der wahre Wert von Δ aus dem Stichprobenwert für Δ zu schätzen und die Güte (Verlässlichkeit) dieser Schätzung zu beurteilen.

4.2.2 Modellverteilungen zur Abschätzung der Eigenschaft von Δ

Um einen ersten Eindruck des Einflusses von Stichprobeneffekten und Effekten des „wahren“ Unterschiedes zwischen Grundgesamtheiten zu haben, werden im Folgenden Normalverteilungen betrachtet. Da es sich hier nur um eine bestimmte Klasse von Verteilungen handelt, bedeutet dies eine bewusste Einschränkung. Im vorangegangenen Unterkapitel konnte gezeigt werden, dass Δ unabhängig von der Form der Verteilungen Merkmalsdifferenzen erfasst. In diesem Unterkapitel geht es vornehmlich um die Frage, ob das Stichproben- Δ ein guter Schätzer des „wahren“ ist. Als Einflussgrößen werden hier eher die Stichprobengrößen und die Dispersion der zugrundeliegenden Verteilungen vermutet, weshalb die gemachte Einschränkung auf eine Verteilungsform gerechtfertigt erscheint.

In den Abbildungen 4.7 und 4.8 sind die Verteilungen schematisch wiedergegeben, welche die Grundgesamtheiten repräsentieren sollen, aus denen im Folgenden Stichproben gezogen werden. In der Abbildung 4.7 sieht man die Dichteverteilung von vier Normalverteilungen ($N_R(0, 1)$ als Referenzverteilung, und $N(\mu, 1)$ mit $\mu = 0, 1, 3$ und 10). Diese Verteilungen dienen dazu, den Einfluss der Verschiebung entlang der Messskala zu beurteilen.

In der Abbildung 4.8 sind die Modellverteilungen zur Beurteilung des Einflusses unterschiedlicher Varianzen bei gegebenem Mittelwertsunterschied dargestellt. Bei der Referenzverteilung handelt es sich wieder um eine Normalverteilung $N(0,1)$. Die Verteilung, aus welcher die zweite Stichprobe gezogen wird, hat den Mittelwert 10 und jeweils eine unterschiedliche Standardabweichung ($\sigma = 1,3,5,7$ und 15).

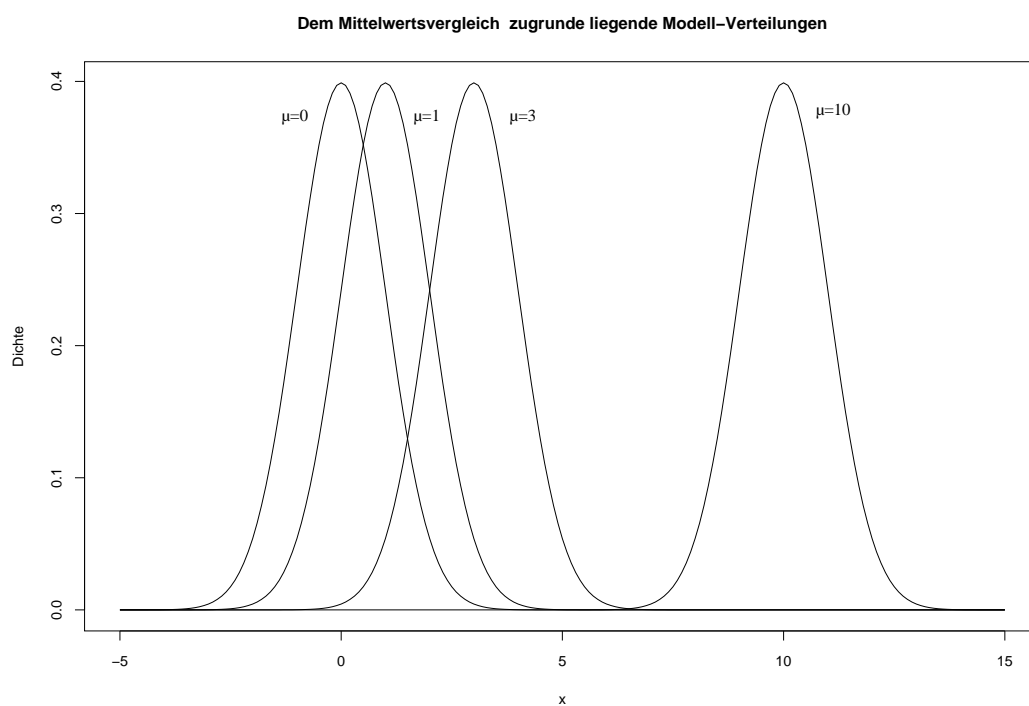


Abbildung 4.7: Schematische Darstellung der den Simulationen zugrundeliegenden Modellverteilungen: vier Normalverteilungen mit den Mittelwerten 0, 1, 3 und 10 und jeweils einer Standardabweichung von 1. Zur Simulation werden jeweils Stichproben aus der Verteilung $N(0,1)$ und einer der anderen Verteilungen gezogen.

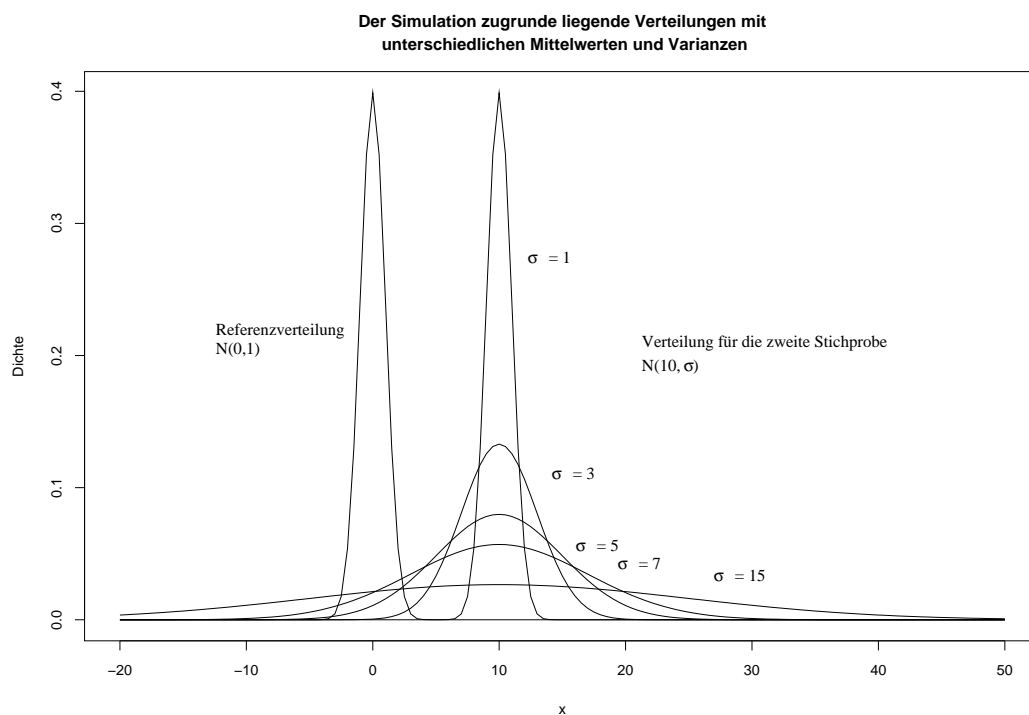


Abbildung 4.8: Schematische Darstellung der den Simulationen zugrundeliegenden Modellverteilungen: 6 Normalverteilungen $N(0,1)$ und $N(10,\sigma)$ mit $\sigma=1, 3, 5, 7$ und 15 . Es werden jeweils Stichproben aus der Verteilung $N(0,1)$ und einer der anderen Verteilungen miteinander verglichen.

4.2.3 Einfluss der Stichprobengröße

Um die Eigenschaften von Δ zu erkunden, wird von zwei Grundgesamtheiten ausgegangen. Aus diesen sollen jeweils eine Stichprobe gezogen werden und Δ zwischen diesen Stichproben berechnet werden. Um den Einfluss der Stichprobengröße auf die Genauigkeit der Beschreibung des Unterschiedes der beiden Grundgesamtheiten mit Hilfe zweier Stichproben und Δ als Unterschiedsmaß zu charakterisieren, wird zum einen von zwei identischen Grundgesamtheiten - Normalverteilungen mit Mittelwert 0 und Varianz 1 - ausgegangen, zum anderen von zwei Normalverteilungen, welche sich nur in ihrem Mittelwert unterscheiden $\mu_1 = 0$ und $\mu_2 = 3$. Der „wahre“ Unterschied zwischen den Grundgesamtheiten beträgt im ersten Fall $\Delta = 0$ und im zweiten Fall $\Delta = 3$ (hier ermittelt über die Approximationsmethode, welche auf Seite 34 beschrieben wurde).

Ermittlung der Stichprobenverteilung von Δ Aus diesen Grundgesamtheiten werden zwei unabhängige Stichproben gezogen und Δ berechnet. Der errechnete Wert wird gespeichert. Dies wird 1000 mal wiederholt. Damit ergibt sich für eine gegebene Stichprobengröße jeweils eine Verteilung von Δ durch die unabhängigen Wiederholungen der Berechnung basierend auf zwei Zufallsstichproben aus der/den Grundgesamtheit/en.

Konsistenz des Schätzers Das so beschriebene Verfahren wird für verschieden große Stichproben $N=5$, $N=50$ und $N=250$ wiederholt. Es besteht die Erwartung, dass die durch Wiederholungen zu ermittelnde Varianz der Stichprobenwerte von Δ umso geringer ist, je größer die Stichproben sind. Würden die Stichprobengrößen gegen unendlich gehen, dann sollte die Verteilung von Δ exakt dem Wert von Δ beim direkten - wenn auch unmöglichen - Vergleich der beiden Grundgesamtheiten entsprechen. Stammen die Stichproben aus derselben Grundgesamtheit, sollte Δ damit gegen Null streben für Stichprobengrößen gegen unendlich.

Aus der Abbildung 4.9 wird deutlich, dass die Verteilungen der errechneten Δ Werte basierend auf unabhängigen Wiederholungen von Stichproben aus zwei Grundgesamtheiten in Abhängigkeit von der Stichprobengröße stark variieren. Die Variation kann z.B. durch die Größe des Intervalls zwischen den 2,5% und dem 97,5% Quantilen gemessen werden. Je größer die Stichproben, desto weniger streuen die Δ -Werte der unabhängigen Wiederholungen. Dies entspricht der oben gemachten Erwartungen. Sind die beiden Grundgesamtheiten identisch, so ist Δ immer größer oder gleich dem „wahren“ Unterschied von Null.

Wenn die Stichproben aus derselben Grundgesamtheit stammen ($N_1(0, 1) = N_2(0, 1)$)

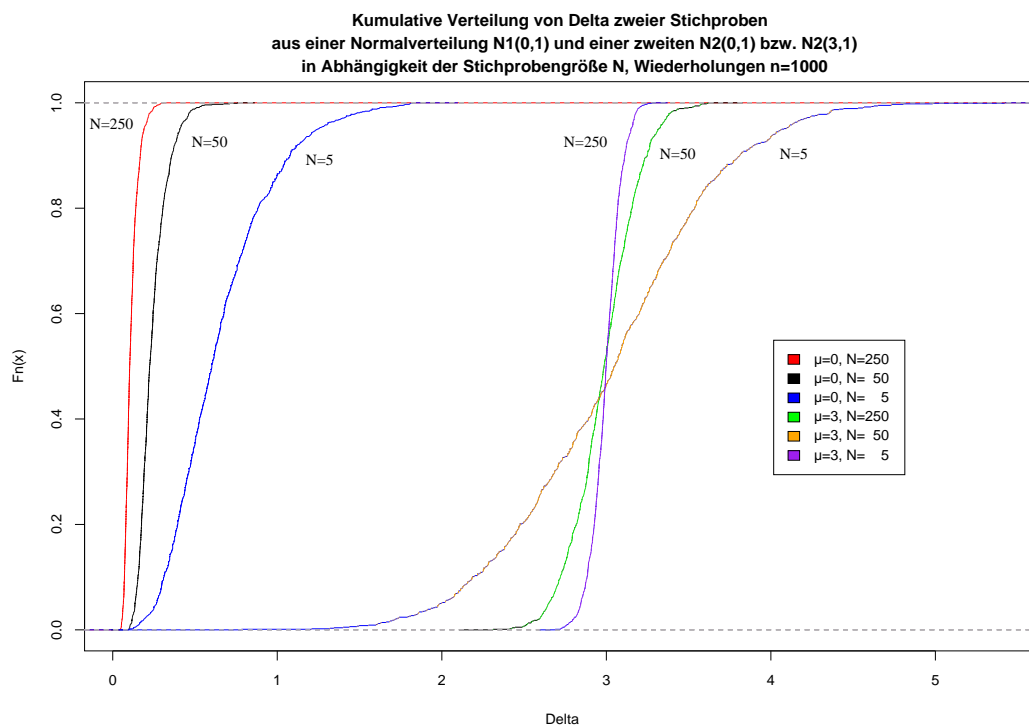


Abbildung 4.9: Einfluss der Stichprobengröße auf die Beschreibung des Unterschiedes zwischen zwei vorgegebenen Grundgesamtheiten mit Hilfe von Δ . Jeweils 1000 Wiederholungen liegen den kumulativen Verteilungen zugrunde. Links: Beide Grundgesamtheiten Normalverteilungen $N(0,1)$ mit $\Delta = 0$; Rechts: Grundgesamtheit 1 $N(0,1)$ und Grundgesamtheit 2 $N(3,1)$ mit $\Delta = 3$.

kann zur Schätzung des wahren Δ ein kleinerer Stichprobenumfang nicht einfach dadurch ausgeglichen werden, dass man zur Ermittlung der Stichprobenverteilung von Δ mehr Wiederholungen durchführt und anschließend den Median der Stichprobenverteilung als Schätzer für das wahre Δ nimmt. Im Fall zweier Stichproben aus derselben Grundgesamtheit wird der Median der Stichprobenverteilungen mit abnehmender Stichprobengröße größer, entfernt sich also vom wahren $\Delta = 0$. Hier steigt also die Möglichkeit der Überschätzung von Δ mit abnehmender Stichprobengröße. In wie weit dieser Effekt anhält, wenn sich die Grundgesamtheiten, aus denen die Stichproben stammen, in zunehmendem Maße unterscheiden, bleibt zu klären.

Für einen tatsächlichen Unterschied zwischen den Grundgesamtheiten, können die Δ Werte der Stichproben allerdings auch kleiner sein, als der „wahre Unterschied“. Beim Vorliegen eines tatsächlichen Mittelwertsunterschiedes zwischen den Grundgesamtheiten aus denen die Stichproben gezogen werden, streuen die ermittelten Werte von Δ um den „wahren“ Wert des Unterschiedes zwischen der Grundgesamtheit. Die Streuung ist umso größer, je kleiner die Stichproben sind. Die Präzision einer stichprobenbasierten Schätzung von Δ hängt also wie bei anderen Parametern auch von der Stichprobengröße ab.

Ist die Varianz in den Grundgesamtheiten sehr klein, dann können auch die Stichproben sehr klein sein. Die auf den Stichproben basierenden Werte von Δ würden trotzdem den Unterschied zwischen den Grundgesamtheiten gut repräsentieren.

Im Folgenden wird für die weitere Analyse der Eigenschaften von Δ von einer Stichprobengröße von $N=50$ ausgegangen. Hierbei handelt es sich um einen Kompromiss zwischen der Genauigkeit der auf den Stichproben basierenden Berechnung von Δ für die Beschreibung des Unterschiedes zwischen den Grundgesamtheiten und der Zeit, die zur Simulation der Effekte mit dem Computer benötigt wird.

4.2.4 Einfluss der Zahl der Wiederholungen

Um das Kriterium zu objektivieren, welches darüber entscheidet, wieviele Wiederholungen für eine spezielle Simulation notwendig sind, bedarf es einer Stoppregel, welche auf einem Abbruchkriterium basiert.

Die Wiederholungen der Berechnung von Δ zweier zufälliger Stichproben dienen der Erzeugung einer charakteristischen Verteilung von Δ -Werten für jedes Paar von Grundgesamtheiten und die gewählte Stichprobengröße. Es wird also eine Stichprobenverteilung erzeugt. Ein mögliches Abbruchkriterium wäre dadurch gegeben, dass bei einer zusätzlichen Wiederholung die Veränderung der Stichprobenverteilung in bezug auf einen bestimmten Parameter einen gewissen Grenzwert in den letzten n -Wiederholungen

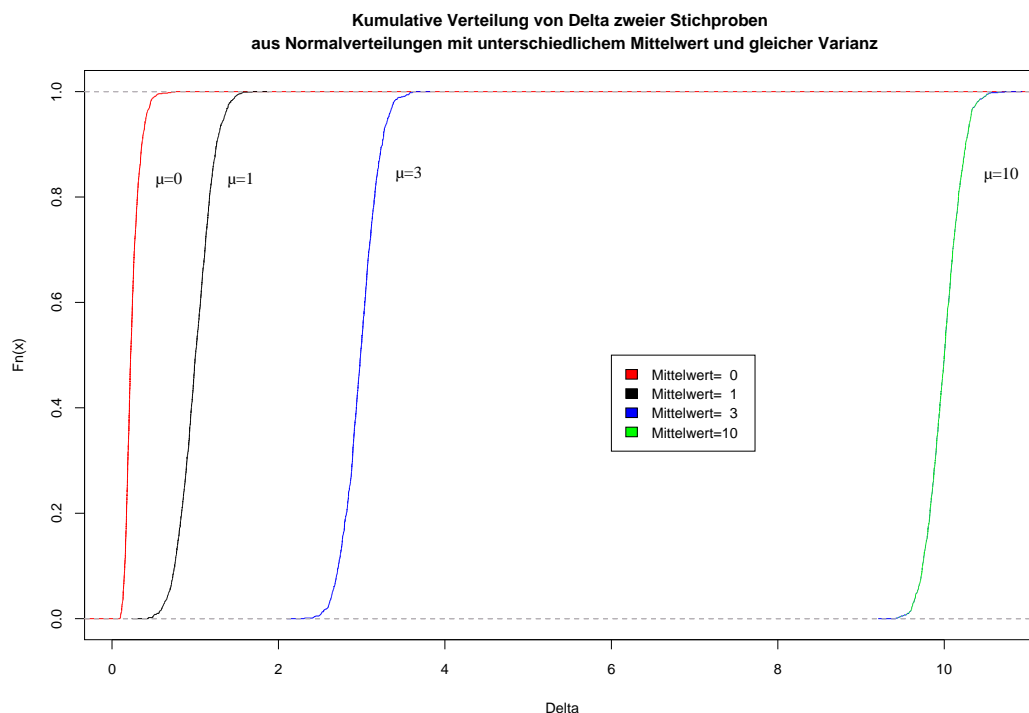


Abbildung 4.10: Kumulative Verteilungen der Δ -Werte von je 1000 Stichprobenpaaren der Größe 50 aus zwei Normalverteilungen $N_1(0, 1)$ und $N_2(\mu; 1)$ mit $\mu = 0, 1, 3$ und 10. Die „wahren“ Δ -Werte betragen nach dem oben beschriebenen Näherungsverfahren $\Delta = 0, 1, 3$ und 10.

nicht mehr überschreitet. Ein mögliches Abbruchkriterium ist die Veränderung des Medians als Lageparameter der Stichprobenverteilung oder aber die Veränderung bestimmter Quantile zur Beschreibung der Dispersion der Stichprobenverteilung.

Im vorliegenden Fall sollen sich der Median und das 10% und 90% Quantil in den letzten n Wiederholungen der Simulation um nicht mehr als x voneinander unterscheiden. Wobei n und $|x|$ frei wählbar sind.

4.2.5 Einfluss des Mittelwertes der Grundgesamtheiten

Um den Einfluss des Mittelwertes von Grundgesamtheiten auf die Stichprobenverteilung von Δ -Werten zu untersuchen, werden die Δ -Werte von 1000 Wiederholungen von zwei unabhängigen Stichproben miteinander verglichen. Für die Simulation werden normalverteilte Grundgesamtheiten gleicher Varianz, aber unterschiedlicher Mittelwerte (siehe Abbildung 4.7) angenommen. Die Mittelwertsunterschiede zwischen den Grundgesamtheiten betragen $\mu = 0, 1, 3$ und 10 Einheiten.

Mit einem zunehmenden Mittelwertsunterschied in den Grundgesamtheiten bei glei-

cher Verteilungsform, sollte ein Δ basierend auf zwei Stichproben aus den Grundgesamtheiten immer größere Werte annehmen. Das Ergebnis der Simulation ist in der Abbildung 4.10 dargestellt. Stammen die Stichproben aus der selben Grundgesamtheit, so ist die Verteilung der Δ -Werte linkssteil, da Δ minimal Null sein kann. Ansonsten wird durch Mittelwertsunterschiede der Grundgesamtheiten die Verteilung von Δ nur verschoben, d.h. die Verteilungsform nach 1000 Wiederholungen des Stichprobenziehens aus normalverteilten Grundgesamtheiten unterschiedlicher Mittelwerte aber gleicher Varianz wird entlang der x-Achse verschoben. Mit zunehmender Mittelwertsdifferenz in den normalverteilten Grundgesamtheiten gleicher Varianz wird auch der Median der Stichproben-Verteilungen der Δ -Werte größer, die Form der Verteilung ändert sich aber sonst nicht.

4.2.6 Einfluss der Varianz der Grundgesamtheiten

Überlegt man nun, welchen Einfluss die Varianz der Grundgesamtheiten auf die Größe von Δ hat, so kann man bei gegebener Mittelwertsdifferenz zwischen den Grundgesamtheiten (hier $|\mu_1 - \mu_2| = 10$, siehe Abbildung 4.8) die Varianz der einen Stichprobe variieren lassen und aus diesen Grundgesamtheiten wiederholt Stichproben ziehen. Es sei eine $N_1(0, 1)$ normalverteilte Grundgesamtheit gegeben. Die zweite normalverteilte Grundgesamtheit $N_2(10, \sigma)$ habe den Mittelwert 10 und eine Standardabweichung, welche zwischen $\sigma = 1, 3, 5, 7$ und 15 variiert. Für diese beiden Grundgesamtheiten werden dann wieder 1000 unabhängige Stichprobenpaare gezogen und Δ berechnet.

Wiederholt man das Ziehen der Stichproben, so sollte Δ bei größerer Varianz der Grundgesamtheit im Vergleich zu einer solchen mit kleinerer Varianz stärker streuen. Wie oben gezeigt, hat bei größerer Varianz der Grundgesamtheiten die Stichprobengröße einen erheblichen Einfluss auf die Stichprobenverteilung von Δ . Je kleiner die Stichprobengröße bei gegebener Varianz in der Grundgesamtheit, desto stärker können die Werte von Δ , die man an Hand der Stichproben errechnen kann, variieren. Ob Δ mit zunehmender Varianz der einen Grundgesamtheit größer oder kleiner wird, ist erst einmal ungewiß.

Das Ergebnis der Simulation ist in der Abbildung 4.11 wiedergegeben. Mit zunehmender Standardabweichung der zweiten Modell-Grundgesamtheit nimmt bei gegebener Stichprobengröße auch die Streuung (hier gemessen als Varianz) der auf den Stichproben basierten Werte für Δ zu. Die Mediane/arithmetischen Mittelwerte der Δ -Stichproben-Verteilungen verändern sich aber scheinbar nur dann, wenn es zu deutlichen Veränderungen der Standardabweichung in der Modell-Grundgesamtheit kommt.

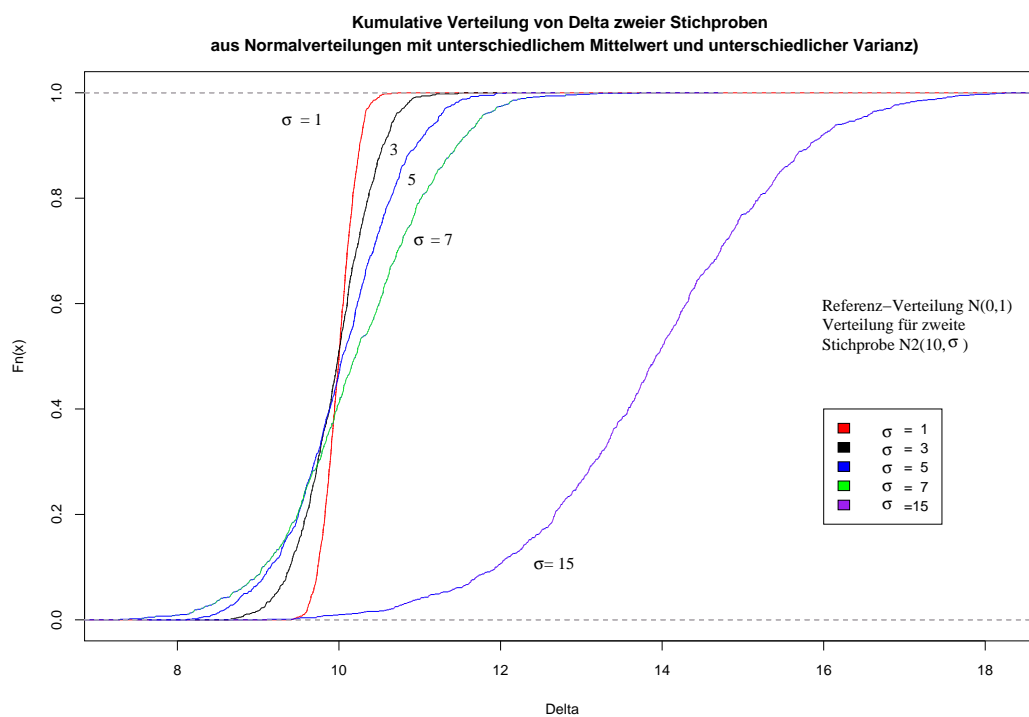


Abbildung 4.11: Kumulative Stichprobenverteilungen der Δ -Werte von je 1000 Stichprobenpaaren der Größe 50 aus zwei Normalverteilungen $N_1(0,1)$ und $N_2(10,\sigma)$ mit $\sigma = 1, 3, 5, 7$ und 15.

4.3 Diskussion

4.3.1 Beschreibung des Unterschieds zweier Verteilungen

Zur Beschreibung des Unterschiedes zweier Verteilungen werden in der Statistik Lage und Dispersion der Verteilungen miteinander verglichen. Δ berücksichtigt beide Aspekte bei der Quantifizierung des Unterschiedes zweier Verteilungen und damit den gesamten Merkmalsunterschied zwischen zwei Kollektiven. Nur bei Identität der Verteilungen wird Δ gleich 0. Ansonsten finden sowohl Unterschiede in der Lage, wie auch solche der Verteilungsform Berücksichtigung in der Größe von Δ .

Für den Fall gleicher Verteilungsformen in den beiden Grundgesamtheiten (Lokationsmodelle) kann der Unterschied der Grundgesamtheiten auch mit Hilfe der Mittelwerte (oder anderer Parameter der Verteilungen, sogenannter Lokationsparameter) der Stichproben aus den Grundgesamtheiten quantifiziert werden.

Problematisch wird dieses Vorgehen, wenn die zu vergleichenden Verteilungen nicht mehr die gleiche Verteilungsform haben. In diesem Fall bieten sich verteilungsunabhängige Methoden (sogenannte „nicht-parametrische“ Methoden) zur Beschreibung des Unterschiedes von Verteilungen an. Der Wilcoxon-Mann-Whitney Test, welcher auf der Beschreibung der stochastischen Tendenz beruht, ist solch ein Test (BRUNNER und MUNZEL, 2002). Da er auf Ranginformationen basiert, kann er zudem auch auf ordinal-skalierte Daten angewandt werden.

Δ kann zwar nur auf kardinal-skalierte Daten angewandt werden, hat aber auch den Vorteil, dass die Unterschiedsbeschreibung nicht von den Formen der zu beschreibenden Verteilungen abhängt.

Der Wilcoxon-Mann-Whitney Test beurteilt die relative Lage der zu vergleichenden Verteilungen zueinander. Darauf aufbauend ist eine Abschätzung an Hand der Ränge möglich, welche der Verteilungen tendenziell die kleineren Ränge besitzt. Da die Transformation der Merkmalsausprägungen in Ränge eine reine 0/1-Bewertung bei der Beurteilung der Unterschiedlichkeit der Ausprägungen darstellt, geht die Information über das absolute Ausmaß des Unterschiedes verloren. Die Rangierung sagt also nur über die Ordnung der Ausprägungen zueinander aus. Damit der Wilcoxon-Mann-Whitney Test signifikant ist, bedarf es einer deutlichen Lageverschiebung der Verteilungen. Δ erfasst dagegen den Unterschied, ohne eine Richtung entlang der Messskala zu benennen. Ist der Unterschied mit Δ erfasst, dann bedarf es einer weiteren Analyse, worauf dieser Unterschied beruht. Der Vorteil von Δ besteht darin, dass der absolute Unterschied auch dann weiter quantifiziert wird, wenn die eine Verteilung vollständig über der anderen liegt. Oder anders ausgedrückt, Δ entdeckt im Gegensatz zu Rang-basierten

Verfahren auch dann Unterschiede zwischen Verteilungen, wenn diese keine konsistenten Rangdifferenzen aufweisen. Mit Hilfe von Δ können Verteilungsform und Lage zweier Verteilungen gleichzeitig vollständig miteinander verglichen werden. Nur in dem Falle der Identität zweier Verteilungen nimmt dieses Unterschiedsmaß den Wert Null an.

Gegenüber d_0 hat Δ den Vorteil, dass die Unterscheidung von zwei sich sehr stark ähnelnden aber unterschiedlichen Merkmalsausprägungen anders bewertet wird, als eine Unterscheidung sehr extremer Merkmalsausprägungen. Damit ist Δ in der Lage, die zusätzliche Information der Lage der Verteilungen (Merkmalsdifferenzen) von kardinalskalierten Merkmalen zu berücksichtigen. Die andersartige Information durch die Berücksichtigung der Merkmalsdifferenzen wird in Beispiel 4 deutlich. Dort erfasst Δ den zunehmenden Abstand der Quellen und Senken zueinander (Merkmalsdifferenz), während d_0 die Zunahme der Überlagerung (Verteilungsdifferenz) hervorhebt.

Im Fall einer Verschiebung von Verteilungen gegeneinander, ist das Minimum von d_0 und Δ genau dann gleich 0, wenn die beiden Verteilungen identisch sind. Das Minimum wird dann erreicht, wenn die beiden Verteilungen lageidentisch sind und sich damit exakt überdecken. Für den Fall, dass sich zwei Verteilungen in ihrer Verteilungsform unterscheiden, ist bei dem gezeigten Beispiel für diskrete Verteilungen das zu erreichende Minimum von d_0 und Δ bei der Verschiebung der Verteilungen gegeneinander gleich aber ungleich 0 (siehe Beispiel 4 Seite 40). Die Gleichheit des Minimums kommt daher, dass die Unterschiede zwischen Quellen und Senken bei diesem speziellen Beispiel entweder 0 oder 1 sind und nicht über zwei Merkmalsausprägungen hinweg von Quellen zu Senken verschoben wird (siehe dazu auch die Anmerkung in [GREGORIUS ET AL., 2003](#), S. 965, Punkt 2.1). Das Minimum wird genau bei der gleichen Mittelwertsdifferenz der Verteilungen erreicht.

Für kontinuierliche Verteilungen unterschiedlicher Verteilungsform (siehe Beispiel 5 Seite 44) konnte gezeigt werden, dass die Minima von d_0 und Δ nicht gleich sein müssen und auch nicht bei derselben relativen Lage der zu vergleichenden Verteilungen zueinander erreicht werden (siehe Abbildung 4.6). Der unterschiedliche Verlauf von d_0 und Δ bei einer Verschiebung von zwei Verteilungen gegeneinander hängt von dem Datentyp (diskret oder kontinuierlich) und den Verteilungsformen ab.

Anders als bei gleicher Verteilungsform, kann Δ bei Unterschieden in der Verteilungsform nie den Wert 0 erreichen. Die Abweichung von Δ vom Wert 0 für zwei Verteilungen mit gleichem Mittelwert kann als Maß der Unterschiedlichkeit in der Verteilungsform angesehen werden. Anders ausgedrückt, kann der bei einer Verschiebung von zwei Verteilungen gegeneinander minimal mögliche Wert von d_0 bzw. Δ als ein Maß für die Unterschiedlichkeit der Verteilungsformen genommen werden.

Umgekehrt kann man die Variation einer Verteilung mit Referenz zu einer anderen Verteilung (zum Beispiel der degenerierten Verteilung, welche nur den Mittelwert, oder aber einen beliebigen anderen Wert enthält) beschreiben. Im Gegensatz zur Varianz, welche als Abstandsmaß die quadrierten Abweichungen vom arithmetischen Mittel betrachtet, kann bei Δ jedes beliebige Abstandsmaß zur Beschreibung der Variation herangezogen werden. Für die Variationsbeschreibung mit Hilfe von Δ bedarf es dann allerdings eines Konzeptes, mit dessen Hilfe sich die Wahl einer bestimmten Referenzverteilung begründen lassen muss. Außerdem muss das zu wählende Abstandsmaß bestimmt werden.

4.3.2 Stichproben aus unbekanntem Grundgesamtheiten

Die Beschreibung von Unterschieden zwischen Grundgesamtheiten mit Hilfe von Stichproben und des Unterschiedsmaßes Δ kann sowohl von der Stichprobengröße, wie auch der relativen Lage der zu vergleichenden Verteilungen zueinander beeinflusst werden.

Man muss prüfen, ob die gegebenen Stichproben aus einer gemeinsamen Grundgesamtheit stammen können. Wie oben gezeigt wurde, besitzt jede Grundgesamtheit (oder aber Paare davon) für gegebene Stichprobengrößen bei zufällmässigem Ziehen der Stichproben charakteristische Verteilungen von Δ -Werten. Die Beurteilung gefundener Δ -Werte für gegebene Stichproben kann jetzt für hypothetisierte Grundgesamtheiten erfolgen.

An Hand der für die hypothetisierten Grundgesamtheiten durch die Simulation erzeugten Verteilungen der Δ -Werte bei gleicher Stichprobengröße wie in den gegebenen Stichproben kann man eine Abschätzung treffen, wie wahrscheinlich es ist, einen Δ -Wert beim Ziehen aus der hypothetisierten Grundgesamtheit zu erhalten, der eine Wahrscheinlichkeit hat, die kleiner oder gleich derjenigen für den Δ -Wert für die gegebenen Stichproben ist. Ist dieser Wert (das ist der p-Wert: die Summe aller Wahrscheinlichkeiten von Δ -Werten, welche Wahrscheinlichkeiten haben, die kleiner oder gleich der Wahrscheinlichkeit des gefundenen Δ -Wertes sind) sehr klein, dann wird man die Hypothese ablehnen, dass die gegebenen Stichproben aus der in Frage stehenden Grundgesamtheit stammen.

Für Grundgesamtheiten lassen sich bei gegebener Stichprobengröße Konfidenzbereiche für Δ schätzen. Dieser Konfidenzbereich kann über Monte-Carlo Simulationen aus der Stichprobenverteilung von Δ geschätzt werden. Liegen für zwei gegebene Stichproben Δ -Werte vor, die außerhalb des ermittelten Konfidenzbereiches zweier hypothetisierten Grundgesamtheiten liegen, dann können die Stichproben nicht aus den hypothetisierten Grundgesamtheiten stammen. Die mögliche Schärfe einer Aussage nimmt mit

der Variation in den Grundgesamtheiten ab und mit der vorgegebenen Stichprobengröße zu.

Mit der Beschreibung solcher Bereiche von möglichen Δ -Werten und ihren Wahrscheinlichkeiten kommt man zu Ablehnungsbereichen für die Hypothese, dass zwei gegebene Stichproben aus zwei hypothetisierten Grundgesamtheiten stammen. Liegt der gefundene Δ -Wert nicht innerhalb des Annahmebereiches zwischen zwei p-Werten (abzulesen bei bestimmten Quantilen der kumulativen Verteilungen) dann wird die Hypothese abgelehnt, dass die gegebenen Stichproben mit ihrem charakteristischen Δ -Wert aus den hypothetisierten Grundgesamtheiten stammen. Eine qualitative Aussage über die möglichen Δ -Werte beim Ziehen aus zwei hypothetisierten Grundgesamtheiten geben [GREGORIUS ET AL. \(2003, S. 965, Abschnitt 2.1\)](#).

Eine Anwendung dieses Ansatzes findet sich in Abschnitt [7.3.5](#) auf Seite [115](#).

Kapitel 5

Material

Aus Sicht der Genetik ist ein wichtiges Ziel der nachhaltige Züchtung eine Verbesserung des Zielmerkmals der Züchtung bei gleichzeitigem Erhalt der zur Produktion notwendigen Ressourcen und unter Sicherstellung des Erhalts der Anpassungsfähigkeit der genetischen Ressource. Im Rahmen der nachhaltigen Züchtung gilt es also zu prüfen, ob durch Selektion eine günstigere Ausprägung des Zielmerkmals erreicht werden kann, ohne die Anpassungsfähigkeit zu stark einzuschränken. Bei der Anpassungsfähigkeit ist dabei diejenige des Züchtungsziel-Merkmals von der des genetischen Hintergrundes zu unterscheiden. Nachhaltige Züchtung sollte daher bestrebt sein, zum einen nicht auf monomorphe Merkmalsausprägung hin zu selektieren und zum anderen den genetischen Hintergrund variabel halten. Ansätze zur Überprüfung der Nachhaltigkeit von Züchtungsaktivitäten sollten sich mit beiden Kriterien befassen.

Das im Folgenden beschriebene Material einer Fichtenklonprüfung eignet sich besonders, diese Kriterien zur Überprüfung von Nachhaltigkeit von Züchtungsaktivitäten nachzuvollziehen: (1.) Den Nachweis des Selektionsfortschrittes im Rahmen der Auslese zu überprüfen. (2.) Mit Hilfe von Responsfunktionen das Ausgangskollektiv und das selektierte Kollektiv zu untersuchen und (3.) die genetischen Assoziationen zwischen Zielmerkmal und genetischem Hintergrund zu betrachten.

In der vorliegenden Arbeit werden daher 608 Fichtenklone (Genotypen) einer Klonprüfung untersucht, die an sechs verschiedenen Prüforten angepflanzt wurden. An dem Pflanzenmaterial wurden in der Baumschule und an den Versuchsorten phänologische und morphologische Merkmale erhoben. Die 608 Fichtenklone wurden vegetativ vermehrt, so dass pro Versuchsort mehrere Kopien des gleichen Klons im Versuch angepflanzt werden konnten.

Die Ausprägungen züchterisch relevanter Merkmale werden an mehreren Versuchsorten (Responsfunktionen) und in ihrer Assoziation zu genetischen Markern untersucht.

Diese Untersuchungen der genetischen Assoziationen zwischen Zielmerkmal und genetischem Hintergrund erlauben die Überprüfung des Kriteriums des Erhalts der Anpassungsfähigkeit im genetischen Hintergrund als einer notwendigen Voraussetzung nachhaltiger Züchtung.

5.1 Züchtungsprogramm mit Fichtenstecklingen

Das Stecklingsmaterial stammt aus dem Züchtungsprogramm für Fichte der Abteilung Waldgenressourcen der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt (KLEINSCHMIT ET AL., 1973; KLEINSCHMIT und SCHMIDT, 1977).

Hierzu wurden von 1967 bis 1987 Sämlinge aus zugelassenem Vermehrungsgut im Alter von 4 Jahren nach Höhenwuchsleistung in Baumschulen unter Berücksichtigung von Gesundheitszustand und Form ausgelesen. Es wurden etwa 1 von 5000 bis 1 von 20000 Sämlingen ausgewählt. Hieraus resultierten ca. 65000 ausgelesene Klone. Von den selektierten Sämlingen wurden jeweils 25-30 Steckreiser geschnitten und bewurzelt. Das Bewurzelungsprozent lag bei etwa 90 %. Nach erfolgter Bewurzelung wurden die Ramets auf jeweils 3 Wiederholungen à 8 - 10 Pflanzen im Steckbeet verteilt und auch in diesen Wiederholungen nach erfolgter Bewurzelung in das Freiland in der Baumschule ausgepflanzt. Im Alter 3 (Bewurzelung + 2 Jahre) fand eine weitere Selektion in der Baumschule statt (die besten 33% gemittelt über alle Pflanzen der 3 Wiederholungen in der Baumschule nach Höhenwuchsleistung). Diese 33% ausgelesenen Klone wurden in Feldversuche auf mindestens 3 Versuchstandorten mit je 7 Ramets je Standort gepflanzt. Davor wurden von den Individuen wieder jeweils 10 - 20 Steckreiser gewonnen ohne den Terminaltrieb zu beschädigen. Die so „beschnittenen“ Individuen wurden dann auf die Versuchsflächen gepflanzt. Die Aufnahme der Feldversuche fand erst in einem 3-jährigem Abstand und später (ab Alter 15) im 6jährigem Rhythmus statt. Auf Grund der Höhenwuchsleistung (Mittel über Versuchsflächen) in mindestens 3 Versuchstandorten wurden nach den ersten 6 Jahren im Feld wiederum 70 % der Klone ausgelesen. Es wurden dabei die Klone ausgelesen, die das Merkmal „Höhenwachstum“ stabil auf hohem Niveau über die Versuchsumwelten ausgeprägt haben. Die Wuchsleistung eines jeden Klons wurde dann berücksichtigt, wenn mindestens 3 Ramets von den ursprünglich 7 gepflanzten Ramets pro Standort überlebt hatten. Hiermit sollte die Angepasstheit der Klone berücksichtigt werden.

Eine Selektion schon nach den ersten 3 Jahren im Feldversuch war auf Grund des „Beschneidens“ zur Steckreisergewinnung vor der Versuchsanlage und wegen des Pflanzschocks nicht möglich. Parallel zu dem Klontest im Feld fand im 3-jährigen Zyklus die

Vermehrung der Stecklinge in der Baumschule statt. Die Zahl der Ramets je Klon wurde nach jedem Selektionsschritt gesteigert (anfänglich 25-30 Steckreiser von dem Ursprungssämling, dann 10-20 Ramets von den primären Stecklingen). Daraus ergibt sich bei 90% Bewurzelung eine Pflanzenzahl je Klon von: 1 Sämling, 22-27 Ramets je Klon primäre Stecklinge, 198-486 Ramets je Klon sekundäre Stecklinge, 1782-8748 Ramets je Klon tertiäre Stecklinge, usw. (KLEINSCHMIT, 1974, 1983). Neben der Produktion von Stecklingen für die Versuchsanlage wurde das Pflanzenmaterial auch zur normalen Bestandesbegründung genutzt.

5.2 Beschreibung der Pflanzen

Insgesamt befinden sich in dem Versuch „Fichten - Stecklinge - Klonprüfung gepflanzt 1979 (tertiär von 1970 und sekundär von 1973)“ der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt, Abteilung Waldgenressourcen (NFV, Abt. C) 608 Klone, davon 251 tertiär und 357 sekundär Klone. Sekundär bedeutet, dass es sich um den zweiten Vermehrungszyklus durch Stecklingsvermehrung handelt (Stecklinge von Stecklingen). Bei tertiären Stecklingen handelt es sich entsprechend um Pflanzen aus dem dritten Vermehrungszyklus. Ein Vermehrungszyklus dauert jeweils drei Jahre. Die Sortimentsbezeichnung „0 + 1 + 2“ bedeutet, dass es sich um vegetativ vermehrtes Pflanzenmaterial handelt („0“), das ein Jahr im Steckbeet („+1“) und zwei weitere Jahre im Versuchsbeet („+2“) gestanden hat.

152 Klone sind auf allen 6 Versuchsflächen vertreten. Diese Klone sind Nachkommen aus Beständen der folgenden Herkunftsgebiete (siehe Tabelle 5.1 und Abbildung 5.1): 5 Norddeutsches Tiefland (8-I), 32 Weser- und Hessisches Bergland, kolline Stufe (8-II und 8-III), 1 Harz kolline Stufe (8-IV), 44 Neckarland und Fränkisches Hügelland (8-XVI), 6 Alb (8-IX), 38 Alpenvorland (8-XIII und 8-XIV), 1 Fichtelgebirge und Oberpfälzer Wald submontane Stufe (8-XI), 10 Bayerischer Wald submontane Stufe (8-XII), 10 Schwarzwald submontane Stufe (8-VI) und 5 Klone stammen aus Schweden (Herkunftsbezeichnung „II/A“ oder ohne spezielle Bezeichnung).

Als Vergleichsstandard wurden auf allen 6 Tieflagenversuchsflächen Sämlinge der Sonderherkunft Westerhof (geprüfter Bestand!) mit der Nr. „9999760“ als 2+1 Sortiment gepflanzt. 2+1 bedeutet, dass es sich bei dem Pflanzmaterial um 3-jährige Versuchspflanzen handelt, welche als 2-jährige Sämlinge verschult worden sind. Sind Pflanzen in den ersten Jahren ausgefallen, so wurden die freien Pflanzplätze mit dem gleichen Sämlingssortiment ausgepflanzt. Diese Individuen wurden in der Versuchsauswertung nicht berücksichtigt.

Tabelle 5.1: Zuordnung der Klone zu den alten Herkunftsgebieten

Gebiet	Anzahl Klone
8-I	5
8-II	14
8-III	18
8-IV	1
8-VI	10
8-IX	6
8-XI	1
8-XII	10
8-XIII	8
8-XIV	30
8-XVI	44
Schweden	5
	152

Tabelle 5.2: Angabe der Obergrenzen in m ü.N.N. von „Tief-“, „Schnee-“ und „Eislagen“ je nach geographischer Region

	Grenze <i>tief</i> (m üNN)	Grenze <i>Schnee</i> (m üNN)	Grenze <i>Eis</i> (m üNN)
Harz	- 500	- 700	> 700
Süddeutschland	- 700-800	- 1000	> 1000
Alpen	- 900	- 1100	> 1100

5.3 Versuchsflächen

Die sechs Versuchsflächen befinden sich in den Niedersächsischen Forstämtern Binnen (heute Nienburg) (109), Palsterkamp (110), Neuhaus (111), Harsefeld (112) und in den Forstämtern Kirchberg (Hunsrück) R.Pf. (114) und Göppingen B.W. (115)(siehe Abb. 5.1). Die Standorte sind nach ihren geographischen und klimatischen Charakteristika als Standorte unter der Schneebruchzone ausgewählt worden. Die Grenzen der Höhenzonen der Wuchsräume sind in Tabelle 5.2 wiedergegeben.

In den Tabellen 5.3 S.68 und 5.4, S. 69 sind die Charakteristika der einzelnen Versuchsflächen wiedergegeben. Auffällig ist die Streuung der Höhenlage von 19 m ü.N.N. bis zu 440 m ü.N.N.. Diese Höhenlagen liegen nach der Tabelle 5.2 alle im Bereich der „Tieflagen“. Die Fläche in Binnen (109) wurde vor der Versuchsanlage ab-

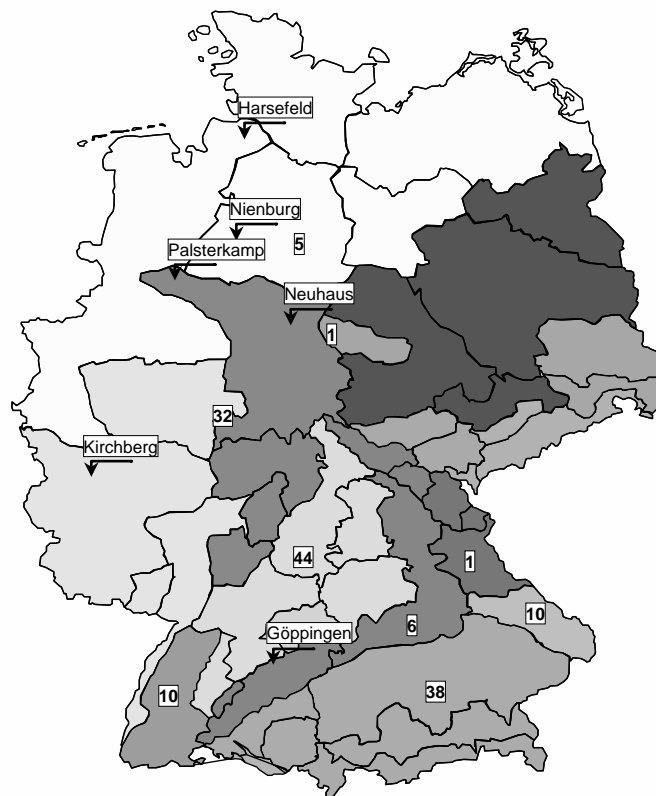


Abbildung 5.1: Karte der Lage der Versuchsorte, des Ursprungs des Klonmaterials (Anzahl der Klone) und der Herkunftsgebiete (Grauschraffierung) von Fichte (*Picea abies* [L.] Karst.) in Deutschland (Stand 1994); schwarz umrandet dargestellt sind die Grenzen der ökologischen Grundeinheiten.

Tabelle 5.3: Lage der Versuchsflächen

Akten- zeichen	Forstamt	Revier	Abtei- lung	geogr. Länge	geogr. Brei- te	Höhe ü.N.N.	Wuchsgebiet	Wuchsbezirk
23.101.115	Göppingen	Roßwälden		9°40'	48°42'	375	Neckarland	Vorland der Geislinger Alb
23.101.114	Kirchberg	Brauschied	79	7°20'	50°	395	Hunsrück	Simmerner Mulde
23.101.112	Harsefeld (ehem. Bre- mervörde)	Elm	65d1	9°10'	53°24'	19	Mittel- West- niedersächsi- sches Tiefland	Zevener Geest
23.101.111	Neuhaus (ehem. Holzminden)	Mühlen- berg	136b	9°30'	51°46'	440	Südnie- dersächsisches Bergland	Unterer Solling auf Grenze zum Hoch- solling
23.101.110	Palsterkamp	Nolle	70	8°12'	52°08'	200	Weserbergland	Osnabrücker Hügel- und Bergland
23.101.109	Binnen (neu Nienburg)	Uchte	262	9°02'	52°35'	40	Ostniedersächsi- sches Tiefland	Geest-Mitte

geschoben und anschließend voll umgebrochen. Die geringe Nährstoffversorgung und das Ausgangssubstrat sind untypisch für einen Fichtenstandort. Der Standort in Harsefeld (112) wird in der Standortkartierung auf Grund des Ausgangssubstrates und der damit verbundenen Austrocknungsgefahr als Fichtengrenzstandort beschrieben. Für den Standort Göppingen (Nr. 115) ist die gute Nährstoffversorgung hervorzuheben. Die ebene Lage mit Anzeichen von Pseudovergleyung im Unterboden deuten auf Windwurfgefährdung hin.

5.4 Versuchsaufbau

Bei der Versuchsanlage handelt es sich um ein vollkommen randomisiertes Block Design mit Einzelbaumparzellen und 7 Wiederholungen (Blöcken)(siehe Tabelle 5.5). Innerhalb der Blöcke sind die Klone zufällig in Cohorten zu je 95 Klonen + 5 Sämlingen angeordnet. Die Position der Cohorten innerhalb der Blöcke variiert von Wiederholung zu Wiederholung zufällig (siehe z.B. Abbildung 5.2). Pro Klon und Versuchsstandort wurden mindestens 7 Ramets gepflanzt (gilt für die 152 auf allen Flächen vorkommenden Klone). Die Pflanzen sind 1979 auf den 6 Versuchsflächen im 2×2 m Verband ausgepflanzt worden.

Die Konkurrenzsituation der Klone wird durch die zufällige Pflanzenanordnung innerhalb der Cohorten zufällig variiert. Durch diese Randomisierung werden Konkurrenz und kleinstandörtliche Unterschiede als Variationsursachen vermengt. Da das Interesse

Tabelle 5.4: Standortbedingungen der Versuchsfelder

Akten- zeichen	Grundgestein	Niederschläge (mm/a bzw. mm/Veg.Zeit)	Temperatur (Jahresmit- tel bzw. in Veg.Zeit in °C)	Geländeform	Nähr- stoffver- sorgung	Wasser- haushalt
23.101.115	Lias (Arieten- Kalk) überdeckt mit Diluvialen Lehm	939 / 491	9 / -	leicht nach Norden geneigte Ebene	eutroph	grundfrisch bis schwach wechsel- feucht
23.101.114	tertiärer schl. Lehm u. Hunsrückschiefer	642 / 295	- / 14	fast eben, ger. Süd- östliche Neigung	mittel	ziemlich frisch- frisch
23.101.112	Geschiebedecksand über Schmelz- wassersand	752 / 356	8 / 14.3	eben - sanft nach W-SW geneigt	mäßig nährstoff- versorgt	mäßig frisch
23.101.111	Mittler Bundsandstein	1100 / 600	7.5 / 13.4	eben - sanft nach NW geneigt	mäßig nährstoff- versorgt	frisch
23.101.110	Kreide-Sandstein	830 / 350	10 / 14.7	schwach nach S ge- neigt	mäßig nährstoff- versorgt	mäßig frisch
23.101.109	Talsand	670 / 320	8.5 / 14.9	eben	schwach nährstoff- versorgt	mäßig frisch

Tabelle 5.5: Anzahl der Klone, Wiederholungen und Kohorten je Wiederholung an den Versuchsorten

Versuchsort	Anzahl Klone	Wiederholungen	Cohorten
Binnen (heute Nienburg)	448	7	7
Göppingen (B.-W.)	513	7	9
Harsefeld	256	7	4
Holzminden (heute Neuhaus)	459	7	7
Kirchberg (Hunsrück, R.Pf.)	455	7	7
Palsterkamp	258	7	4



Abbildung 5.2: Beispiel des Versuchsplans der Fichten-Stecklings-Klonprüfung im NFA Harsefeld, Revierförsterei Elm, Abteilung 65. Versuchsanlage 1979, Verband $2\text{m} \times 2\text{m}$, Einzelbaumparzellen, Cohortengröße $20\text{m} \times 20\text{m}$. Jedes kleine Quadrat bezeichnet eine Cohorte; mit dicken Linien abgegrenzt sind jeweils die vollständigen Wiederholungen

der Phänotypausprägung innerhalb des Macrostandortes gilt, ist diese Randomisierung unbedingt notwendig. Die Verwendung von Einzelbaumplots mit zufälligen Nachbarschaften spiegelt die Situation der Verwendung von Klongemischen in der Praxis wider. Bei einem Anbau eines Klongemisches würden die Nachbarschaftsbeziehungen zwischen den einzelnen Klonen auch nicht explizit kontrolliert werden können.

Die Versuchspläne der einzelnen Versuchflächen finden sich im Anhang C. Die flächenbezogene Darstellung der Versuchsdaten stellt ein gutes Instrument dar, Besonderheiten der einzelnen Versuchflächen zu erkennen.

5.5 Analyisierte Merkmale

Im Kamp der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt (NFV), Abteilung C in Escherode und auf den Versuchflächen, wurden die in Tabelle 5.6 zusammengefassten Daten aufgenommen.

Von bis zu 15 Individuen je Klon wurde im Kamp die Höhe gemessen. Die phänologischen Merkmale wurden nur als ein Wert je Klon aufgenommen, da die Variation dieser stark genetisch kontrollierten Merkmale zwischen den Individuen eines Klones am

Tabelle 5.6: Zur Auswertung zur Verfügung stehende Daten der Fichten-Stecklings-Klonprüfung

Jahr	Merkmal ^a
Kamp	
1978	Austrieb, Abschluss Höhe Alter 3
Versuchsfläche	
1978	Höhe
1983	Höhe und Ausfall bzw. 1984 in Kirchberg
1993	Höhe, BHD und Ausfall bzw. 1991 in Göppingen, 1992 in Nienburg und 1995 in Kirchberg
1997	Ausfall, Genotypbestimmung an 9 Enzymgenloci

^aHöhen und Durchmesserangaben beziehen sich immer auf den Zeitpunkt am Ende der Vegetationsperiode des jeweils genannten Jahres

gleichen Standort nur sehr gering ist. Für die spätere Auswertung wurde der Tag nach dem Austrieb des ersten Klones dokumentiert, an dem über 50% der Einzelpflanzen die Boniturnote „2“ erreicht haben. Die Boniturschemata für Austrieb und Abschluss finden sich im Anhang E.

Auf den Feldversuchen wurden von der NFV, Abt. C alle Pflanzen gemessen. Nach der Datenaufnahme im Jahr 1993 wurden von der NFV, Abt. C die Höhen- und BHD-Mittel jedes Klons auf jedem Versuchsstandort ermittelt. Abgeleitet aus den Informationen zur Einzelbaumhöhe und dem Brusthöhendurchmesser (BHD) wurde mit Hilfe der Volumenfunktion für Fichte von BERGEL (1973) das Volumen der Einzelstämme in dem Jahr 1993 ermittelt. Dazu wird für jedes BHD/Höhen Paar die Schaftholz-Formzahl nach folgender Formel errechnet:

$$\begin{aligned}
 f_d = & 0,5848 + 3,34262/(h * h) - 1,73375/(h * d) \\
 & -0,26215 * \log_{10}(d)/\log_{10}(10,0) \\
 & +0,18736 * \log_{10}(h)/\log_{10}(10,0) + 11,34436/(d * h * h) \quad (5.1)
 \end{aligned}$$

wobei d der BHD in cm und h die Höhe in m ist. Darauf basierend kann dann das Volumen des Einzelstammes ermittelt werden.

$$\text{Volumen} = \pi * (d/200)^2 * h * f_d$$

Das Schaftholz-Volumen ist damit eine abgeleitete Größe, die für die Selektion eine wichtige Rolle spielt.

Anschließend an die Ermittlung des Einzelstamm-Volumens wurden die 20% Klone ausgewählt, welche im Mittel über alle Versuchsflächen das größte Stammvolumen zeigten. Die Versuchsfläche wurde nach der Datenaufnahme 1993 geläutert/durchforstet. Die Durchforstung fand als Hochdurchforstung statt, wobei die Ramets der 20% besten Klone dadurch begünstigt wurden, dass jeweils ein Bedränger entnommen wurde.

Im Winter 1997/98 fand eine Inventur des Ausfalls seit der letzten Datenaufnahme statt. Es wurden die Bäume erfasst, welche abgestorben oder bei der Läuterung/Durchforstung 1992 herausgefallen waren.

Von den 152 auf allen Versuchsflächen vertretenen Klonen wurde Knospenmaterial zur späteren Bestimmung des Genotyps an neun Enzymgenorten gewonnen.

Teilweise sind bis 1993 nicht mehr alle 7 Ramets je Klon und Umwelt vorhanden. Die Klonmittelwerte je Umwelt basieren dann auf den Messungen an den noch vorhandenen Ramets. Waren weniger als 3 Ramets eines Klons je Versuchsfläche vorhanden, wurde dieser Klon als komplett ausgefallen betrachtet und von der weiteren Analyse ausgeschlossen.

Bedeutung der Merkmale

Der Austriebs- und Abschlusszeitpunkt zeigen die Anpassung im phänologischen Verhalten an die jeweiligen Umweltbedingungen. In Spät- bzw. Frühforst gefährdeten Lagen kann zu frühes Austreiben bzw. spätes Abschließen der Vegetation zu Schädigungen der Assimilationsorgane und speziell der Vegetationskegel führen. Solche Schädigungen zeigen sich wiederum in geringerem Wachstum der Pflanzen bis hin zum Absterben der gesamten Pflanze.

Kapitel 6

Methoden

Die Auswertung der Versuchsserie der Fichten-Klonprüfung erfolgt in mehreren Schritten:

1. Zuerst werden die Kampdaten der Klone und Sämlinge analysiert,
2. dann die Daten der einzelnen Versuchsflächen.
3. Anschließend werden die Daten der 152 auf allen Versuchsflächen vorkommenden Klone als Versuchsserie untersucht. Dabei werden
 - (a) die Unterschiede der Reaktionsnormen der Klone beschrieben,
 - (b) das sich daraus ergebende Selektionspotenzial geschätzt,
 - (c) die genetische Struktur der Klone an Enzymgenloci beschrieben,
 - (d) die genetische Differenzierung im Laufe der Jahre untersucht
 - (e) und eine Abschätzung der genetischen Einengung durch Selektion auf phänotypische Merkmale vorgenommen.

Im folgenden werden die Methoden beschrieben, welche für die einzelnen Schritte der Analyse verwendet wurden.

6.1 Quantitative Merkmale

Zur Beschreibung des Wachstumsverhaltens der Klone im Kamp und auf den Versuchsflächen wird das Wachstumsverhalten der Klone durch den Mittelwert der Ramets je Klon und Versuchsort beschrieben. Der Vergleich über die Jahre hinweg erfolgt entweder auf Basis der den Individuen zuzuordnenden Daten, oder an Hand von Klonmittelwerten.

6.1.1 Schätzung von Rängen

Gesucht ist ein Schätzer, der für den Vergleich von Rangreihen geeignet ist, wenn man m Rangreihen (Merkmale) von n Objekten (Elementen eines Kollektives) hat. Die Rangsumme jedes Objektes über die m Rangreihen als Kriterium für die Rangschätzung hat dabei nach [KENDALL und DICKINSON GIBBONS \(1990, S. 125\)](#) zwei Vorteile. Zum einen liefert die so gefundene Rangierung ein Minimum für die Quadrate der Abweichungen zwischen beobachteten Rangsummen und jenen übereinstimmender Rangierung in allen Rangreihen basierend auf der Schätzung (Kleinste Quadrate Schätzer). Zum zweiten ist das Mittel der Spearman'schen Rangkorrelationen zwischen der so geschätzten Rangierung und allen einzelnen Rangierungen maximal im Vergleich zu allen möglichen Schätzungen.

Sollten zwei Rangsummen eines Objektes gleich sein, dann sollte ihnen auch bei der Schätzung der gleiche Rang zugeordnet werden. Ist dies nicht erwünscht, dann kann die Varianz der Ränge einer jeden Rangsumme ein Kriterium für die Unterscheidung von zwei oder mehr Objekten sein. Dies wird in Bereich der Landwirtschaft dann mit Ertragssicherheit interpretiert und teilweise auch als eigenständiges Merkmal herangezogen (z.B. [HÜHN, 1996](#)).

Der Zusammenhang zwischen den Merkmalsausprägungen in den verschiedenen Umwelten wird über den Spearman'schen Rangkorrelations-Koeffizienten und für mehrere Rangreihen durch den Konkordanz-Koeffizienten W von Kendall ([KENDALL und DICKINSON GIBBONS, 1990](#); [BORTZ ET AL., 2000](#)) beschrieben. Das Konkordanzmaß ist eine Verallgemeinerung des Spearmanschen Rangkorrelationskoeffizienten für mehr als zwei Rangreihen (eine ausführliche Beschreibung findet sich im Anhang [F](#)). Nach [KENDALL \(1970, S. 95f. in Bortz et al. 2000\)](#) stehen der Konkordanzkoeffizient W und der Rangkorrelationskoeffizient ρ von Spearman wie folgt miteinander in Beziehung:

$$\bar{\rho} = \frac{m \cdot W - 1}{m - 1}$$

Hierbei stellt ρ das arithmetische Mittel aller $\binom{m}{2}$ Rangkorrelationen zwischen je zwei Rangreihen dar. Damit ist der Konkordanzkoeffizient nicht einfach das arithmetische Mittel aller möglichen Rangkorrelationskoeffizienten nach Spearman!

Rangtests und Separabilität von Effekten

Die Bedeutung von Rangtests für die Analyse von Responsfunktionen liegt in der Möglichkeit der statistischen Absicherung von Rangwechselln. Rangkonsistenz entspricht der Konsistenz bzw. Separabilität der Effekte.

6.1.2 Varianzanalytische Auswertung

Für die Daten der 152 Klone findet für die Merkmale Höhe bzw. Volumen im Jahr 1993 eine Varianzanalyse über 5 Umwelten (alle außer Kirchberg) mit einem Modell mit zufälligen Effekten statt. Dieses Modell wird gewählt, da es hier davon ausgegangen wird, dass die Versuchsumwelten repräsentativ für alle möglichen Anbauumwelten sein sollen und dass die Klone eine Stichprobe von allen möglichen selektierbaren Klonen sind. Damit ist eine Verallgemeinerbarkeit der Aussage aus diesem Versuch zur gefundenen Variabilität gerechtfertigt. Aus der Summe der Abweichungsquadrate und den Freiheitsgraden des Modells werden die Varianzkomponenten nach WEBER (1986, S. 305) geschätzt.

Die Heritabilität im weiteren Sinne kann auf Ramet Basis durch das Verhältnis von Variation auf Grund unterschiedlicher Genotypen (σ_K^2) zur phänotypischen Gesamtvariation ($\sigma_k^2 + \sigma_{k \times u}^2 + \sigma_e^2$) ermittelt werden.

$$H^2 = \sigma_k^2 / \sigma_k^2 + \sigma_{k \times u}^2 + \sigma_e^2$$

Die Heritabilität ist damit eine Schätzung für das Ausmaß genetischer Bedingtheit eines Merkmals für das vorliegende Versuchsmaterial im Rahmen der gegebenen Testumwelten.

Aus der Formel für die Heritabilität wird deutlich, dass die Schätzung genetischer Bedingtheit von einer linear additiven Verknüpfung der Genotyp- und der Umwelteffekte ausgeht. Schon beim Vorliegen einer anderen Art der Verknüpfung der Effekte kann es trotz vollständiger Separabilität der Genotyp- von den Umwelteffekten zu einer Abweichung der Separabilität von dem Maximalwert „1“ kommen.

Anwendung von Δ Die auf der Basis von Δ ermittelten Werte des Unterschiedes zwischen den Versuchsflächen werden mit der auf den Versuchsort-Mitteln basierenden Distanzmatrix mit Hilfe des Mantel-Tests auf ihre Ähnlichkeit getestet, wobei die Statistik für die Beurteilung der Ähnlichkeit über das Hadamard Produkt der beiden Matrizen berechnet wird (SOKAL und ROHLF, 1995, S. 816). Für die Ermittlung der Werte der Differenzierung der Verteilung quantitativer Merkmale (Δ) wurde auf ein Fortran Programm von GREGORIUS ET AL. (2003) zurückgegriffen (siehe auch Kapitel 4).

6.1.3 Frühselektion

Der Erfolg der Selektion im frühen Alter in Bezug auf die Merkmalsausprägungen im höheren Alter wird zum einen über Rangkorrelationen und zum anderen über die prozentuale Überlegenheit des selektierten Materials über das Gesamtkollektiv beschrieben.

6.2 Räumliche Analyse

Motivation Wenn man die Gruppe der ausgefallenen Individuen betrachtet, dann stellt sich die Frage, ob sie zufällig im Raum verteilt sind oder ob sich die Ausfälle in bestimmten Bereichen häufen. Letzteres zieht Fragen über Ursachen und Auswirkungen dieser Ausfälle nach sich! Bei der Verteilung des Wachstums auf der Fläche sind teilweise Muster zu erkennen, die auf einen gerichteten räumlichen Trend hindeuten. Es stellt sich daher die Frage, ob die Unabhängigkeit der Zuordnung von Genotypen und Umwelten gewährleistet ist. In diesem Zusammenhang soll untersucht werden, ob vorliegende räumliche Trends einen Einfluss auf die Rangierung der Klone und damit einen Einfluss auf das Versuchsergebnis haben.

Theorie Verteilungen von Ereignissen auf der Fläche (sogenannte „point pattern“) werden analysiert, indem man ihre Verteilung mit der von zufälligen Verteilungen vergleicht. Als zufällige Verteilungen von Ereignissen in der Ebene A mit der Größe $|A|$ werden solche beschrieben, deren (i) Anzahl in der Ebene A einer Poisson-Verteilung mit dem Mittel $\lambda|A|$ folgt und (ii) gegeben n Ereignisse x_i in der Region A , dann sollen die x_i unabhängige zufällige Stichproben der uniformen Verteilung auf A sein (DIGGLE, 2003). Damit stellt die zufällige Verteilung eine Referenz dar, die sich von Verteilungen abgrenzt, in denen die Werte entweder aggregiert auftreten oder aber regelmäßig angeordnet sind. Um beurteilen zu können, um welchen Typ es sich bei einer gegebenen Verteilung von Ereignissen in der Ebene handelt, werden die Abstände zwischen den Ereignissen als Charakteristika der Verteilungen herangezogen.

Wichtig bei Betrachtungen zur räumlichen Verteilung ist es, auf die Vergleichbarkeit der Flächengröße zu achten und Randeffekte in die Überlegungen einzubeziehen.

6.2.1 Verteilung der Ausfälle über die Fläche

Zur Überprüfung der Gleichverteiltheit von Ereignissen (hier Ausfällen) über die Fläche, kann diese in Untereinheiten (gleicher Größe) eingeteilt werden und die Anzahl der Ereignisse innerhalb jeder Untereinheit betrachtet werden. Aus dem Referenzmodell der Gleichverteiltheit ergibt sich eine erwartete Anzahl von Ereignissen in den Untereinheiten, welche proportional zu der Größe der Untereinheiten ist. Damit ist es auch bei dem Modell der Gleichverteiltheit möglich, die Erwartung nach dem Modell mit der aktuellen Beobachtung zu vergleichen.

Das Problem der Erwartung der Gleichverteiltheit liegt darin, dass Gleichverteiltheit nur für eine gewisse Flächengröße zu erwarten ist. Bei einer begrenzten Zahl von

Ereignissen pro Fläche kann die Fläche jedoch nicht beliebig klein sein, da sonst nicht zu erwarten ist, dass auf ihr auch Ereignisse realisiert sind.

In der räumlichen Statistik wird daher bei der Analyse von Mustern bei Quadrat-Zähl Methoden die Poisson-Verteilung als Referenz benutzt. Nach **GRESSIE** (1991, Seite 588) läßt sich die räumlich vollkommen zufällige Anordnung (complete spatial randomness (*csr*)) über die Unterteilung der Fläche in Untereinheiten und den darin befindlichen Ereignissen (hier Ausfällen) ermitteln. Unter der Annahme einer *csr* Anordnung folgt die Anzahl der Ereignisse in den Untereinheiten A der Größe $|A_1|$ einer Poisson Verteilung mit Mittel $\lambda|A_1|$, wobei λ die Intensität des Poisson Prozesses ist. Der Test auf *csr* Anordnung der Ereignisse auf der Fläche kann dann mit Hilfe von Pearsons χ^2 -Anpassungstest erfolgen. Nach **SACHS** (1992, S. 426 Nr. 434) wird dabei eine Korrektur der Freiheitsgrade für die Schätzung von λ vorgenommen.

6.2.2 Wachstum und Ausfall der Nachbarn

In diesem Abschnitt soll die Methode zur Untersuchung des Zusammenhangs zwischen Ausfällen in der Nachbarschaft eines Individuums und seinem Wachstum beschrieben werden.

Die Versuchsanlage zielt darauf ab, dass alle Versuchsglieder den gleichen Umweltbedingungen ausgesetzt sind. Der Ausfall einzelner Versuchsglieder führt zu einer Abweichung von dem regelmäßigen Abstand zwischen den Individuen (hier 2×2 Meter). Dadurch erhalten die nicht ausgefallenen Individuen einen größeren Standraum. Wenn der Standraum der Einzelpflanzen einen Einfluss auf das Wuchsverhalten hat, dann sollten sich die durch Ausfälle entstandenen Unregelmäßigkeiten der Standraumgröße in unterschiedlichem Wuchsverhalten der Überlebenden widerspiegeln.

Die Nachbarschaft eines Baumes ist für die hier vorliegenden Versuchsaufbauten mit Einzelbaumparzellen und einem Pflanzplatz von $2 \text{ m} \times 2 \text{ m}$ als die Gruppe von Individuen definiert, die sich in einer Entfernung $d \leq \sqrt{2^2 + 2^2} \text{ m} = 2 \cdot \sqrt{2} \text{ m}$ befindet (siehe auch Abbildung 6.1). Die Nachbarschaft ist damit das Quadrat, das von den Bäumen gebildet wird, die den Pflanzplatz umschließenden. Das Ausmaß der Ausfälle in der Nachbarschaft wird durch den Anteil Nachbarn beschrieben, welcher ausgefallen ist.

Je nach Fläche muss der Zusammenhang des Merkmals „Anteil ausgefallener Nachbarn“ mit den Zuwachsmerkmalen anders interpretiert werden. Auf den Flächen, wo sich eine überzufällige Klumpung von Ausfällen ergibt, liegt die Hypothese nah, dass die Ausfälle durch ungünstige kleinstandörtliche Umweltbedingungen erfolgt sind. Diese Hypothese läßt sich überprüfen, indem untersucht wird, ob es einen negativen Zu-

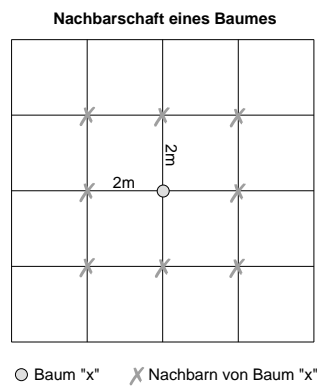


Abbildung 6.1: Nachbarschaft eines Baumes.

sammenhang zwischen dem Anteil ausgefallener Nachbarn und dem interessierenden Wachstumsmerkmal (z.B. Höhe) der jeweiligen Individuen gibt.

In den Umwelten, wo es keine von der Erwartung nach *csr* Anordnung abweichende Häufung von Ausfällen gibt, liegt die Annahme nah, dass die Ausfälle durch Konkurrenz zwischen den Bäumen entstanden sind. Diese Hypothese läßt sich überprüfen, indem überprüft wird, ob es einen positiven Zusammenhang zwischen dem Anteil ausgefallener Nachbarn und dem Zielmerkmal (z.B. Höhe) der Individuen gibt.

6.2.3 Räumlich Trends im Wachstumsverhalten

Falls ein Trend in einer bestimmten Richtung zu erwarten ist (z.B. begründete Hypothese durch „Wall-Effekte“ oder Himmelsrichtung), dann bietet sich eine Darstellung der Daten entlang dieser Achse an. Die Häufigkeitsverteilungen der Merkmalsausprägungen entlang der Koordinatenachsen der Versuchspläne wird dargestellt. Anschließend erfolgt eine Regression des Responses (Wachstums) auf die Koordinaten. In diesem Fall kommt man zu einer Zerlegung in Bezug auf die arithmetischen Mittelwerte.

Die in der räumlichen Statistik gängigen Methoden zur Beschreibung von räumlichen Trends lassen sich auch hier verwenden. Hier kommt Moran's I (MORAN, 1950) zur Anwendung (für einen Überblick über alternative Verfahren siehe DEGEN ET AL., 2001 und CRESSIE, 1991; EPPERSON, 1992; DIGGLE, 2003).

6.3 Isoenzymanalyse

Probennahme

Auf den Versuchsflächen werden während der Vegetationsruhe im Winter 1997/98 von den 152 Klonen Zweige in den Nds. FoÄ Neuhaus (Rfö. Mühlenberg, Abt. 136), Nienburg

(Rfö. Uchte, Abt. 262) und Harsefeld (Rfö. Elm, Abt. 65)geerntet. Knospen von diesen Zweigen sind mit kleinen ca. 1-2cm langen Triebstücken bis zur weiteren Analyse bei -60° C eingelagert. Je Klon werden die Vegetationskegel von je nach Größe 2-4 Knospen herauspräpariert und für die Isoenzymanalyse verwendet.

Probenaufbereitung

Proben werden mittels der Stärkegel-Elektrophorese untersucht. Dazu werden die Proben mit einem Pistill in einem Mörser unter Zugabe eines Homogenatpuffers (je nach Größe des Mörsers) zerkleinert. Die Homogenisierung zerstört die Zellwände und überführt die Enzyme in die gepufferte Extraktionslösung (CHELIAK und PITEL, 1984). Parallel zur Probenvorbereitung wird ein Stärkegel hergestellt. Die Rezeptur des Extraktionspuffers und des Stärkegels sind im Anhang beschrieben (Anhang G).

Die homogenisierten Proben werden durch ein 3 x 6 mm großes Filterpapierstückchen aufgesogen. Nach dem Erkalten der Stärke werden die Papierstückchen an der Längsseite des Gels ca. 2 cm vom Rand in das Stärkegel eingesetzt.

Stärkegelelektrophorese

Das Stärkegel wird anschließend in einer Elektrophoresekammer auf einer Kühlplatte abgelegt und über zwei Tücher mit den Vorratsbehältern verbunden, die mit Elektrodenpuffer gefüllt sind. Der Abstand des Elektrodenpuffers von dem Stärkegel sollte 2 cm nicht überschreiten, um den Widerstand der Tücher möglichst gering zu halten. Die damit betriebsbereite Elektrophoresekammer wird an ein Stromgerät angeschlossen, so dass das Stärkegel von Strom durchflossen wird.

Je nach Trennsystem (siehe Anhang G) werden die Stromstärke und die Dauer des Stromflusses (Laufzeit) variiert. Durch die zwischen Anode und Kathode angelegte Spannung wandern die in den Papierstückchen aufgesaugten, homogenisierten Zellbestandteile in Abhängigkeit von ihrer Ladung und Größe durch das Gel und werden dabei voneinander getrennt.

Einfärbung und Interpretation

Nach 5-6 Stunden wird das Gel aus der Elektrophoresekammer entnommen, in 1-2 mm dünne Scheiben geschnitten und in einer Färbeschale im Vorpuffer gelagert. Nach 10-20 Minuten wird der Vorpuffer abgegossen, die Färbelösung zugegeben und die Färbeschale zur Inkubation in einen Wärmeschrank gestellt. In den Gelscheiben sind bis dahin noch alle Zellbestandteile enthalten.

Tabelle 6.1: Verwendete Enzymgenmarker

Enzymsystem	KennNr.	Genort	aufgetretene Allele
MDH-B	EC 1.1.1.37	B	1, 2
MDH-C	EC 1.1.1.37	C	2, 3
NDH	EC 1.6.99.3		1, 2
G6PDH	EC 1.1.1.49		1, 2, 3
6PGDH-A	EC 1.1.1.44	B	1, 2
6PGDH-B	EC 1.1.1.44	C	1, 2, 3
GOT	EC 2.6.1.1		1, 2, 3
LAP	EC 3.4.11.1		1, 2, 3, 4, 5
PGI	EC 5.3.1.9		2, 3, 4

Erst die Färbelösung (siehe Anhang G.2) enthält ein enzyspezifisches Substrat mit einer Färbesubstanz, welche die im Gel einsetzende Enzymreaktion nach 15-60 Minuten anzeigt. Als Ergebnis dieser Färbereaktion entstehen im Gel in der Breite des eingesetzten Papierstückchens angefärbte Bänder. Diese entstehen aus Enzymvarianten, die unterschiedlich weit im Gel gewandert sind. Die Wanderungsgeschwindigkeit ist Ausdruck einer spezifischen Konformation und Ladung. Die so sichtbar gewordenen Unterschiede von Enzymen werden im Rahmen der Vererbungsanalyse auf ihre Eignung als Genmarker untersucht. Die Vererbungsanalyse prüft, ob das in der Elektrophorese sichtbare Merkmal (Phänotyp) eine überwiegend genetische Kontrolle besitzt und als Genmarker einen Rückschluss auf die an der Ausprägung des Merkmals beteiligten Genorte ermöglicht. Dies ist für die in dieser Arbeit verwendeten Enzymsysteme in früheren Untersuchungen erfolgt (zusammengefasst in GEBUREK und VON WÜHLISCH, 1989; POULSEN ET AL., 1983, und der dort zitierten Literatur).

Tabelle 6.1 zeigt die untersuchten Enzymsysteme mit den gefundenen Enzymgenorte und den aufgetretenen Allelen.

Begründung der Verwendung der Enzymgenmarker

Die Verwendung der Enzymgenmarker im Rahmen dieser Untersuchung ist durch die Einfachheit der Marker und ihre Relevanz für die Beschreibung von Anpassungsprozessen begründet. Aus der Pflanzenphysiologie ist die Funktion der Enzyme für den Stoffwechsel der Pflanze bekannt. Die betrachteten Genmarker unterliegen entweder direkter Selektion oder es treten genetische Veränderungen an den Markergenorten über genomische Assoziation auf. Aus Zeitreihen über die Häufigkeit von Isoenzymtypen in einer Population kann daher eine Bewertung der Anpassungsprozesse in gegebenen und

zukünftigen Umwelten abgeleitet werden.

6.3.1 Test der Veränderung genetischer Struktur

Bis 1997 haben 6473 der ehemals 10989 Ramets überlebt. Es stellt sich die Frage, ob eine Ursache-Wirkungs-Beziehung zwischen Ausfall und Veränderung der genetischen Struktur besteht. Damit verbunden ist die Frage, ob der beobachtete genetische Unterschied extrem ist. Sollte dies der Fall sein, dann würde man eine Ursache-Wirkungsbeziehung zwischen den Ausfällen und der Veränderung der genetischen Struktur postulieren.

Um zu testen, ob die genetische Struktur der Überlebenden eine extreme Realisierung aller möglichen genetischen Strukturen beim Überleben von 6473 aus 10989 ist, wird eine Monte Carlo Simulation eines Permutationstests (für eine Einführung siehe z.B. [MANLY, 1997](#), S. 69ff) durchgeführt.

Monte Carlo Simulation eines Permutationstests der genetischen Struktur

Mit Hilfe der Simulation wird untersucht, wie groß die Wahrscheinlichkeit ist, beim Ziehen ohne Zurücklegen aus einer Menge von 10989, mit der gegebenen genetischen Struktur, ein Kollektiv und sein Komplement zu erhalten, dass einen genetischen Abstand aufweist, welcher größer oder gleich dem beobachteten Abstand zwischen ausgefallenen und überlebenden Ramets ist. Der Vorteil dieser Art des Hypothesentestes ist, dass der Test nur von den beobachteten Daten abhängt, wobei die Null-Hypothese besagt, dass alle möglichen Stichproben gleich wahrscheinlich sind (siehe auch [MANLY, 1997](#), S. 22, Kap. 1.6). Daher sollte der Unterschied zwischen der realisierten Stichprobe und seinem Komplement nicht extrem groß im Sinne aller möglichen Unterschiede sein. Zur Überprüfung der „Außergewöhnlichkeit“ des gefundenen Abstandes wird über eine Monte Carlo Simulation eines Permutationstestes die Verteilung aller unter den gegebenen Versuchsbedingungen möglichen Unterschiede berechnet und dann berechnet, wie groß die Wahrscheinlichkeit für einen Unterschied größer oder gleich dem realisierten Unterschied ist.

Bei diesem Problem geht es also nicht darum zu testen, ob durch einen Stichprobenfehler die Überlebenden als Realisierung einer „zufälligen“ Stichprobe aus dem Ausgangskollektiv eine signifikant andere Struktur haben als das Ausgangskollektiv.

In der vorliegenden Fragestellung handelt es sich um ein Problem des Ziehens aus einer Grundgesamtheit ohne Zurücklegen. Die Anzahl möglicher Kombinationen für ungeordnete Stichproben errechnet sich nach dem Binomialkoeffizienten:

$$\binom{N}{k} = \binom{N}{N-k} = \frac{N!}{k!(N-k)!}$$

wobei $k! = [k(k-1)(k-2) \cdot \dots \cdot 1]$ ist. Die Gesamtzahl möglicher ungeordneter Stichproben der Größe $k = 6473$ aus einer Grundgesamtheit der Größe $N = 10989$ ist so groß, dass es nicht möglich ist, über einen exakten Test die Wahrscheinlichkeit eines genetischen Abstandes kleiner oder gleich dem beobachteten Abstand zu ermitteln. Daher wird im vorliegenden Fall eine Näherung über 10000 Permutationen errechnet.

Um zu beurteilen, ob der tatsächlich gefundene genetische Abstand signifikant ist, wird eine Stichprobe ohne Zurücklegen der Größe des überlebenden Kollektives (hier 6473 Ramets) aus der Grundgesamtheit gezogen und ihr genetischer Abstand zu der Grundgesamtheit berechnet. Der genetische Abstand wurde gespeichert. Dieses Vorgehen wurde 10000 mal unabhängig voneinander wiederholt. Daraus ergibt sich eine Testverteilung von genetischen Abständen zwischen Grundgesamtheit und den jeweiligen Stichproben. Diese Verteilung wird nun darauf hin betrachtet, ob bei einer gegebenen Irrtumswahrscheinlichkeit (hier $\alpha = 0,05$) die kritische Grenze $d_{0krit} \geq d_{0beob}$ ist, d.h. ob die kritische Grenze für eine gegebene Irrtumswahrscheinlichkeit größer oder gleich dem beobachteten Abstand zwischen Grundgesamtheit und überlebenden Ramets ist. Ist dies nicht der Fall, so ist die Nullhypothese „der gefundene genetische Abstand ist zufällig“ bei der gewählten Irrtumswahrscheinlichkeit abzulehnen.

6.3.2 Selektion

Selektion¹ wird im Rahmen von Ursache-Wirkungs-Beziehungen als die Überlegenheit in Bezug auf eine Fitness-Komponente von Trägern bestimmter Merkmalsausprägungen im Vergleich zu den Trägern anderer Merkmalsausprägungen angesehen². Solche kausalen Beziehungen sind in den seltensten Fällen direkt beobachtbar. In diesem Fall, oder wenn es erst die Hypothese zu prüfen gilt, dass ein Merkmal der Selektion un-

¹Nach STERN (Darwin (1859, S. 81) in 1970, S. 44): „This preservation of favourable variations and the rejection of injurious variations, I call Natural Selection.“

²Nach HARTL und CLARK (1989) ist „natural selection: the process by which genotypes with greater fitness leave, on the average, more offspring than do less fit genotypes.“ Und nach DOBZHANSKY (1968) ist „Darwinian fitness of a genotype can be defined operationally as the average contribution which the carriers of a genotype, or of a class of genotypes, make to the gene pool of the following generation relative to the contributions of other genotypes.“ Das Ergebnis eines selektiven Prozesses sei damit die Veränderung der genetischen Struktur der Population hin zu den Typen, welche die selektiv bevorzugten Populationsglieder aufweisen. Da die größere Zahl an Nachkommen aber fast nicht zu messen ist, tritt wieder das Problem der Überprüfung der Assoziation von Fitness-Komponenten mit einem in Frage stehenden genetischen Merkmal auf als Voraussetzung zum Eintreten von Selektion.

terliegt, bedarf es eines statistischen Ansatzes zur Beschreibung von Selektion. Die Betrachtungsweise kann dabei rückwärtsgerichtet sein, indem überprüft wird, ob Selektion stattgefunden hat. Ist die Betrachtungsweise in die Zukunft gerichtet, stellt sich die Frage nach dem Potential für Selektion. Hierbei wird ein Zustand beschrieben, der das Potential für Veränderung auf Grund einer Differenzierung von Merkmalsträgern in ihren Fitnesswerten beinhaltet. Ist die Selektion bereits abgelaufen und es sind nur noch die Träger von Merkmalsausprägungen vorhanden, die begünstigte Fitnesswerte aufweisen, kann nicht mehr an Hand von Assoziationsuntersuchungen von Merkmalen und Fitnesswerten zu einer Beschreibung der Selektion gelangt werden (retrospektive Betrachtung).

In der vorliegenden Arbeit sollen die Auswirkungen einer anthropogenen Selektion unter den 152 auf allen 6 Versuchsfeldern vorkommenden Klonen untersucht werden. Dazu werden die Parameter angewendet, welche in den Veröffentlichungen von **GREGORIUS und DEGEN (1994)** beschrieben worden sind. Die Notation der Parameter und ihre Bedeutung sind in der Tabelle 6.2 zusammengefasst.

Viabilitätsselektion beinhaltet zwei Aspekte: Die Reduktion der Populationsgröße und die Veränderung der relativen Häufigkeiten der genetischen Struktur. Die Veränderung von relativen Häufigkeiten kann über den genetischen Abstand d_0 (**GREGORIUS, 1974a**) quantifiziert werden. Die minimale Veränderung der relativen Häufigkeiten, gemessen als d_0 , bei gegebener Abnahme der Populationsgröße ist genau Null, wenn für alle Typen i gilt: $p_i \times R \times N \in \mathbb{N}$, wobei p_i die relative Häufigkeit des i -ten Typs, R die Reduktion der Populationsgröße und N die Anzahl der Individuen in der Ausgangspopulation ist. Ansonsten ist d_0 für eine beliebige Reduktion der Populationsgröße > 0 . Diese reine Veränderung der relativen Häufigkeiten durch Abnahme der Populationsgröße wird durch die Tatsache verursacht, dass die Populationsgröße endlich ist und immer nur „komplette“ Individuen ausfallen können. Die maximale Veränderung der relativen Häufigkeiten hängt von der Selektion und der nichtselektiven Abnahme der Populationsgröße ab. Die maximal mögliche Veränderung der genetischen Struktur wird durch $\omega(S, p)$ quantifiziert mit S als dem Anteil überlebender Individuen (**GREGORIUS und DEGEN, 1994**).

Das notwendige Ausmaß der Veränderung der Populationsgröße zur Veränderung der genetischen Struktur um mindestens $d_0 = x$ beschreibt, unter der Annahme einer rein selektiven Reduktion der Populationsgröße, die genetische Last. Die genetische Last ist definiert als $L = 1 - 1/v$ mit $v = \max_i(q_i/p_i)$ (**GREGORIUS und DEGEN, 1994**). Die genetische Last quantifiziert die selektive Reduktion die mit einer Veränderung der relativen Häufigkeiten von p nach q verbunden ist. Damit ergibt sich die Möglichkeit

Tabelle 6.2: Parameter zur Beschreibung von Selektion und ihre Interpretation.

<i>Ein-Locus Betrachtung</i> ^a	
Notation ^b	Bedeutung
$d_0(q, p) = \frac{1}{2} \sum_i p_i - q_i $	genetischer Abstand zwischen zwei relativen Häufigkeitsverteilungen p und q eines qualitativen Merkmals; Anteil der Nicht-Überlappung der beiden Verteilungen (GREGORIUS, 1974a); hier: realisierte Selektion
$L(q, p) = 1 - \frac{1}{v}$ [†]	Selektionslast (selektive Reduktion); minimale Reduktion, die nötig ist, um die Häufigkeitsverteilung von p nach q zu verändern.
$\alpha(L, p) = (1 - \Omega(p)) \frac{L}{1-L}$	Minimale Selektion (gemessen als genetischer Abstand d_0), welche bei einer selektiven Reduktion der Populationsgröße um L und den Anfangshäufigkeiten p notwendig wird.
$\omega(L, p)$ [‡]	maximal mögliche Selektion für Anfangshäufigkeiten p und Selektions-Last L
$\Omega(p) = 1 - \min(p_i)$	Selektionspotenzial, bzw. maximal mögliches Ausmaß der selektiven Reduktion der Population für Anfangshäufigkeiten p
$\sigma(q, p) = \frac{d_0(q, p)}{\Omega(p)}$	effektive Viabilitäts-Selektion, das Verhältnis der Veränderung der genetischen Struktur, zur maximal durch Selektion möglichen Veränderung der genetischen Struktur
$\epsilon(q, p) = \frac{d_0(q, p) - \alpha(L, p)}{\omega(L, p) - \alpha(L, p)}$	Effektivität der Selektion, Verhältnis der um die für eine gegebene Reduktion und Anfangshäufigkeiten mindestens stattfindende Veränderung der genetischen Struktur korrigierte effektive Veränderung durch Selektion zur Spannweite der durch selektive Reduktion der Population möglichen genetischen Veränderungen.

^aNotation nach [GREGORIUS und DEGEN \(1994\)](#)^bes sei $P := \{(p_1, p_2, \dots) | p_i \geq 0, \sum_i p_i = 1\}$ der Simplex der relativen Häufigkeiten und $I(x) := \{i | x_i > 0\}$ die Menge der Indizes der positiven Elemente eines Vektors x ; gegeben sei die Häufigkeitsverteilung p vor Selektion und der Anteil der selektiven Reduktion L [†] $v = \max_i \left(\frac{q_i}{p_i}\right) = \max\{q_i/p_i | i \in I(p)\}$ [‡] $\omega(L, p) = \sup\{d(q, p) | q \in P, q \cdot L \leq p\} = \max\{(1/(1-L)) \cdot a, 1 - b\}$, wobei $a := \sup\{\sum_{i \in J} p_i | J \subseteq I(p), \sum_{i \in J} p_i \leq (1-L)\}$ und $b := \inf\{\sum_{i \in J} p_i | J \subseteq I(p), \sum_{i \in J} p_i \geq (1-L)\}$

der Bewertung des Ausmaßes genetischer Veränderung im Verlauf von Versuchsanstellungen bzw. bei der Auswahl bestimmter Genotypen, welche sich im Rahmen eines Züchtungsprogrammes als besonders wüchsig herausgestellt haben.

Die Veränderungen der genetischen Struktur über die Jahre wird für den Genort NDH exemplarisch beschrieben.

6.4 Software

Die Auswertung der Daten erfolgte mit Hilfe des Statistikprogrammpaketes „R“ (IHAKA und GENTLEMAN, 1996). Für die Isoenzym-Daten wurde zusätzlich das Computerprogramm GSED (GILLET, 1994) genutzt.

Kapitel 7

Ergebnisse

Das vorliegende Kapitel gliedert sich in vier Teile: (1.) die Ergebnisse der Datenaufnahme aus dem Kamp, (2.) eine räumliche Analyse des Wachstumsverhaltens auf den einzelnen Versuchsflächen, (3.) die Auswertung der Messdaten der sechs Versuchsflächen und (4.) die Darstellung der Ergebnisse der Isoenzymanalysen.

7.1 Wachstum im Kamp

Im folgenden Abschnitt wird der Züchtungsfortschritt untersucht. Hier wird der Vergleich des Wachstums der Klone im Kamp in Escherode mit dem Sämlingsstandard vorgenommen, um zu sehen, inwieweit das Kollektiv der Klone Überlegenheit im juvenilen Wachstum im Vergleich zu demjenigen von Sämlingen einer als besonders wüchsig bekannten Herkunft zeigt. Eine solche Überlegenheit kann als Erfolg der Selektion in der ersten Stufe gedeutet werden (siehe Kapitel 5). Dann wird auf den Zusammenhang zwischen dem Wuchsverhalten im Kamp und auf den Versuchsflächen eingegangen, um zu sehen, inwieweit Aussagen über das Wachstum in den ersten Jahren im Kamp auf das Wuchsverhalten späterer Jahre auf den Versuchsstandorten übertragen werden können. Informationen über solche Zusammenhänge zwischen Jugendwachstum und Wachstum im Alter sind wichtig, um beurteilen zu können, inwieweit Frühselektionen effektiv sein können im Hinblick auf ein Zielmerkmal, das erst in höherem Alter ausgeprägt wird.

7.1.1 Vergleich Klone - Sämlinge

Die Variation im Austriebzeitpunkt der Sämlinge beträgt drei Wochen zwischen dem Austrieb des ersten und des letzten aufgenommenen Individuums (4. Tag nach erstem Austrieb bis 25. Tag nach erstem Austrieb) und gut neun Wochen beim Vegetationsabschluss (135. - 210. Tag nach erstem Austrieb). Die Variation zwischen den Individuen

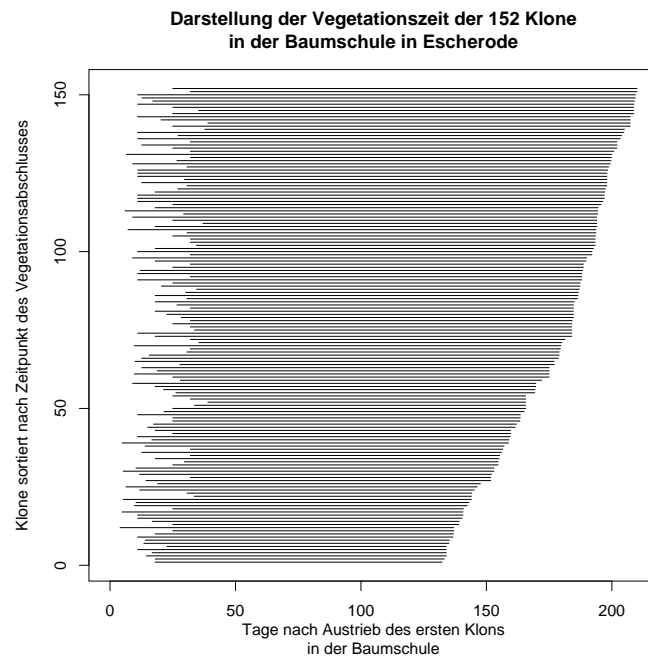


Abbildung 7.1: Länge der Vegetationszeit (1978) der 152 Klone im Kamp in Escherode, geordnet nach dem Zeitpunkt des Vegetationsabschlusses. Jeder horizontale Balken repräsentiert einen Klon.

der Bestandesabsaat ist damit für den Austrieb deutlich kleiner und für den Abschluss etwa gleich groß wie jene zwischen den Klonen (4.-39. Tag für Austrieb bzw. 132.-210. für Vegetationsabschluss). Die Abbildung 7.1 zeigt die Länge der Vegetationszeit der 152 auf allen Versuchsflächen vorkommenden Klone in der Baumschule. Die Klone sind nach dem Zeitpunkt des Vegetationsabschlusses in dem Aufnahmejahr geordnet. Aus der Abbildung wird ein Zusammenhang zwischen dem Zeitpunkt des Vegetationsabschlusses und der Länge der Vegetationszeit deutlich. Dieser Zusammenhang ist sehr viel stärker ausgeprägt, als jener zwischen dem Zeitpunkt des Austriebs und der Länge der Vegetationszeit.

Das Wachstum der Klone, gemessen als arithmetisches Mittel über bis zu 15 Ramets je Klon, ist demjenigen der Sämlinge überlegen. Im Mittel erreichen die Klone eine Höhe von 44,5 cm im Alter 3 und die Sämlinge eine Höhe von 39,8 cm. Dies entspricht einer Klonüberlegenheit von 12% über die Sämlinge. Diese Überlegenheit spiegelt sich in der Verteilung der erreichten Höhen 1978 wider (siehe Abbildung 7.2).

7.1.2 Zusammenhang zwischen Merkmalen

Es besteht eine statistisch signifikante Korrelation zwischen den Merkmalen Austrieb und Abschluss bzw. Vegetationszeit. Dabei ist der Zusammenhang zwischen dem Ve-

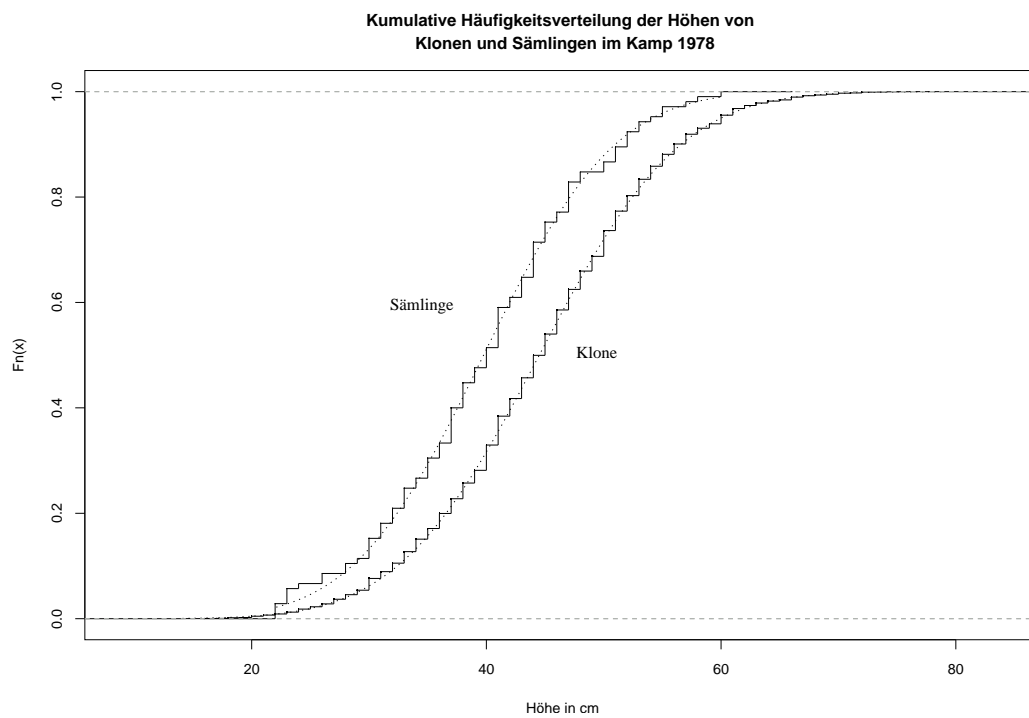


Abbildung 7.2: Vergleich der kumulativen Häufigkeitsverteilungen der Höhen 1978 der Sämlinge und der Klone im Kamp in Escherode; gestrichelt eingezeichnet ist als Referenz jeweils die kumulative Häufigkeitsverteilung einer Normalverteilung mit gleichem Mittelwert und gleicher Standardabweichung; der Mittelwert der Klone (44,5 cm) ist nach dem t-Test signifikant größer, als jener der Sämlinge (39,8 cm); $N_{Klon} = 9150$, $N_{Saemling} = 105$.

Tabelle 7.1: Zusammenhang zwischen den mittleren Merkmalsausprägungen der Klone im Kamp und den mittleren Merkmalsausprägungen der Klone auf den sechs Versuchflächen (Nr. 109 - 115) dargestellt als Pearson's Produkt-Moment Korrelation mit 95% Konfidenzintervall in Klammern. Höhe83 bzw. Höhe93: mittlere Höhe der Klone auf den Versuchflächen 1983 bzw. 1993; Volumen93: mittleres Einzelbaumvolumen der Klone auf den Versuchflächen 1993

	109	110	111	112	114	115
Höhe Kamp	<u>Höhe83</u>					
	0,18 (0,02; 0,33)	0,33 (0,18; 0,47)	0,17 (0,01; 0,32)	0,16 (0; 0,31)	0,21 (0,05; 0,36)	0,2 (0,04; 0,35)
	<u>Höhe93</u>					
	-0,04 (-0,2; 0,12)	0,15 (-0,01; 0,3)	0,08 (-0,08; 0,24)	0,15 (-0,01; 0,3)	-	0,15 (-0,01; 0,3)
Aus- trieb	<u>Volumen93</u>					
	-0,03 (-0,18; 0,13)	0,15 (-0,01; 0,3)	0,08 (-0,08; 0,23)	0,15 (-0,01; 0,3)	-	0,13 (-0,03; 0,28)
	<u>Höhe83</u>					
	0,29 (0,13; 0,43)	-0,1 (-0,25; 0,06)	0,23 (0,07; 0,37)	-0,02 (-0,18; 0,14)	0,07 (-0,10; 0,22)	-0,08 (-0,23; 0,08)
Ab- schluss	<u>Höhe93</u>					
	0,19 (0,03; 0,34)	-0,11 (-0,27; 0,05)	0,06 (-0,1; 0,21)	-0,04 (-0,2; 0,12)	-	-0,27 (-0,41; -0,11)
	<u>Volumen93</u>					
	0,2 (0,04; 0,35)	-0,19 (-0,34; -0,03)	0,02 (-0,14; 0,18)	-0,07 (-0,22; 0,09)	-	-0,32 (-0,46; -0,17)
Vege- tations- zeit	<u>Höhe83</u>					
	0,06 (-0,1; 0,21)	-0,04 (-0,2; 0,12)	0,1 (-0,06; 0,26)	-0,02 (-0,18; 0,14)	0,07 (-0,09; 0,23)	0,21 (0,06; 0,36)
	<u>Höhe93</u>					
	-0,01 (-0,17; 0,15)	-0,05 (-0,21; 0,11)	0,04 (-0,12; 0,2)	-0,01 (-0,16; 0,15)	-	-0,01 (-0,16; 0,15)
Vege- tations- zeit	<u>Volumen93</u>					
	-0,07 (-0,23; 0,09)	-0,1 (-0,26; 0,06)	0,02 (-0,14; 0,18)	0 (-0,16; 0,16)	-	0,02 (-0,14; 0,17)
	<u>Höhe83</u>					
	-0,06 (-0,22; 0,1)	0 (-0,16; 0,16)	0,01 (-0,15; 0,17)	-0,01 (-0,17; 0,15)	0,05 (-0,11; 0,21)	0,24 (0,09; 0,39)
Vege- tations- zeit	<u>Höhe93</u>					
	-0,08 (-0,24; 0,08)	0 (-0,16; 0,15)	0,02 (-0,14; 0,17)	0,01 (-0,15; 0,17)	-	0,1 (-0,06; 0,26)
	<u>Volumen93</u>					
	-0,15 (-0,3; 0,01)	-0,03 (-0,19; 0,13)	0,02 (-0,14; 0,17)	0,02 (-0,13; 0,18)	-	0,15 (-0,01; 0,3)

getationsabschluss und der Länge der Vegetationszeit besonders nah an einem linearen Zusammenhang (vergleiche Abbildung 7.1)!

Untersucht man hingegen den Zusammenhang zwischen der Länge der Vegetationszeit oder dem Vegetationsabschluss und dem Wachstum der Klone auf den Versuchflächen, so findet sich in diesem Versuch kein statistisch signifikanter Zusammenhang gemessen als Pearson's Produkt Moment Korrelation, mit Ausnahme der Daten für die Fläche Göppingen (115) wo ein schwach positiver Zusammenhang zwischen der Vegetationszeit bzw. dem Vegetationsabschluss und den Höhen in den Jahren 1983 und 1993 besteht.

Für das Merkmal Austrieb im Kamp und die Höhenentwicklung auf den Flächen besteht eine lineare Korrelation auf den Versuchflächen Binnen (109) und Holzmin-den (111). Dieser Zusammenhang ist für die Höhe im Jahr 1983 stärker, als für die darauffolgende Aufnahme im Jahr 1993.

Pearsons Produkt Moment Korrelation zwischen den Mitteln von bis zu 15 Höhen je Klon im Kamp im Jahr 1978 und dem Mittel der Höhe aller Ramets je Klon nach

dem Auspflanzen auf den Versuchsflächen 1978 beträgt 0,84 (95%Konfidenzintervall: 0,79;0,88). Die Abweichung von einer perfekten 1:1 Beziehung läßt sich nur durch die unterschiedliche Zahl der aufgenommenen Ramets je Klon in der Baumschule und auf den Versuchsflächen erklären, bzw. durch Fehler in der Höhenmessung und Variation der Höhen durch Ausheben aus dem Versuchsbeet und erneutes Einpflanzen auf den Versuchsflächen.

7.2 Räumliche Analyse

In diesem Unterkapitel wird (1.) die Verteilung der Ausfälle auf den einzelnen Versuchsflächen analysiert, (2.) auf den Zusammenhang zwischen Ausfällen und Wachstum der Überlebenden Individuen eingegangen und (3.) für eine Teilfläche der Respons der Überlebenden räumlich modelliert. Diese Auswertung soll der Überprüfung der idealen Bedingungen eines randomisierten Blockdesigns dienen.

7.2.1 Verteilung der Ausfälle über die Fläche

Die Ergebnisse in Tabelle 7.2 zeigen, dass es auf vier von sechs Flächen eine Verteilung der Ausfälle über die Versuchsfläche gibt, die nicht räumlich vollkommen zufällig ist. Auf den Versuchsflächen Binnen, Harsefeld, Kirchberg und Göppingen, wo die Verteilung der Ausfälle überzufällig ist, tritt ein Überschuss an Teilflächen mit einer größeren Anzahl von Ausfällen auf als nach der Erwartung für eine vollkommen räumlich zufällige Verteilung! Dies deutet auf eine Klumpung der Ausfälle hin. Die Abbildung 7.3 zeigt für das Beispiel Harsefeld die Position der ausgefallenen Pflanzen auf der Versuchsfläche. Man sieht im Zentrum der Versuchsfläche eine deutliche Häufung von Ausfällen.

Für die Fälle von geklumptem Auftreten der Ausfälle soll daher geklärt werden, wie sich die Wachstumsparameter der umstehenden Überlebenden im Verhältnis zu den Ausfällen darstellen.

7.2.2 Wachstum und Ausfall der Nachbarn

Bei dieser Auswertung muss darauf hingewiesen werden, dass es sich nicht um ein geplantes Experiment handelt, in dem die Anzahlen ausgefallener Nachbarn systematisch variiert werden. Dementsprechend ist die Klassenbesetzung der verschiedenen Anteile ausgefallener Nachbarn nicht gleich groß, also ein Zufallsvariable. Die Bäume mit keinem oder ein bis zwei Ausfällen in der Nachbarschaft sind überrepräsentiert im Vergleich zu denjenigen, wo mehr Nachbarn ausgefallen sind. Insgesamt wird deutlich, dass es für die

Tabelle 7.2: Ergebnisse des χ^2 -Anpassungstest für die vollkommen räumlich zufällige Verteilung von Ausfällen bis 1983 in Quadraten von 100 m^2 Größe. Als Referenzverteilung wurde eine Poisson-Verteilung angenommen mit Mittelwert $\lambda|A|$ als der mittleren Anzahl Ausfälle je Fläche. dF: Freiheitsgrade; Prob. $P \geq \chi^2$: Wahrscheinlichkeit für einen χ^2 -Wert welcher größer oder gleich dem gefundenen Wert ist.

Versuchsort	χ^2 -Wert	dF	Prob. $P \geq \chi^2$
Ausfälle bis 1983			
Binnen (109)	14,1	4	0,007
Palsterkamp (110)	3,3	5	0,654
Holzminden (111)	8,0	7	0,332
Harsefeld (112)	14,0	4	0,007
Kirchberg (114)	77,4	11	4×10^{-12}
Göppingen (115)	20,9	5	0,0008
Ausfälle bis 1993			
Binnen (109)	23,6	5	0,0003
Palsterkamp (110)	3,7	6	0,7154
Holzminden (111)	10,0	8	0,2657
Harsefeld (112)	13,1	4	0,0109
Kirchberg (114)	80,7	12	3×10^{-12}
Göppingen (115)	39,1	10	$2,4 \times 10^{-5}$

Versuchsfläche Harsefeld Ausfälle bis 1993

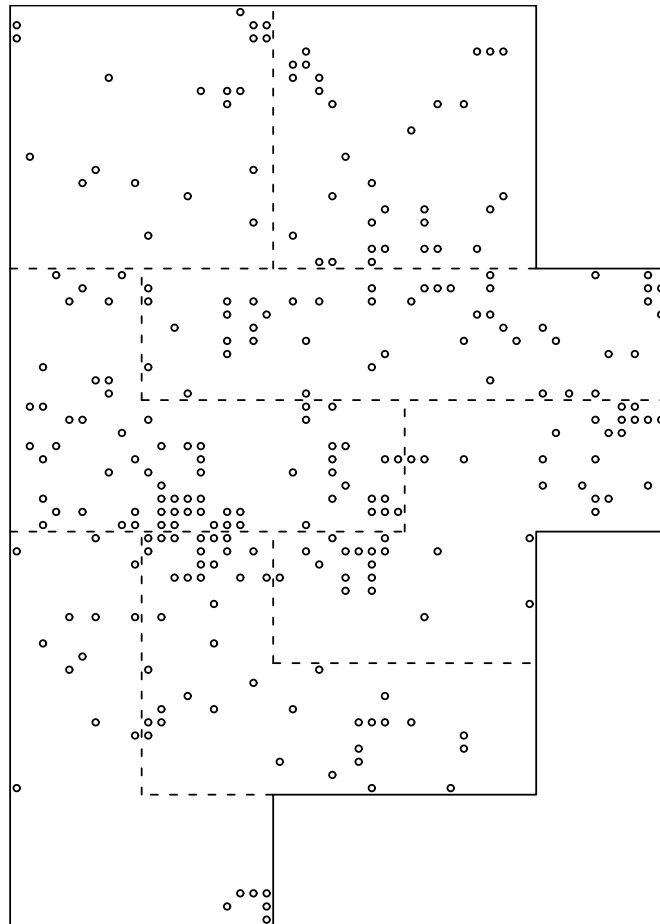


Abbildung 7.3: Position der ausgefallenen Pflanzen auf der Versuchsfläche in Harsefeld. Gestrichelt dargestellt sind die Grenzen der Blöcke innerhalb der Versuchsanlage. Die Abbildung zeigt eine deutliche Klumpung der Ausfälle im Zentrum der Fläche.

Tabelle 7.3: Zusammenhang zwischen dem Anteil ausgefallener Nachbarn 1983 bzw. 1993 und dem Wachstum der Bäume dargestellt als geschätzte Steigung einer linearen Regression. Angegeben ist das Signifikanzniveau für die Hypothese $H_0 : a = 0$, wobei a der Regressionskoeffizient ist. ns nicht signifikant; * $p \leq 0,05$; *** $p \leq 0,001$

	Höhe '83		Höhe '93		BHD '93	
<u>Anteil ausgefallener Nachbarn 1983</u>						
Binnen	7± 6	ns	83±25	**	27± 4	***
Palsterkamp	-60±14	***	-15±49	ns	51± 8	***
Holzminden	6± 9	ns	59±40	ns	51± 8	***
Harsefeld	-99±18	***	35±66	ns	77±10	***
Kirchberg	-113± 9	***	–		80± 6	***
Göppingen	-140±10	***	-370±33	***	-14± 6	*
<u>Anteil ausgefallener Nachbarn 1993</u>						
Binnen	-4± 5	ns	11±23	ns	16± 4	***
Palsterkamp	-55±13	***	-35±67	ns	78± 8	***
Holzminden	8± 9	ns	45±41	ns	51± 8	***
Harsefeld	-87±18	***	62±66	ns	83±10	***
Kirchberg	-111± 9	***	–		79± 6	***
Göppingen	-136± 9	***	-363±30	***	-12± 6	*

Individuen mit keinem oder nur einem ausgefallenen Nachbarn eine sehr große Streuung der Wachstumsmerkmale gibt.

Bei einer Regressionsanalyse wird je nach Umwelt ein signifikanter linearer Trend im Zusammenhang zwischen Anteil ausgefallener Nachbarn und den Wachstumsmerkmalen gefunden. Es sollen die Flächen betrachtet werden, für welche sich ein geklumpstes Auftreten der Ausfälle über die Fläche gefunden hat (Binnen, Harsefeld, Kirchberg und Göppingen). Auf der Fläche Binnen ergibt sich für den Anteil ausgefallener Nachbarn bis 1983 und die Höhe 1993 ein positiver Zusammenhang. Dies spricht für ein durch Konkurrenz bedingtes Ausscheiden der Nachbarn. Für die Fläche Harsefeld findet sich dagegen sowohl für den Ausfall bis 1983 als auch jenen bis 1993 ein signifikanter negativer Zusammenhang zu dem Merkmal Höhe 1983. Individuen mit geringer Höhe haben also vermehrt Ausfälle in der Nachbarschaft. Dies deutet auf Ausfälle durch kleinräumig ungünstige Wachstumsbedingungen hin.

Für alle Umwelten bis auf Göppingen besteht ein positiver Zusammenhang zwischen dem Anteil ausgefallener Nachbarn und dem BHD 1993. Auf diesen Flächen hat die

Standraumerweiterung einen eindeutigen Einfluss auf das Wachstum.

Für die Fläche Göppingen findet sich dagegen für alle Wachstumsmerkmale ein negativer Zusammenhang zu dem Anteil ausgefallener Nachbarn. Eine Standraumerweiterung durch Ausfälle in der Nachbarschaft führt auf dieser Fläche nicht zu einem überdurchschnittlichen Durchmesserzuwachs.

7.2.3 Räumliche Trends im Wachstumsverhalten

Abhängigkeit des Wachstums von Umweltvariation innerhalb der Versuchsfelder am Beispiel der Fläche Binnen

Die varianzanalytische Auswertung der Versuchsdaten zeigt für alle Flächen einen signifikanten Blockeffekt für die Daten der Höhen 1983/93 bzw. BHD93 und Volumen93. Im Folgenden soll das innerhalb der einzelnen Versuchsfelder räumlich unterschiedliche Wachstum detaillierter dargestellt werden.

Die Abbildung 7.4 zeigt das Wachstum der Einzelindividuen für das Merkmal Höhe im Jahr 1993 auf der Versuchsfeld Fläche Binnen. Mit „×“ sind die Pflanzplätze markiert, auf denen die Pflanzen ausgefallen sind. Die schwarzen Konturlinien zeigen Bereiche an, wo der Respons der Pflanzen ähnlich ist. Bei Betrachtung des Wachstums fällt auf, dass in der Mitte der beiden länglichen Versuchseinheiten die Pflanzen kleiner sind, als zu den Wänden hin (weiße Bereiche zwischen Versuchseinheiten).

Die Trends im Wuchsverhalten entlang der x und y-Achsen der Abbildung 7.4 werden in der Abbildung 7.5 deutlich. In dieser Abbildung sind die Randverteilungen des Höhenwachstums über die x und y-Koordinaten aufgetragen (hier dargestellt für den mittleren Bereich der Versuchsfeld Fläche Binnen). Die größere Ähnlichkeit der Merkmalsausprägungen von Individuen, welche dichter beieinander stehen, wird auch aus der Grafik zu Moran's I deutlich (Abbildung 7.6). In dieser Abbildung ist Moran's I jeweils für Distanzklassen von 8 m abgetragen. Gestrichelt sind die 95% Schranken nach 600 Permutationen angegeben. Als Referenz wurde zusätzlich die Linie für Moran's I gleich Null eingezeichnet. Werte über Null weisen auf größere Ähnlichkeit zwischen den Individuen hin, solche kleiner Null auf Unähnlichkeit. Aus dieser Abbildung ist zu erkennen, dass für die Distanzklassen bis 24 m die Merkmalsausprägungen sich ähnlicher sind, als jene der Distanzklassen von 24-56 m. Im Mittel über die Fläche sind sich Individuen, welche dichter beieinander stehen, ähnlicher in ihrem Wachstumsverhalten (hier Höhe 1993) als solche, die weiter entfernt voneinander auf der Versuchsfeld stehen.

Im Folgenden wird dargestellt, wie sich dieser räumliche Trend der kleinräumigen Variation der Standortgüte modellieren lässt. Der räumliche Trend in der Merkmalsausprägung Höhenwachstum 1993 lässt sich für die einzelnen Versuchseinheiten

Höhe der Überlebenden 1993 Versuchsfläche Binnen

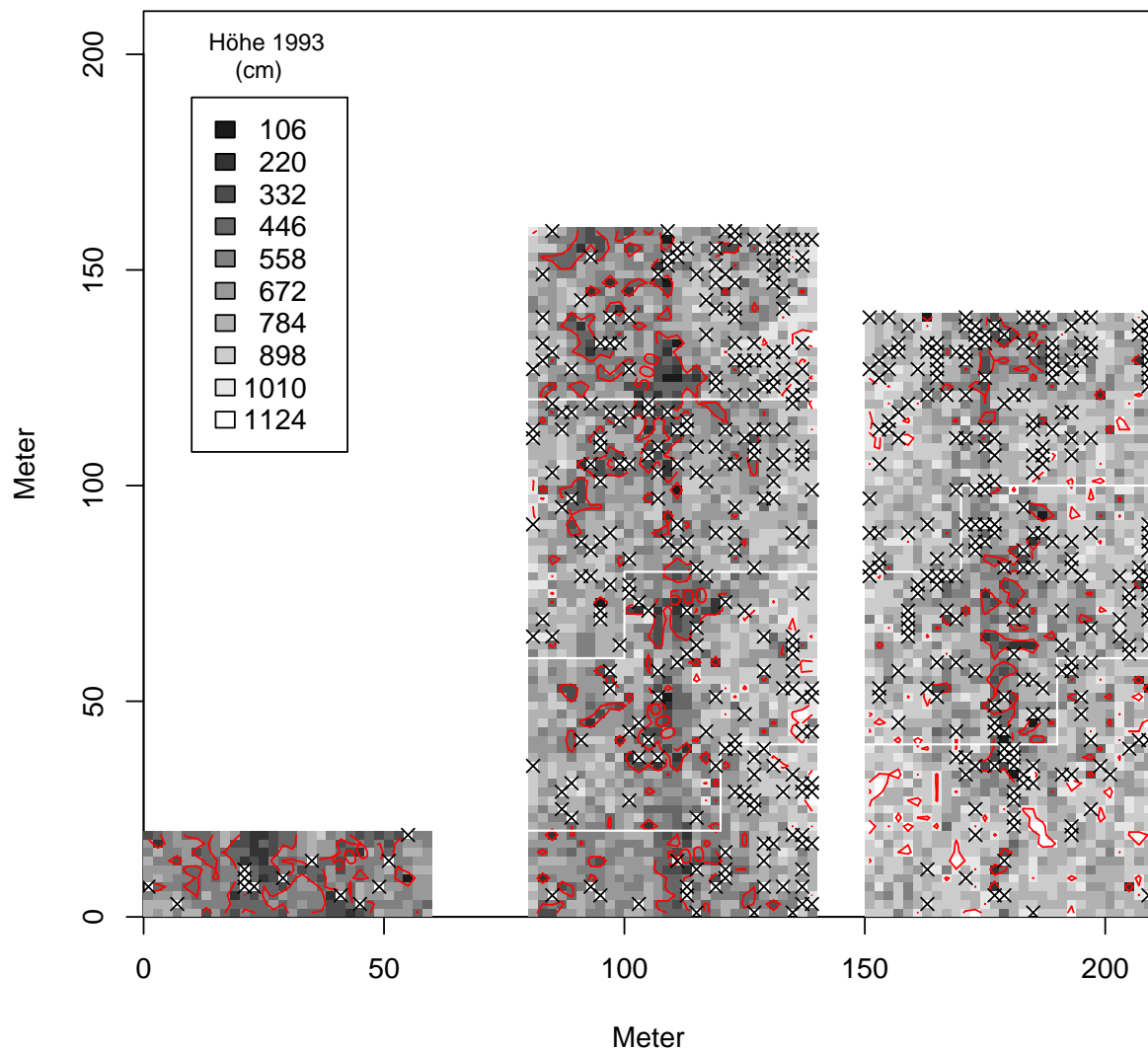


Abbildung 7.4: Darstellung der Versuchsfläche Binnen. In Grauschattierungen ist für jeden Pflanzplatz die Höhe der Pflanze im Jahr 1993 angegeben (kleine Quadrate). Ausfälle bis zum Jahr 1993 sind durch „x“ angedeutet. Die weißen Linien geben die Grenzen der Blöcke entsprechend der Versuchsanlage an. Die unregelmäßigen roten Linien sind Konturlinien für Bereiche mit ähnlichem Wuchsverhalten.

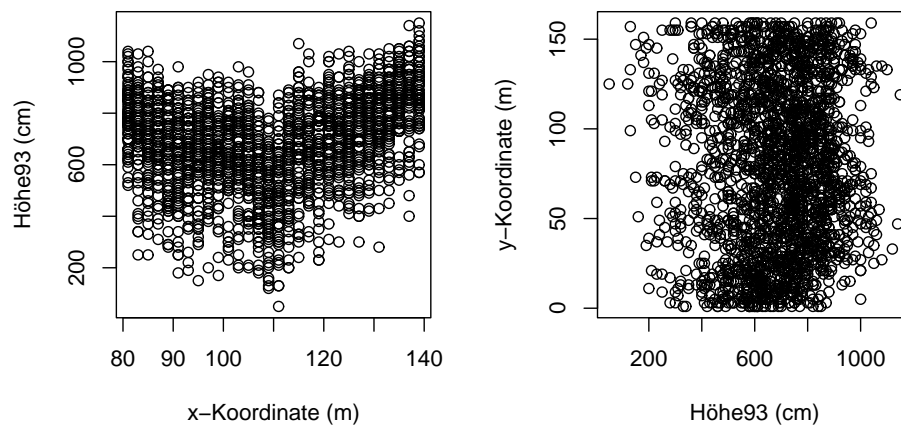


Abbildung 7.5: Randverteilungen der Höhe 1993 entlang der Hauptachsen des Versuchsplanes für den mittleren Abschnitt der Versuchsfläche Binnen. Zu beachten ist, dass die Koordinatenachsen so ausgerichtet sind wie die entsprechenden Koordinaten in Abb. 7.4.

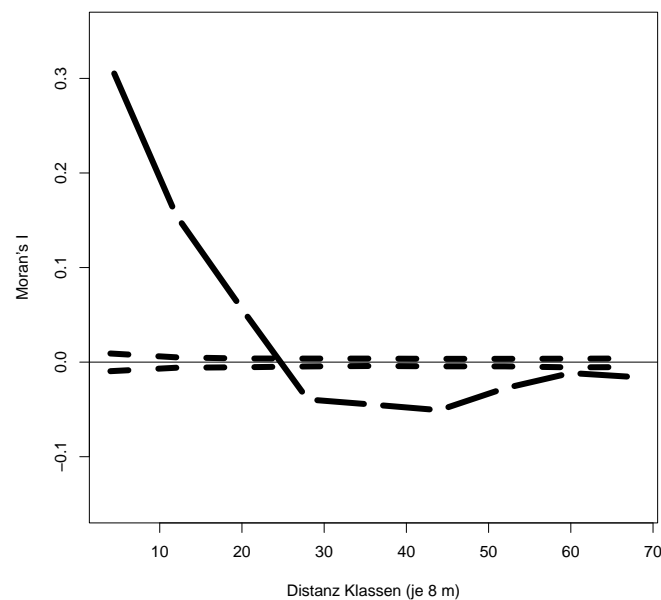


Abbildung 7.6: Darstellung von Moran's I für den mittleren Teil der Versuchsfläche Binnen für das Merkmal Höhe 1993. Moran's I wurde für 9 Distanzklassen von je 8 m berechnet. Die Werte für die einzelnen Distanzklassen sind durch lang-gestrichelte Linien verbunden. Kurz-gestrichelt sind die 95% Schranken nach 600 Permutationen dargestellt.

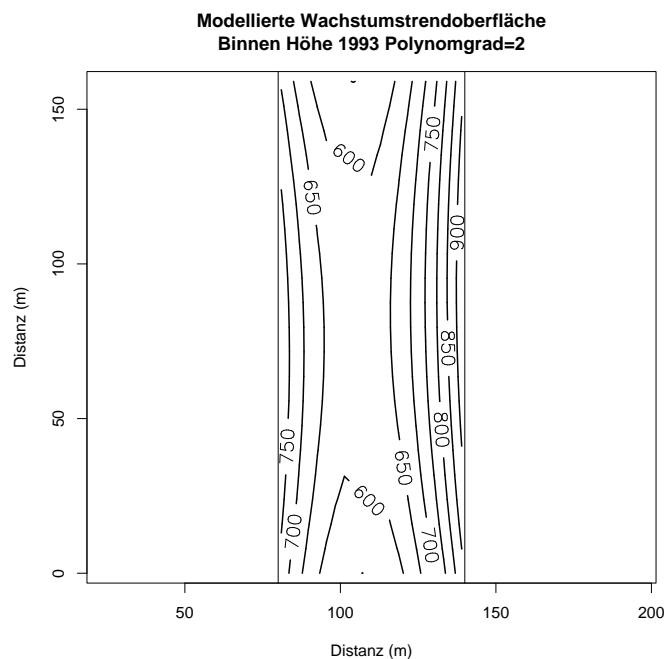


Abbildung 7.7: Modellierter Wachstumstrendoberfläche für den mittleren Teil der Versuchsfläche Binnen mit einem Polynom 2-ten Grades für das Merkmal Höhe 93. Dargestellt sind Isolinien gleichen Wachstums.

über ein Polynom 2-ten Grades modellieren.

$$Y_{ij} = \alpha + \beta_1 x^2 + \beta_2 y^2 + \beta_3 xy$$

wobei x und y die Koordinaten entlang des Pflanzplanes sind und Y_{ij} die Höhe im Jahr 1993 des j -ten Ramets des Klons i .

Das Bestimmtheitsmaß des parametrisierten Modells für den mittleren Bereich der Versuchsfläche Binnen beträgt $R^2 = 0.24$. Der Anteil der Variation, welcher durch die Regression erklärt werden kann, ist nach dem F-Test hochsignifikant. Sowohl die Variation in Richtung der x - als auch der y -Koordinaten, welche durch das Modell beschrieben wird, ist signifikant.

Modelle mit Polynomen höherer Ordnung erreichen zwar ein verbessertes Bestimmtheitsmaß (Polynomgrad 3: 0,25, ..., Polynomgrad 6: 0,30). Diese bessere Anpassung an die Daten wird aber nur durch eine erhebliche Zunahme an benötigten Modellparametern erreicht. So benötigt das Modell des Polynoms 2-ten Grades 4 Freiheitsgrade, jenes eines Polynoms 6-ten Grades dagegen 27 Freiheitsgrade. Der räumliche Trend der Wachstumsunterschiede gerade in Richtung der x -Achse wird aus der Abbildung 7.7 deutlich.

Damit kann die Hypothese eines Randeffektes - hier speziell eines Wall-Effektes

durch die Art der Flächenvorbereitung in der Richtung der x-Achse - nicht abgelehnt werden. Der Trend in Richtung der y Koordinaten ist deutlich schwächer. Er deutet aber auf weitere Randeffekte hin. Diese könnten auch eine Folge des Nährstoffexports durch die Flächenvorbereitung in Richtung der y-Achse sein. Das Wachstum kann aber auch durch andere positive Effekte an den Rändern der Versuchsflächen begünstigt werden.

Fraglich ist, inwieweit der standörtliche Trend, der durch das Regressionsmodell beschrieben wird, dazu führt, dass die Versuchsergebnisse - also die Differenzierung der Klone in ihrem Wuchspotential, entsprechend der Auswertung nach dem Versuchsdesign - verfälscht werden. Eine Bereinigung der Wachstumsdaten um den durch das Modell beschriebenen räumlichen Trend erlaubt einen Vergleich mit den Ergebnissen auf Grund der Analyse nach dem Versuchsdesign als vollkommen randomisiertem Blockdesign. Es wird also untersucht, inwieweit die kleinstandörtlichen Unterschiede einen Einfluss auf das Wachstum der Klone haben und dadurch die Selektion zwischen den Klonen beeinflussen würden.

Binnen - mittlere Fläche Durch die andere Art der Korrektur für den kleinflächigen Trend ergibt sich eine andere Rangierung der Klonmittelwerte! Der Spearman'sche Rangkorrelationskoeffizient zwischen den Klonmitteln basierend auf der Bereinigung der Klone von den Blockeffekten und der Bereinigung der Klone von dem kleinstandörtlichen Trend mit Hilfe des Regressionsmodells beträgt 0.82 für das Merkmal „Höhe 1993“. Diese Übereinstimmung in der Rangierung der Klone ist hochsignifikant, unabhängig davon, wie die Bereinigung der Daten von dem kleinräumigen Trend erfolgt, ob durch Bereinigung um die Blockeffekte nach dem Versuchsdesign oder über die Anpassung eines „trend surface“ und daraus abgeleiteter Vorhersage der Kloneffekte. Der Effekt der Klone auf die Merkmalsausprägung stellt sich weitgehend konsistent dar. Daher wird in den folgenden Darstellungen der Versuchsergebnisse auf die durch die Versuchsanlage in Wiederholungen gegebene Möglichkeit der Datenbereinigung von kleinräumigen Trends zurückgegriffen.

7.3 Wachstum auf den Versuchsflächen

In diesem Unterkapitel wird erst auf den zusammenfassenden Vergleich der Klone mit dem Sämlingsstandard über alle Versuchsflächen eingegangen, dann wird der Zusammenhang der Messdaten der einzelnen Versuchsflächen über die Jahre analysiert. Daran schließt sich die Charakterisierung des Effektes der Selektion der 20% bestwüchsigen Klone an.

Um eine Einordnung des Wachstums der in der Baumschule ausgewählten Klone

zu ermöglichen, wird im Anschluss die Wuchsleistung der Klone der des geprüften Sämlingsstandards „Westerhof“ gegenübergestellt. Diese Gegenüberstellung ist beim Vergleich verschiedener Versuchsumwelten nicht vollkommen korrekt. Bei dem Sämlingsstandard werden nicht wie bei den Klonen die Reaktionsnormen von einzelnen Genotypen betrachtet, sondern die Reaktionsnorm von Stichproben aus einer Bestandesabsaat, also eines genetisch weniger eng definierten Kollektives. Der Vergleich mit Sämlingsstandards wird in der Züchtungspraxis durchaus in dieser Form durchgeführt. Diesem Vergleich liegt implizit die Annahme von für das Gesamtkollektiv des Standards repräsentativen Stichproben an jedem Versuchsort zugrunde. In diesem Fall läßt sich das Wuchsverhalten der Sämlinge in den verschiedenen Umwelten als partielle Realisierung der Reaktionsnorm des Saatgutes der Herkunft Westerhof interpretieren.

7.3.1 Vergleich Klone - Sämlinge

Das mittlere Wachstum der 152 Klone über die sechs Versuchsumwelten ist größer, als jenes des Sämlingsstandards. In Tabelle 7.4 sind Mittelwerte und Standardabweichungen der Merkmalsausprägungen über alle Versuchsumwelten angegeben. Nach dem t-Test mit Welch-Approximation der Freiheitsgrade für ungleiche Varianzen (SACHS, 1992, S. 355f), sind die Mittelwerte der Klone für alle Merkmale bis auf den mittleren jährlichen Durchmesserzuwachs signifikant größer als die der Sämlinge. Inwieweit diese Unterschiede auch bei einer Betrachtung für die einzelnen Versuchsumwelten Bestand haben, gilt es später zu klären. Aus der Abbildung 7.8 wird exemplarisch deutlich, dass die Verteilungen der Merkmalsausprägungen von Klonen und Sämlingen trotz des signifikanten Mittelwertsunterschiedes nach dem t-Test vollständig überlappen.

Betrachtet man die Klone als ein selektiertes Kollektiv im Vergleich zu den Sämlingen, dann läßt sich der Selektionsfortschritt durch die mittlere Überlegenheit der Klone im Vergleich zu den Sämlingen ausdrücken. Für das Merkmal Höhe 1993 weisen die Klone ein Mittel von 108% der Sämlingshöhe von 773 cm für dasselbe Jahr auf. Betrachtet man das Kollektiv der 25% besten Klone in Bezug auf das Merkmal Höhe, dann liegt die Überlegenheit der besten Klone bei 117% gegenüber den Sämlingen.

Für das Merkmal Volumen₉₃ beträgt die Überlegenheit der Klone gegenüber den Sämlingen 114%. Die Mehrleistung der 25% bestwüchsigen Klone liegt sogar bei 142%. Bei einem mittleren Schaftholzvolumen von 0,037 m³ pro Individuum der Sämlinge, ergibt sich bei 1500 Individuen pro Hektar (Ausgangspflanzenzahl 2500 Stück, mittlere Überlebensrate 60%) ein Volumen von 55,5 Vfm/ha. Für die Klone ergibt sich nach ihrem mittleren Schaftholzvolumen von 0,042 m³ pro Individuum ein Volumen von 63,2 Vfm/ha. Für die 25% wüchsigsten Klone mit einem mittleren Schaftholzvolumen

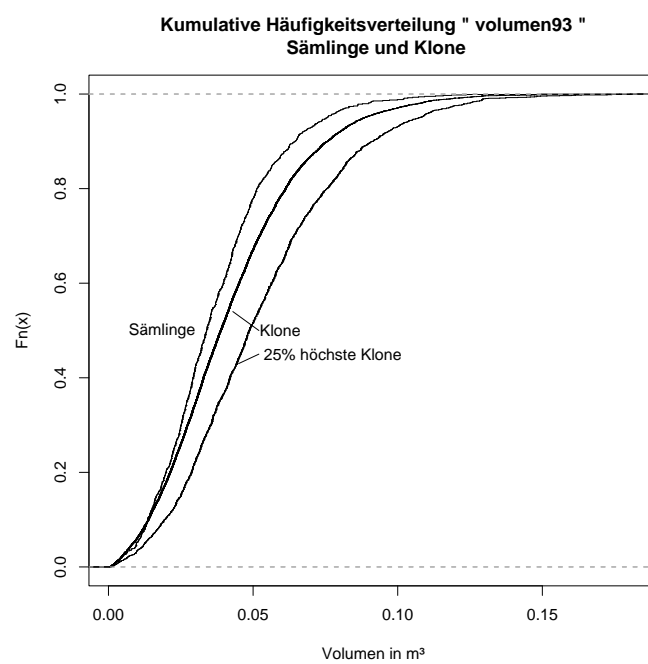


Abbildung 7.8: Kumulative Verteilungen der Einzelstamm Schaftholzvolumen 1993 der Sämlinge, der 152 Klone und der im Mittel 25% bestwüchsigen Klone (Daten von 5 Versuchsflächen - ohne Kirchberg - gepoolt); gestrichelt sind Referenz-Normalverteilungen mit gleichem Mittelwert und gleicher Standardabweichung eingezeichnet

Tabelle 7.4: Vergleich der Mittelwerte zwischen Klonen und Sämlingen für die Merkmale Höhe im Alter 3, 8 und 18 und BHD und Volumen im Alter 18. Angegeben sind jeweils Mittelwert und Standardabweichung für Klone und Sämlinge. In der letzten Spalte findet sich das Signifikanzniveau des T-Tests auf signifikant höhere Mittelwerte der Klone. ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$

	Klone		Sämlinge		
Hoehe78	43,57	± 8,56	38,29	± 11,46	***
Hoehe83	148,91	± 48,81	131,04	± 42,70	***
Hoehe93	833,59	± 188,79	773,14	± 164,95	***
BHD93	105,47	± 27,78	103,60	± 26,07	**
Volumen93	0,042	± 0,024	0,037	± 0,020	***

von $0,052 \text{ m}^3$ ergibt sich demnach ein Vorrat von 78.7 Vfm.

Die Ergebnisse des Vergleichs der Klone mit dem Sämlingsstandard auf den einzelnen Versuchsflächen zeigt Tabelle 7.5. Es werden die Verteilungen der Klone und des Sämlingsstandards für jede Kombination Merkmal \times Versuchsort mit Hilfe des einseitigen Wilcoxon-Man-Whitney Testes untersucht. Die p-Werte sind in der Tabelle angegeben. Es zeigt sich, dass die Klone in den Umwelten 109, 112 und 114 den Sämlingen im Mittel nicht überlegen sind, hingegen in den Umwelten 110 und 111 sehr wohl, in der Umwelt 115 nur in den Höhenwachstumsmerkmalen, nicht aber in dem Durchmesserwachstum und der Volumenleistung. Nimmt man den Sämlingsstandard als Maßstab, dann war die Selektion der Klone in der Baumschule also für manche Umwelten erfolgreich, für andere nicht! Nimmt man dagegen von den 152 Klonen die über alle Versuchsflächen im Mittel 20% besten Klone für das jeweilige Merkmal, dann ist dieses selektierte Kollektiv auf allen Flächen nach dem Wilcoxon-Man-Whitney Test hochsignifikant besser als der Sämlingsstandard (Ausnahme Göppingen BHD93 und ADI2 **). Der Wilcoxon-Man-Whitney Test geht dabei allerdings nur auf die relative Lage der Verteilungen zueinander ein. Er ermöglicht keine Aussage darüber, wie stark die Merkmalsausprägungen sich unterscheiden.

7.3.2 Vergleich der Versuchsorte

Die auf den Klonmitteln in jeder Versuchsumwelt basierenden Flächenmittel sind in der Abbildung 7.9 und Tabelle 7.6 dargestellt. Die Daten der Höhenmessungen sind zur Übersichtlichkeit mit Linien verbunden. Im Jahr der Flächenanlage gibt es keine Differenzierung zwischen den Versuchsflächen. Dies entspricht dem Grundsatz der Versuchsanlage sehr gut, da jedes andere Ergebnis auf eine Sortierung des Pflanzenmaterials

Tabelle 7.5: p-Werte des einseitigen Wilcoxon-Man-Whitney Testes für die Verteilungen der Merkmalsausprägungen der Sämlinge und der Klone in jeweils einer Umwelt. Alternativhypothese: Die wahre Mittelwertsdifferenz ist kleiner 0.

	109	110	111	112	114	115
Höhe78	5×10^{-52}	2×10^{-41}	4×10^{-31}	6×10^{-53}	2×10^{-60}	1
Höhe83	1×10^{-1}	4×10^{-23}	3×10^{-6}	1×10^{-1}	1×10^{-1}	1×10^{-42}
Höhe93	1×10^{-2}	6×10^{-14}	1×10^{-7}	2×10^{-2}	-	5×10^{-3}
BHD93	9×10^{-1}	2×10^{-11}	7×10^{-4}	6×10^{-1}	4×10^{-1}	9×10^{-1}
Volumen93	8×10^{-1}	3×10^{-13}	7×10^{-5}	4×10^{-1}	-	10×10^{-1}

vor der Verbringung auf die Versuchsflächen hingedeutet hätte. In den folgenden Jahren ist eine Differenzierung zwischen den Flächenmitteln erkennbar, wobei die Rangierung der Umwelten je nach Merkmal unterschiedlich ausfällt. Allerdings gibt es insofern einen Trend, dass die Umwelt Palsterkamp insgesamt sehr günstig - im Sinne höherer Mittelwerte über alle auf der Fläche vorhandenen Klone - für das Wachstum des Pflanzenmaterials zu sein scheint, wohingegen die Umwelten Nienburg, Göppingen und Neuhaus eher ungünstig für das mittlere Wachstum sind.

Das absolute Ausmaß der Variation zwischen den Umwelten nimmt mit den Jahren zu. Bei dem Vergleich mit Hilfe des Variationskoeffizienten der Umweltmittelwerte für die Merkmale Höhe78 0,02; Höhe83 0,21; Höhe93 0,16; BHD93 0,12 und Volumen93 0,35 ergibt sich eine Zunahme vom Jahr der Versuchsbegründung zu den folgenden Jahren, dann eine Abnahme bei Höhe und BHD im Alter 18. Für das Merkmal Volumen ergibt sich ein höherer Variationskoeffizient, der sich aber rechnerisch erklären läßt, da hier die Variation der Höhendifferenzierung mit jener der Durchmesserendifferenzierung kombiniert wird.

Die kumulativen Verteilungen der Höhen und Durchmessermessungen an den einzelnen Versuchsflächen sind für die 152 auf allen Flächen vorkommenden Klone in den Abbildungen 7.10 und 7.11 wiedergegeben. Als Referenz ist jeweils die kumulative Normalverteilung mit gleichem Mittelwert und gleicher Varianz punktiert eingezeichnet. Bei den empirischen kumulativen Verteilungen handelt es sich um die Originaldaten. Es hat noch keine Mittelwertbildung für jeden Klon stattgefunden. Das heißt, dass manche Klone mit mehr Individuen in der Verteilung repräsentiert sein können als andere, da einzelne Individuen über die Jahre ausgefallen sind. Aus der unterschiedlichen Stufenbreite der kumulativen Verteilungen wird deutlich, dass die Höhen im Jahr 1983 mit unterschiedlichen Genauigkeiten erfasst worden sind. Auf der Fläche „Kirchberg“ wurden die Höhen Zentimeter-genau aufgenommen, in „Göppingen“ Dezimeter-genau und auf den übrigen Flächen auf 5 cm genau.

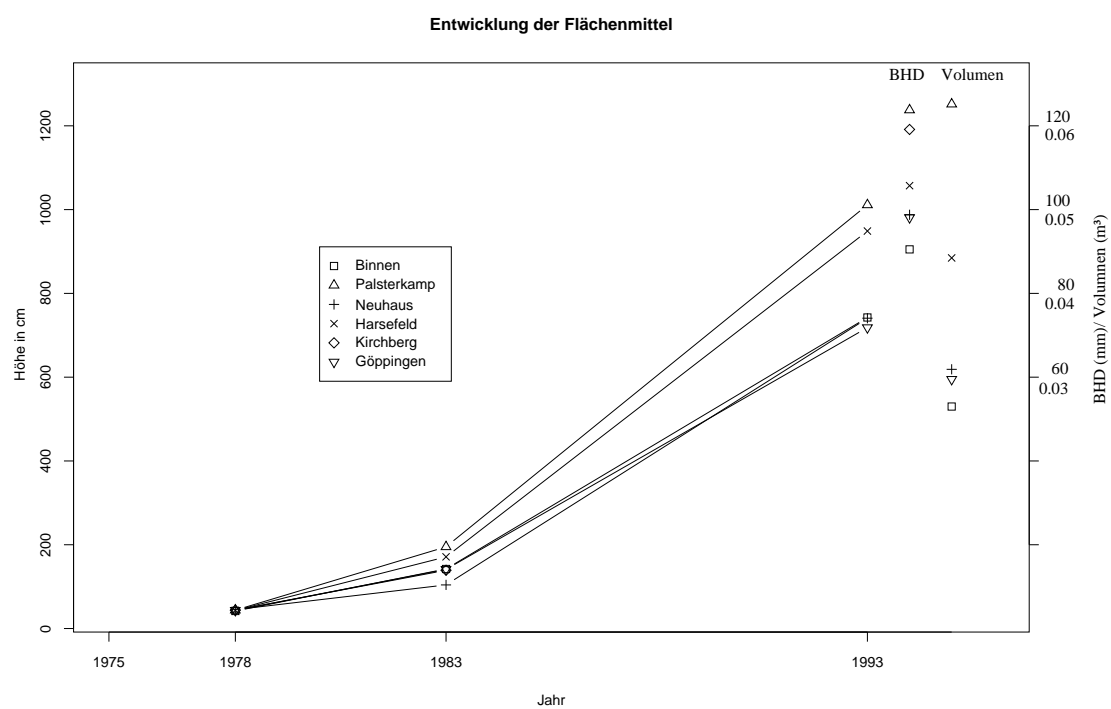


Abbildung 7.9: Darstellung der Versuchsflächenmittel (basierend auf den Mittelwerten der 152 Klone in jeder Umwelt) für die verschiedenen aufgenommenen und abgeleiteten Daten. Die Werte aufeinanderfolgender Aufnahmen einer Fläche sind mit einer Linie verbunden

Tabelle 7.6: Mittelwerte der aufgenommenen Merkmale je Umwelt mit Gewichtung evtl. unterschiedlicher Anzahlen der Ramets je Klon. „NaN“ bedeutet, dass die Daten nicht verfügbar sind.

Merkmal	Versuchsnummer						Mittel
	109	110	111	112	114	115	
Höhe78	42	44	45	43	44	43	44
Höhe83	142	196	103	171	140	141	149
Höhe93	742	1013	741	950	NaN	723	834
BHD93	90	124	98	106	119	98	105

Die Verteilungen der Merkmalsausprägungen in den verschiedenen Umwelten unterscheiden sich nach dem H-Test von Kruskal und Wallis alle hochsignifikant. Auffallend ist die deutlich abweichende Steigung der kumulativen Verteilungen für den Versuchsort Binnen in der Abbildung 7.10. Die Differenzierung zwischen den einzelnen Individuen ist auf dieser Versuchsfläche stärker als auf den übrigen Versuchsflächen. Auf dieses Ergebnis wird im Abschnitt 7.2 auf Seite 91 näher eingegangen und eine mögliche Erklärung gegeben.

Die Entwicklung der mittleren Überlebensrate der Klone für die einzelnen Versuchstandorte zeigt Tabelle 7.7. Deutlich sichtbar ist die Reduktion der Pflanzenzahl zwischen 1993 und 1997 auf Grund der selektiven Durchforstung zur Begünstigung der im Mittel über die Versuchsflächen im Volumenwachstum bestwüchsigen Klone (siehe Kapitel 5.5, Seite 72). Auffällig ist die geringe Überlebensrate am Versuchsort Kirchberg (Versuchsnummer 114) und die hohe Überlebensrate bis zum Jahr 1997 am Versuchsort Harsefeld (Versuchsnummer 112).

7.3.3 Zusammenhang zwischen Merkmalsausprägungen über die Jahre

Die Spearman'sche Rang-Korrelation zwischen den mittleren Merkmalsausprägungen der Klone in den verschiedenen Jahren ist in Tabelle 7.8 dargestellt. Der Korrelationskoeffizient zwischen der Höhe78 und der Höhe83 ist größer, als jener zwischen der Höhe78 und der Höhe93. Dies spricht für eine Abnahme der Vorhersagbarkeit des Wachstums späterer Jahre auf der Grundlage des Wachstums früherer Jahre, je weiter man in die Zukunft prognostizieren will. Diese Aussage gilt auch dann, wenn man den Korrelationskoeffizienten zwischen der Höhe 78 und Höhe 83 jeweils für alle Umwelten außer Nr. 114 „Kirchberg“ berechnet.

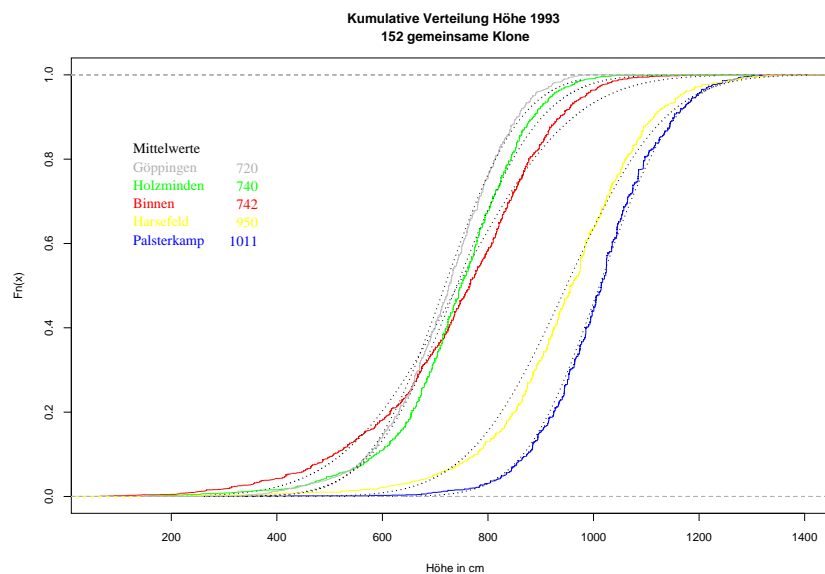


Abbildung 7.10: Kumulative Verteilungen der Höhen 1993 der 152 auf 5 Versuchsflächen gemeinsam vorhandenen Klone; gepunktet ist für jede kumulative Verteilung als Referenz eine Normalverteilung mit gleichem Mittelwert und gleicher Varianz eingezeichnet.

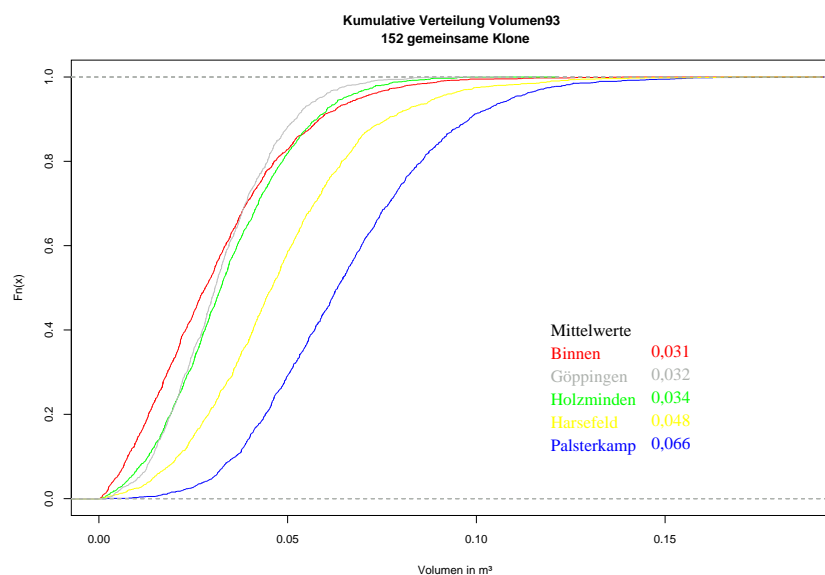


Abbildung 7.11: Kumulative Verteilungen Einzelbaum Schaftholzvolumen 1993 der 152 auf 5 Versuchsflächen gemeinsam vorhandenen Klone

Tabelle 7.7: Mittlere Klon-Überlebensrate (mittlerer Prozentsatz von bis zum Aufnahmejahr überlebender Ramets je Klon) für die einzelnen Versuchsorte und Minimum und Maximum in Klammern

Aufnahmejahr	Versuchsnummer					
	109	110	111	112	114	115
1983	92 (57/100)	90 (43/100)	84 (43/100)	91 (64/100)	69 (29/100)	89 (33/100)
1993	90 (50/100)	88 (43/100)	81 (43/100)	90 (64/100)	66 (29/100)	83 (17/100)
1997	56 (0/100)	66 (14/100)	51 (0/100)	73 (29/100)	57 (14/100)	55 (0/100)

Tabelle 7.8: Spearman'sche Rang-Korrelation zwischen den Ausprägungen der aufgenommenen Merkmale. Die p-Werte bei gegebener Alternativhypothese $\rho \neq 0$ sind hinter den Korrelationen in Klammern angegeben.

	Höhe83	Höhe93	BHD93	Volumen93
Höhe78	0,44 ($\leq 0,001$)	0,25 (0,002)	0,26 (0,002)	0,24 (0,002)
Höhe83		0,76 ($\leq 0,001$)	0,68 ($\leq 0,001$)	0,70 ($\leq 0,001$)
Höhe93			0,73 ($\leq 0,001$)	0,83 ($\leq 0,001$)
BHD93				0,93 ($\leq 0,001$)

Tabelle 7.9: Spearman's Rangkorrelationskoeffizient zwischen den mittleren Klonwerten in den verschiedenen Umwelten und Signifikanzniveau bei Nullhypothese „keine Rangkorrelation“, getestet nach Algorithmus AS89 (BEST und ROBERTS, 1975). ns nicht signifikant; * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$.

	Höhe78					Höhe83					
	110	111	112	114	115	110	111	112	114	115	
109	0,65***	0,68***	0,67***	0,68***	0,55***	109	0,42***	0,41***	0,47***	0,23**	0,19*
110		0,64***	0,63***	0,58***	0,51***	110		0,41***	0,58***	0,38***	0,27***
111			0,71***	0,68***	0,61***	111			0,44***	0,27***	0,26**
112				0,64***	0,58***	112				0,37***	0,28***
114					0,53***	114					0,32***

	BHD93					Höhe93				
	110	111	112	114	115	110	111	112	114	115
109	0,53***	0,44***	0,51***	0,28***	0,26**	109	0,48***	0,45***	0,48***	0,31***
110		0,50***	0,57***	0,37***	0,49***	110		0,61***	0,62***	0,56***
111			0,45***	0,36***	0,43***	111			0,58***	0,44***
112				0,40***	0,49***	112				0,55***
114					0,38***					

In Abbildung 7.12 sind die Mittel der Höhenmessungen für die 152 Klone dargestellt. Die Datenpunkte der einzelnen Jahre, die zu demselben Klon gehören, sind mit Linien verbunden. Aus dieser Abbildung ist ersichtlich, dass die Klonmittel erst sehr dicht beieinander liegen und dann zunehmend auseinanderstreben. Bei den mittleren Ausprägungen gibt es insbesondere zwischen dem Jahr 1983 und 1993 deutliche Rangveränderungen. In der Abbildung 7.13 sind zur Übersichtlichkeit nur die 1993 im Höhenwachstum 5% besten, mittleren und schlechtesten Klone dargestellt. Die Abbildung macht deutlich, dass im großen und ganzen die Rangveränderungen zwischen einer Grobeinteilung „Gut“, „Mittel“ und „Schlecht“ erhalten bleibt. Aus der Mitte heraus gibt es jedoch Klone, die in die obere Klasse aufstreben und solche, die aus der oberen Klasse abfallen. Für Klone am unteren Ende der Verteilung wird wahrscheinlich auch durch vermehrte Seitenkonkurrenz ein Aufsteigen in der sozialen Stellung immer unwahrscheinlicher.

7.3.4 Genotyp \times Umwelt-Interaktion ($G \times E$)

$G \times E$ für ARF

Separabilität der Genotyp- von den Umwelteffekten Zur Untersuchung des Wuchsverhaltens der Klone in den verschiedenen Umwelten wird in Tabelle 7.9 der Spearman'sche Rangkorrelations-Koeffizient für die Klonmittelwerte zwischen je zwei

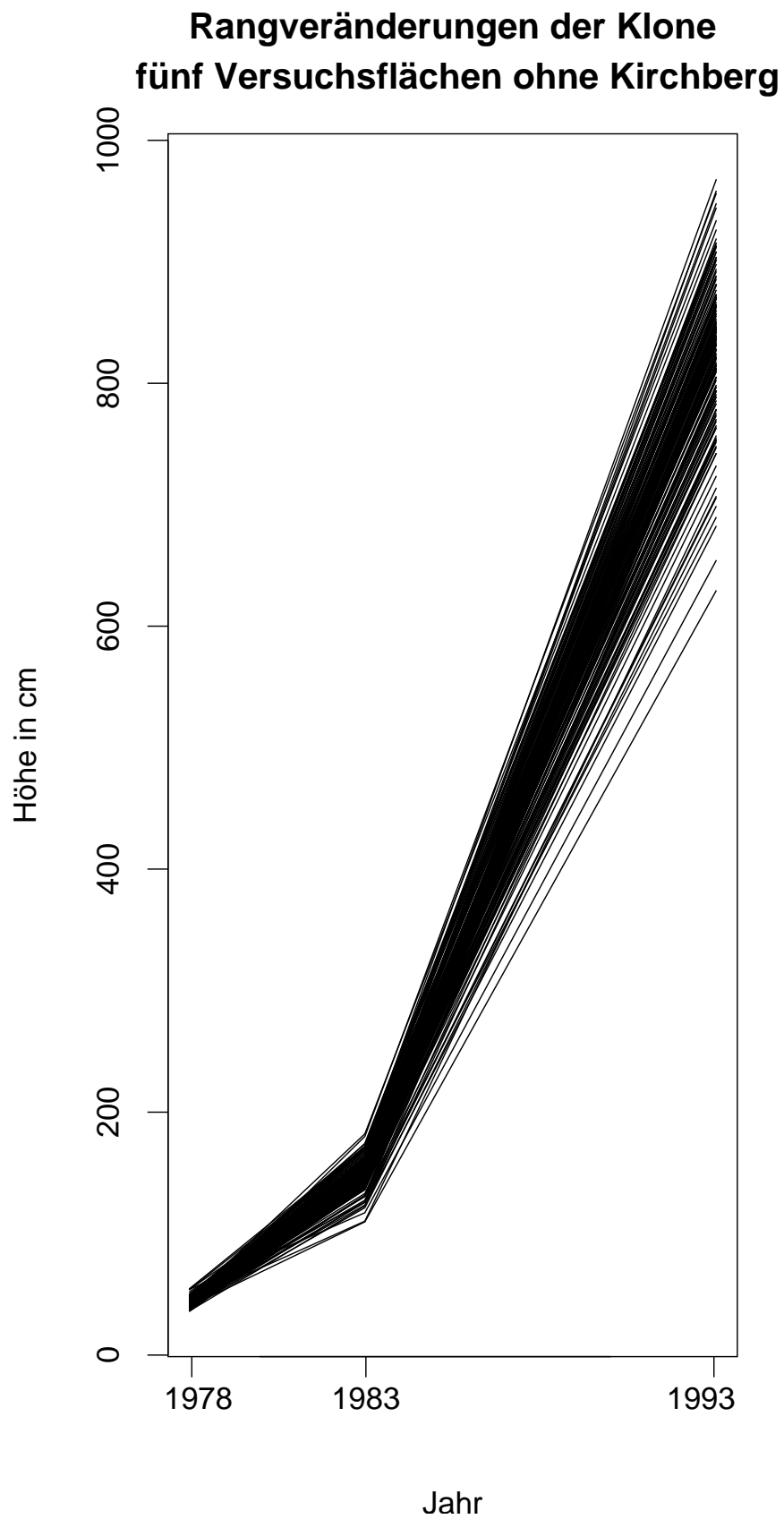


Abbildung 7.12: Entwicklung der Rangfolge der Klonmittelwerte in Bezug auf das Höhenwachstum 1978, 1983 und 1993.

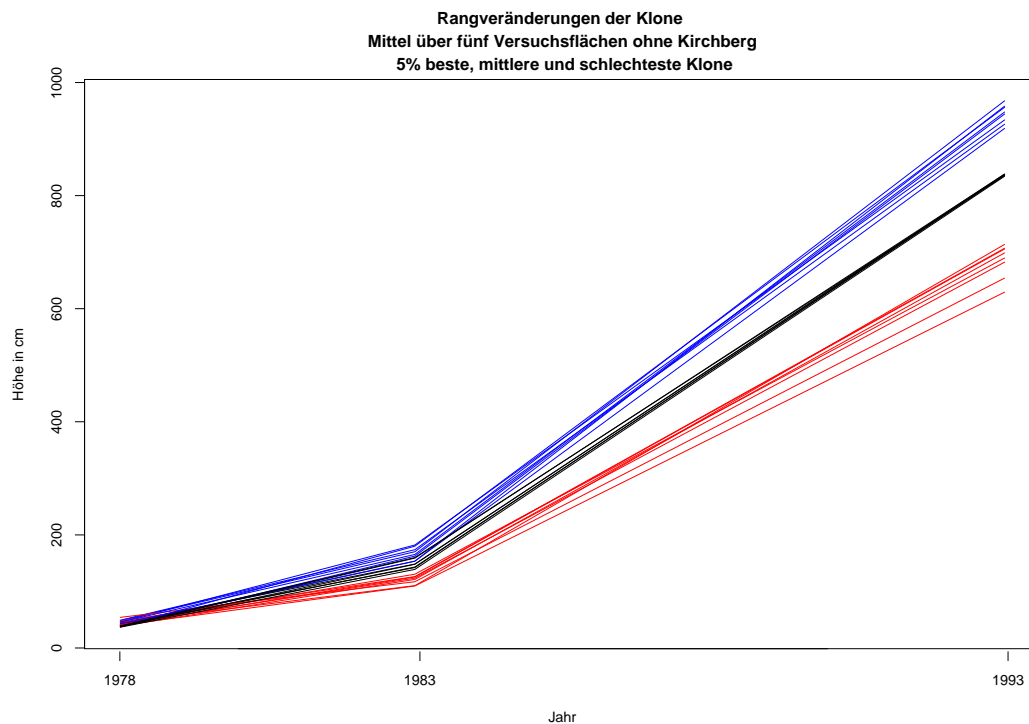


Abbildung 7.13: Entwicklung der Rangierung der Klone für das Merkmal Höhe 1993; 5% bestwüchsigen - blau, 5% mittleren - schwarz, 5% schlechtestwüchsigen - rot.

Flächen für die Merkmale Höhe78, Höhe83, Höhe93 und BHD93 dargestellt. Die Rangkorrelationen sind alle signifikant, allerdings zeigen die Werte kleiner 1 Rangveränderungen zwischen den Klonmittelwerten an. Für je zwei Umwelten zeigen die Klone $G \times E$ mit Rangwechsel.

Die Tabelle 7.10 gibt das Konkordanzmaß W von **KENDALL und DICKINSON GIBBONS (1990)** für die Rangfolge der Klone in den einzelnen Umwelten wieder. Die überzufällige Konkordanz für das Merkmal Höhe 1978 deutet auf eine Differenzierung der Klone schon in der Baumschule hin. Die Übereinstimmung der Rangordnung der Klone, ausgedrückt durch die Klonmittelwerte in den jeweiligen Umwelten, bekräftigt, dass die Individuen eines Klons zufällig auf die Versuchsumwelten verteilt worden sind und die Variation zwischen den Mittelwerten eines Klons in verschiedenen Umwelten gering ist im Vergleich zu der Variation zwischen Klonmitteln in einer Umwelt. Das Konkordanzmaß W beschreibt für diesen Versuch, inwieweit die verschiedenen Genotypen gleichgerichtet auf Umweltveränderungen reagieren. Das Konkordanzmaß beschreibt die relative Lage der verschiedenen Reaktionsnormen zueinander und damit die Separabilität der Genotyp- von den Umwelteffekten.

Nach der Pflanzung nimmt die Konkordanz für das Merkmal Höhe erst ab und

Tabelle 7.10: Konkordanzmaß (Kendall's W) für die Rangierung der Klone - basierend auf Klonmittelwerten - in den einzelnen Umwelten mit dem Signifikanzniveau nach asymptotischem Test. ns nicht signifikant; * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$

Merkmal	Kendall's W
Hoehe78	0,68***
Hoehe83	0,46***
Hoehe93	0,61***
BHD93	0,52***

dann wieder zu. Fünf Jahre nach der Pflanzung gibt es also mehr Rangwechsel der Klonmittelwerte zwischen den Flächen als weitere zehn Jahre später. Die Konkordanz für das Merkmal BHD93 ist geringer als jene für das Merkmal Höhe des gleichen Jahres. Dieser Vergleich deutet auf einen stärkeren Umwelteinfluss für das Merkmal BHD im Vergleich zu dem Merkmal Höhe. Letzteres unterliegt demnach stärkerer genetischer Kontrolle.

Die Reaktionsnormen der einzelnen Klone für die Höhe 1993, basierend auf den Klonmittelwerten je Umwelt, sind in Abbildung 7.14 dargestellt. Die Skalierung der Umweltachse wird hier an Hand des arithmetischen Mittelwertes über alle Klone in dieser Umwelt vorgenommen. Diese Art der Skalierung der Umweltachse ist die gebräuchlichste bei der Darstellung von Reaktionsnormen. Sie hat allerdings den Nachteil, dass der Umweltmittelwert sich je nach Zusammensetzung des untersuchten Kollektives verändert.

Separabilität der Umwelt- von den Genotypen Bei der umgekehrten Betrachtung der Rangierung der Umwelten je nach Mittelwert der einzelnen Klone, ergibt sich das in Tabelle 7.11 dargestellte Bild. Die Variation der Rangierung der Umwelten je nach Klon ist für das Merkmal Höhe 1978 nicht überzufällig groß! Dies spiegelt die zufällige Zuordnung der Ramets eines Klons zu den verschiedenen Versuchsflächen wider. Ein anderes Ergebnis hätte auf eine Sortierung nach der Größe der Pflanzen vor der Ausbringung auf die verschiedenen Versuchsflächen hingedeutet.

Anders stellt sich die Situation für die übrigen gemessenen Merkmale dar. Nach fünf Vegetationsperioden unter unterschiedlichen Wuchsbedingungen, d.h. an verschiedenen Versuchsumwelten, zeigt sich eine deutliche Reaktion der Klone auf diese unterschiedlichen Wuchspotentiale der Versuchsstandorte. Für Gruppen von Umwelten ergibt sich damit eine Separabilität der Umwelteffekte von den Genotypen.

Die Darstellungen der Umweltbewertung je nach Genotyp zeigen die Abbildungen

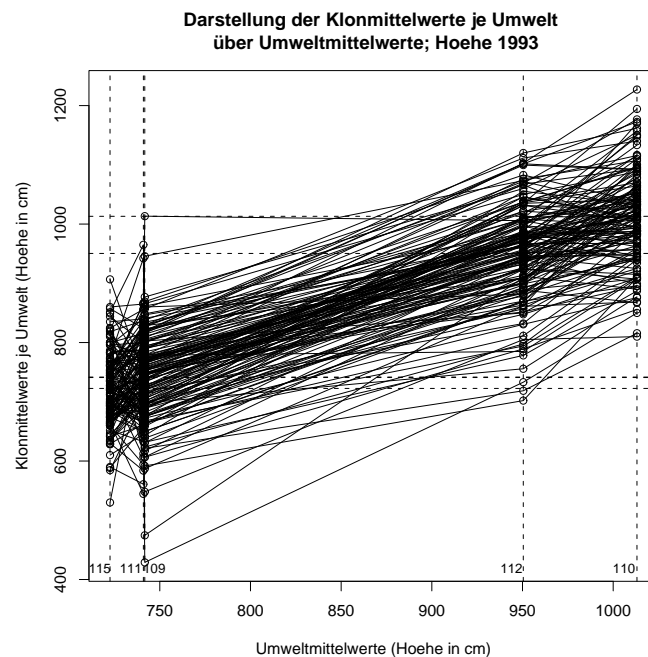


Abbildung 7.14: Responsfunktionen der Genotypen: Reaktionsnormen der 154 auf 5 Versuchsf lächen gemeinsam vorhandenen Klone basierend auf Klonmittelwerten über Mittelwerten der Versuchsumwelten. Auf die x-Achse gestrichelt abgelotet sind die Mittelwerte der jeweiligen Versuchsumwelt. 109 Binnen; 110 Palsterkamp; 111 Holzminden; 112 Harsefeld; 115 Göppingen.

Tabelle 7.11: Konkordanzmaß (Kendalls W) für die Rangierung der Umwelten - basierend auf Klonmittelwerten - je nach Klon mit dem Signifikanzniveau nach asymptotischem Test. ns nicht signifikant; * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$

Merkmal	Kendall's W
Hoehe78	0,14 n.s.
Hoehe83	0,81***
Hoehe93	0,87***
BHD93	0,66***

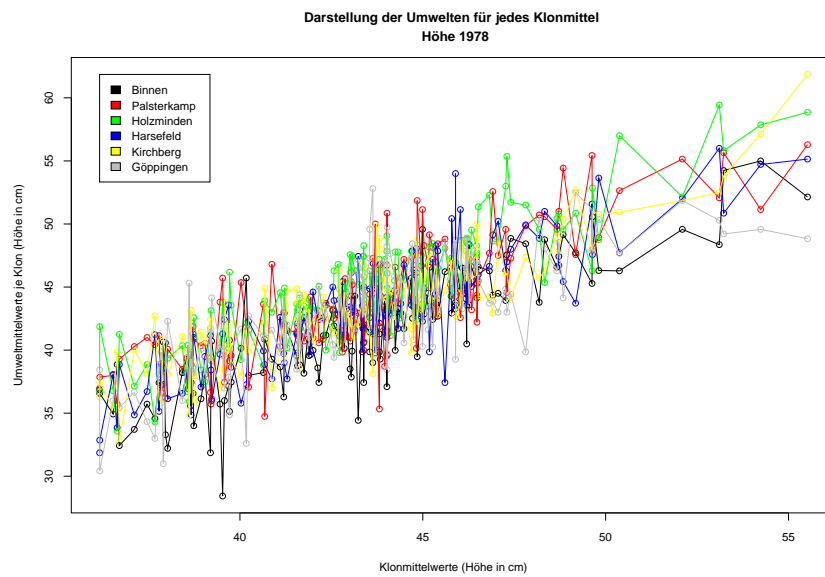


Abbildung 7.15: Responsfunktionen der Umwelten: Rangierung der Umwelten je nach Genotyp. Darstellung des Umweltmittels eines jeden Klons über dem Klon-Gesamtmittel

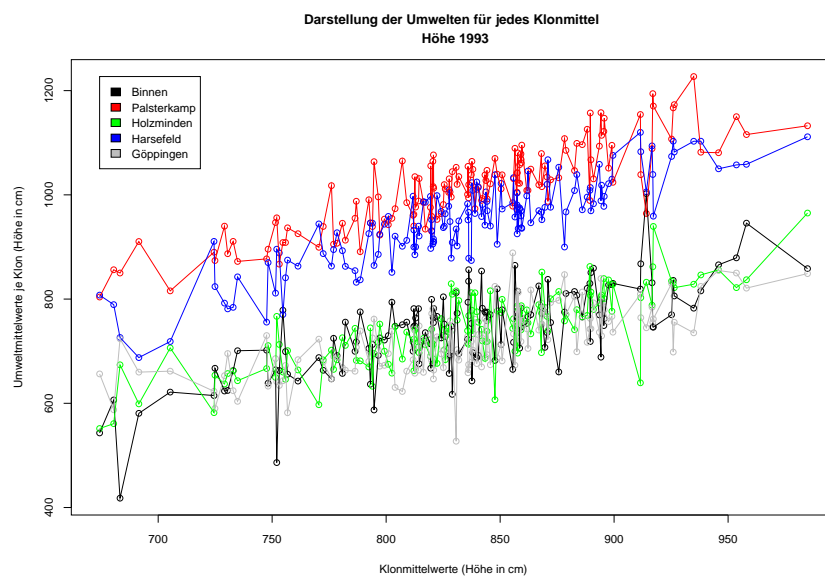


Abbildung 7.16: Responsfunktionen der Umwelten: Rangierung der Umwelten je nach Genotyp. Darstellung des Umweltmittels eines jeden Klons über dem Klon-Gesamtmittel

Tabelle 7.12: Varianzanalyse Tabelle (Modell mit zufälligen Effekten) Alle Versuchsflächen für das Merkmal Höhe93. Df Freiheitsgrade, Sum Sq Summe der Abweichungsquadrate; Mean Sq mittlere Abweichungsquadrate; E(MS) Erwartungswert für mittlere Abweichungsquadrate; ns nicht signifikant; * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$

Faktor	Df	Sum Sq	Mean Sq	F-Wert	Signifikanzniveau	E(MS) in %
Klon	151	26412377	174916	10,278	***	7
Versuchsnummer	4	113991422	28497855	1257,018	***	47
Klon \times Versuchsnummer	604	13693041	22671	1,332	***	2
Residuals	6972	118658370	17019			44
Total	7731					

Tabelle 7.13: ANOVA-Tabelle Modell II für das Merkmal Volumen 1993. Bedeutung der Abkürzungen s.o.

Faktor	Df	Sum Sq	Mean Sq	F-Wert	Signifikanzniveau	E(MS) in %
Klon	151	0,57283	0,00379	6,213	***	9
Versuchsnummer	4	1,32887	0,33222	544,623	***	33
Klon \times Versuchsnummer	604	0,36628	0,00061	1,808	***	5
Residuals	6972	2,33819	0,00034			53
Total	7731					

7.15 und 7.16. Die Abbildungen machen deutlich, dass es in Bezug auf alle 152 Klone keine konkordante Rangierung aller 6 Umwelten (bzw. für das Merkmal Höhe1993 der 5 Umwelten) gibt. Aber es gibt konsistente Rangierungen von Paaren oder Triplets von Umwelten in Bezug auf die 152 Klone. In diesen Darstellungen sind nur die Klonmittelwerte je Umwelt berücksichtigt.

G \times E für Varianzanalyse

In der Tabelle 7.12 sind die Ergebnisse der Varianzanalyse über alle Versuchsflächen wiedergegeben. In diese Analyse werden als Einflussfaktoren die Klone und der Versuchsort einbezogen sowie die Interaktion von Klonen mit Versuchsorten. Alle drei Faktoren sind nach der Varianzanalyse hochsignifikant.

Das geringe Ausmaß des geschätzten Anteils an Interaktionsvarianz deutet darauf

Tabelle 7.14: Normierte Δ Werte für die kumulativen Verteilungen des Merkmals „jährlicher Höhenzuwachs zwischen 1978 und 1983“ an den verschiedenen Versuchsorten (Nr. 109 - 115)

	109	110	111	112	114	115
109	0	0,166	0,119	0,092	0,055	0,020
110		0	0,285	0,074	0,221	0,166
111			0	0,211	0,064	0,119
112				0	0,147	0,092
114					0	0,055
115						0

hin, dass für die 152 Klone das additive Modell von Gentoyp- und Umwelteffekten gut zutrifft. Da aber der Interaktionsterm signifikant ist, können die Haupteffekte nicht unabhängig voneinander interpretiert werden.

Aus den geschätzten Varianzkomponenten ergeben sich Heritabilitätsschätzungen i.w.S. für die Merkmale Höhe und Volumen im Alter 18 von jeweils 0,14. Dieser Wert bedeutet, dass das Verhältnis des Anteils der geschätzten phänotypischen Variation zwischen Klonen zu der phänotypischen Gesamtvariation 14% beträgt.

7.3.5 Anwendung von Δ

Ergebnisse des Vergleiches der Höhenzuwachsdaten an den verschiedenen Standorten mit Hilfe von Δ In Tabelle 7.14 ist die mit dem maximalen Abstand auf das Intervall 0 – 1 normierte Distanzmatrix für das Merkmal „jährlicher Höhenzuwachs zwischen 1978 und 1983“ wiedergegeben. Es wird deutlich, dass der mit Δ gemessene Abstand zwischen den Höhenwachstumswerten am Versuchsort Neuhaus (Nr. 111) und Palsterkamp (Nr. 110) mit 0,285 am größten ist. Der Unterschied zwischen den geographisch weit voneinander entfernten Versuchsorten Nienburg (Nr. 109) und Göppingen (Nr. 115) ist dagegen mit 0,02 sehr klein. Die Verhältnisse der auf Δ basierenden Distanzen der einzelnen Umwelten weichen nur geringfügig von denen ab, die aus dem Vergleich der arithmetischen Mittelwerte in den einzelnen Versuchsumwelten miteinander entstehen. Bei der Distanzmatrix basierend auf den arithmetischen Mittelwerten gibt es einen größeren Anteil an gleichen Abständen zwischen zwei Umwelten in den errechneten und gerundeten Werten.

Nach Mantel's Permutationstest für die Ähnlichkeit von Matrizen (SOKAL und ROHLF, 1995) ist die Ähnlichkeit dieser beiden Abstandsmatrizen hoch signifikant.

Tabelle 7.15: Distanzen zwischen den Versuchsorten (Nr. 109 - 115) gemessen als absolute Differenz der arithmetischen Mittel der Versuchsorte bezüglich des „jährlichen Höhenzuwachses (cm) zwischen 1978 und 1983“ der 152 gemeinsamen Klone

	109	110	111	112	114	115
109	0	6	5	3	2	0
110		0	11	3	8	6
111			0	8	3	5
112				0	5	3
114					0	2
115						0

Um zu einer Abschätzung der Wertigkeit von den Δ Werten zu gelangen, wird die Charakteristik der Verteilung von Δ nach Ziehen von 1000 zufälligen Stichproben jeweils ohne Zurücklegen aus einer hypothetisierten Grundgesamtheit jeweils für ein Paar von Umwelten ermittelt. Die Grundgesamtheit entspreche der Vereinigungsmenge der beiden Stichproben. In Tabelle 7.16 werden die Quantile der Δ -Verteilungen aus der Simulation angegeben. Ein Vergleich dieser Werte mit den gefundenen Δ -Werten für die jeweiligen Versuchsortpaare, macht deutlich, in wieviel Prozent der Fälle ein genauso großer oder größerer Δ -Wert beim Ziehen von zwei zufälligen Stichproben aus der angenommenen Grundgesamtheit erzielt würde. Ist dieser Prozent-Wert sehr klein, scheint es unwahrscheinlich aus der angenommenen Grundgesamtheit zwei Stichproben mit dem errechneten Δ -Wert zu erhalten.

Für die Umweltkombination 109 und 115 ist der errechnete Wert für Δ mit 0,02 immer noch größer als der Wert des 0.1% Quantils nach 1000 Permutationen (siehe Tabelle 7.14 auf Seite 115). Obwohl die Stichproben das gleiche arithmetische Mittel besitzen, unterscheiden sie sich in ihrer Verteilung derart, dass in 99,9% der Fälle von zwei zufällig gezogenen Stichproben die ermittelten Δ -Werte kleiner sind als der beobachtete Δ -Wert zwischen den Stichproben. Die Ähnlichkeit zwischen den Versuchsorten Binnen (Nr. 109) und Göppingen (Nr. 115) zeigt sich auch in der kumulativen Häufigkeitsverteilung (siehe Abb. 7.10 und 7.11).

7.3.6 Selektion der 20% bestwüchsigen Klone

Höhe und Durchmesser Wählt man von den 152 Klonen diejenigen aus, welche im Mittel über alle Versuchsflächen zu den 20% bestwüchsigen nach Schaftholzvolumen (bzw. Höhenwuchsleistung und Durchmesserwuchsleistung) zählen, dann werden

Tabelle 7.16: Quantile von Δ nach Ziehen von 1000 zufälligen Stichproben aus dem kalibrierten Modell der Grundgesamtheit, für das der Abstand zu den beobachteten Stichproben minimal ist

Ort _i	Ort _j	Quantile		
		95%	99%	99,9%
109	110	0,0125	0,0148	0,0215
109	111	0,0111	0,0138	0,0156
109	112	0,0125	0,0166	0,0180
109	114	0,0123	0,0156	0,0190
109	115	0,0119	0,0157	0,0191
110	111	0,0144	0,0179	0,0195
110	112	0,0121	0,0148	0,0184
110	114	0,0133	0,0161	0,0205
110	115	0,0124	0,0163	0,0200
111	112	0,0128	0,0166	0,0216
111	114	0,0118	0,0141	0,0177
111	115	0,0112	0,0135	0,0197
112	114	0,0137	0,0171	0,0231
112	115	0,0125	0,0150	0,0201
114	115	0,0118	0,0150	0,0189

31 Klone ausgewählt. Dieses Auswahlkriterium ist die gängige Praxis in dem Züchtungsprogramm für Fichtenstecklinge der NFV, Abt. C (siehe Kapitel 5, S. 63). Das 80% Quantil liegt für die Höhe 1983 bei 158 cm, für die Höhe 1993 bei 875 cm und bei 112 mm für den BHD 1993. 19 (bzw. 20, falls die Auswahl in fünf Umwelten stattfindet) der jeweils 31 ausgewählten Klone sind in beiden Mengen vorhanden, wenn man nach den Höhen in den Aufnahmejahren 1983 und 1993 auswählt.

Wählt man dagegen nach der Höhe 1993 und dem BHD 1993¹ die 20% wichtigsten Klone aus, gibt es eine Überschneidung von 18 Klonen. Die übrigen 13 Klone divergieren, je nachdem, ob nach BHD93 oder Höhe93 ausgewählt wird. Dieses Ergebnis wird auch in der Rangkorrelation < 1 zwischen den Ausprägungen der einzelnen Merkmale widerspiegelt (siehe auch Tabelle 7.9).

Die Schnittmenge nach allen 3 Auswahlkriterien beträgt 13 Klone. Die unvollständige Übereinstimmung der selektierten Klone nach Höhenwuchsleistung in verschiedenen Jahren, deutet auf ein unterschiedliches Wuchsverhalten einzelner Klone in unterschiedlichen ontogenetischen Stadien (Genotyp \times Zeit-Interaktion) hin. Die unvollständige Übereinstimmung zwischen Selektion nach Höhenwuchsleistung und Durchmesserwuchsleistung im gleichen Jahr zeigt dagegen eine unterschiedliche Rangierung von Klonen je nach betrachtetem Merkmal.

Volumen Wird das Mittel über alle Klone für das Merkmal Volumen93 der jeweiligen Versuchsfläche gleich 100% gesetzt, ergibt sich bei einer Selektion der im Mittel über alle Versuchsflächen besten 20% Klone ein Vorteil gegenüber den Flächenmitteln von 126-134% je nach Fläche. Werden dagegen die besten 20% Klone innerhalb jeder Versuchsfläche selektiert, dann ergibt sich eine Wuchsüberlegenheit von 137-142%. Die größere Volumenüberlegenheit bei Selektion für jede Fläche getrennt, spiegelt die Genotyp \times Umwelt-Interaktion wider.

Frühselektion Im Rahmen eines Züchtungsprogrammes stellt sich immer wieder die Frage, ab wann die Ausprägung wirtschaftlich interessierender Merkmale in der Jugend sicher vorausgesagt werden kann.

Die Rangkorrelationen zwischen den Klonmittelwerten sind in der Tabelle 7.8 wiedergegeben. Je geringer die Korrelationen sind, desto weniger lässt sich aus der Rangierung im Jahr x auf die Rangierung im Jahr $x + t$ schließen, d.h. desto ineffektiver ist die Frühselektion.

¹hier ist dann die Auswahl auf die Daten von fünf Versuchsumwelten beschränkt, da an dem Versuchsort Kirchberg keine Höhendaten für das Jahr 1993 erhoben wurden

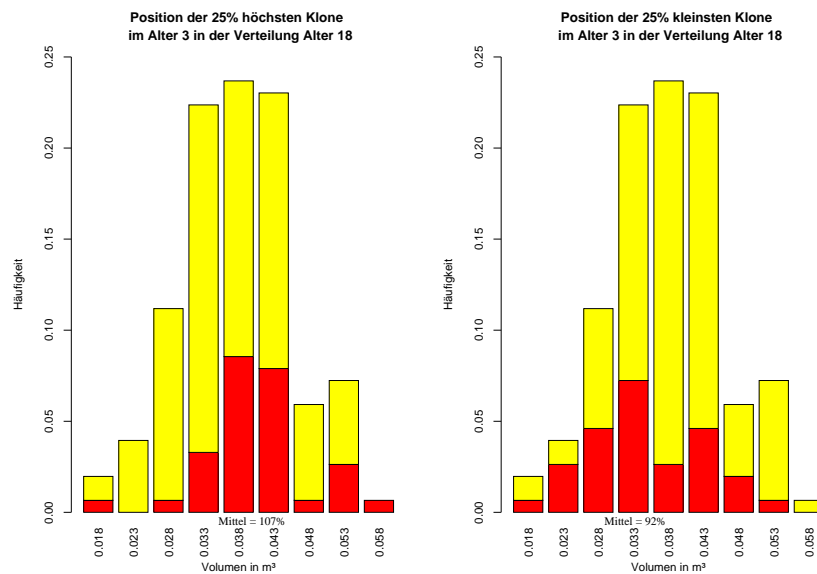


Abbildung 7.17: Darstellung der Verteilung der mittleren Schaftholzvolumina je Klon im Alter 18. In rot ist die Lage der im Alter 3 25% besten bzw. schlechtesten Klone in der Verteilung dargestellt. Im Alter 18 haben die im Alter 3 25% größten bzw. kleinsten Klone ein durchschnittliches Wachstum von 107 bzw. 92%.

Werden schon in der Baumschule die besten 25% Klone ausgewählt, zeigen sie im Alter 18 Wuchsüberlegenheit von 107% im Vergleich zum Mittelwert (siehe Abbildung 7.17). Wird die Auslese nicht auf die Klonmittel im Alter 3 ausgerichtet, sondern werden die 25% größten bzw. kleinsten Pflanzen ausgewählt, so ist ein Selektionserfolg von 112% bzw. von 87% zu erhalten (siehe Abbildung 7.18). Der Vergleich der beiden Selektionsergebnisse deutet auf ein Selektionspotenzial innerhalb der Ramets eines jeden Klons hin. Anders ausgedrückt ist das Höhenwachstum im Alter 3 schon deutlich von der individuellen Umwelt der Einzelpflanzen beeinflusst worden.

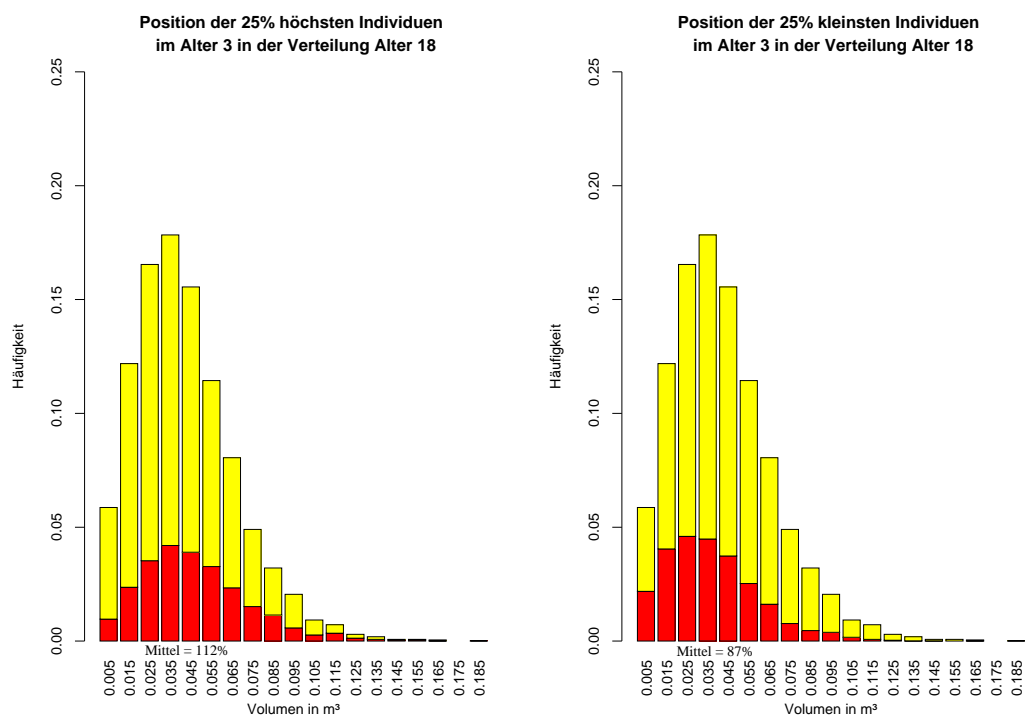


Abbildung 7.18: Darstellung der Verteilung der Schaftholzvolumina der Einzelpflanzen im Alter 18. In rot ist die Lage der im Alter 3 25% besten bzw. schlechtesten Individuen in der Verteilung dargestellt. Im Alter 18 haben die im Alter 3 25% größten bzw. kleinsten Individuen ein durchschnittliches Wachstum von 112 bzw. 87%.

7.4 Isoenzymanalyse

In diesem Unterkapitel wird zuerst die genetische Struktur der Klone an neun Enzymgenloci beschrieben. Dabei wird auf die Veränderungen dieser Struktur im Versuchsverlauf aufgrund natürlicher oder anthropogener Selektion eingegangen. Anschließend folgt die Beschreibung des Zusammenhangs zwischen der genetischen Variation an einzelnen Enzymgenorten und quantitativen Merkmalen.

7.4.1 Genetische Struktur des Klongemisches

Für die 7 Enzymsysteme werden 9 polymorphe Genloci untersucht (Tabelle 7.17). Für die vorliegende Arbeit werden gezielt solche Enzymsysteme analysiert, die Variation in anderen Untersuchungen gezeigt haben (z.B. BERGMANN und SCHOLZ, 1989). Die Allelhäufigkeiten sind in Tabelle 7.18, die Genotyphäufigkeiten in Tabelle 7.19 dargestellt. Bei den Genorten GOT, PGI, NDH, 6PGDH-B und 6PGDH-C handelt es sich um typische Major Polymorphismen mit 2 Allelen, die eine Allelhäufigkeit größer 10% aufweisen (siehe Tabelle 7.18). Der Genort LAP zeigt 3 Allele mit Häufigkeiten über 10%. Die Genorte MDH-B und MDH-C und G6PDH zeigen dagegen ein häufiges Allel und ein seltenes bzw. zwei seltene Allele (G6PDH) mit Häufigkeiten kleiner 10%. Bei diesen Genorten handelt es sich damit um typische Minorpolymorphismen.

Die genetische Struktur der 152 auf allen Versuchsflächen vorkommenden Klone ist in der Tabelle 7.20 dargestellt. Die Genpool Diversität beträgt je nach Ort und Jahr zwischen 1,5 und 1,6. Die hypothetische gametische Diversität (V_{gam}) liegt zwischen 71,2 und 76,7. Die Gesamtdifferenzierung der Populationen (δ_T) liegt bei 0,36 (mit der Ausnahme von Neuhaus 1997 mit 0,35). Die mittlere aktuelle Heterozygotie liegt zwischen 56,7% und 58,1%. Die beobachtete Heterozygotie beträgt je nach Genort zwischen 3% (MDH-B) und 55% (GOT-C). Die bedingte Heterozygotie liegt je nach Locus zwischen 43% (6-PGDH-C) und 94% (MDH-B).

Tabelle 7.17: Anzahl untersuchter Genloci je Enzymsystem

Ashton-System pH 8		Tris-Citro-System pH 7,4	
Name	Anzahl Genloci	Name	Anzahl Genloci
LAP	1	6PGDH	2
GOT	1	MDH	2
PGI	1	NDH	1
		G6PDH	1

Tabelle 7.18: Allelfrequenzen der 9 Enzymsysteme für die 152 Klone

Locus	Allele ^a				
	1	2	3	4	5
GOT	0,42	0,54	0,04		
PGI		0,29	0,70	0,01	
LAP	0,13	0,11	0,73	0,02	0,02
NDH	0,50	0,50			
6PGDH-B	0,63	0,37			
6PGDH-C	0,51	0,48	0,01		
MDH-B	0,01	0,99			
MDH-C		0,92	0,08		
G-6-PDH	0,04	0,90	0,06		

^ateilweise ist die Summe der Häufigkeiten durch Rundung $\neq 1$

7.4.2 Viabilitätsselektion

Differenzierung zwischen den Versuchsorten

Die Allelfrequenzen und die Genotypfrequenzen der 9 Enzymgenloci des Kollektives der 152 auf den 6 Versuchsflächen vertretenen Klone unterscheiden sich jeweils in den Aufnahmejahren 1978, 1983, 1993 und 1997 nach dem G-Test statistisch nicht signifikant. Dies deutet darauf hin, dass es über den Beobachtungszeitraum nicht zu einer genetischen Differenzierung zwischen den verschiedenen Versuchsorten auf Grund von Selektion gekommen ist, d.h. dass die einzelnen Genotypen keine unterschiedlichen Viabilitäten je nach Versuchsort aufweisen.

Differenzierung im Verlauf der Jahre

Betrachtet man aber die Entwicklung der Allel- und Genotypfrequenzen an einem Ort über die Jahre hinweg, so sind Veränderungen der Häufigkeiten sowohl bei den Allel- als auch bei den Genotypstrukturen zu finden. Dies drückt sich in Genpool Abständen zwischen den überlebenden und den ausgefallenen Individuen von 1 - 2,5% je nach Versuchstandort aus (siehe Tabelle 7.21). Daraus resultiert die Frage, ob diese Veränderungen überzufällig sind, also eine Viabilitätsselektion an jedem einzelnen Versuchsort stattgefunden hat.

Bis 1997 haben 6473 der 10989 Ramets überlebt. Damit ergibt sich die Frage, wie wahrscheinlich ein genetischer Abstand, der größer oder gleich dem gefundenen Ab-

Tabelle 7.19: Genotypfrequenzen der 9 Enzymsysteme für die 152 Klone

Locus	Genotyp ^a							
GOT-C	11	12	13	22	23			
Ausgangszahl Klone	27	72	3	41	9			
relative Häufigkeit	0,18	0,47	0,02	0,27	0,06			
PGI	22	23	24	33	34			
Ausgangszahl Klone	12	64	1	74	1			
relative Häufigkeit	0,08	0,42	0,01	0,49	0,01			
LAP	12	13	14	22	23	33	34	35
Ausgangszahl Klone	3	31	5	2	26	79	1	5
relative Häufigkeit	0,02	0,20	0,03	0,01	0,17	0,52	0,01	0,03
NDH	11	12	22					
Ausgangszahl Klone	37	79	36					
relative Häufigkeit	0,24	0,52	0,24					
6-PGDH-B	11	12	22					
Ausgangszahl Klone	71	51	30					
relative Häufigkeit	0,47	0,34	0,20					
6-PGDH-C	11	12	13	22				
Ausgangszahl Klone	46	61	3	42				
relative Häufigkeit	0,30	0,40	0,02	0,28				
MDH-B	12	22						
Ausgangszahl Klone	4	148						
relative Häufigkeit	0,03	0,97						
MDH-C	22	23	33					
Ausgangszahl Klone	131	19	2					
relative Häufigkeit	0,86	0,12	0,01					
G-6-PDH	12	22	23	33				
Ausgangszahl Klone	11	123	17	1				
relative Häufigkeit	0,07	0,80	0,11	0,01				

^ateilweise ist die Summe der Häufigkeiten durch Rundung $\neq 1$

Tabelle 7.20: Genetische Charakterisierung der 152 Klone

Allele/Locus (A/L)	2,8
Genpool Diversität (v)	1,56
hypothetische gametische Diversität (v_{gam})	73,53
mittlerer Heterozygotiegrad(H_a)	34%
mittlere bedingte Heterozygotie (H_c)	69%
Gesamt-Differenzierung des Genpools (δ_t)	0,36

Tabelle 7.21: Genpool Abstände (d_0) zwischen den Überlebenden 1997 und den bis dahin gestorbenen Individuen

	Versuchsnummer					
	109	110	111	112	114	115
d_0	0,018	0,023	0,025	0,012	0,010	0,018

stand ist, bei wiederholtem zufälligem Ziehen von Stichproben der Größe 6473 aus einer Grundgesamtheit der Größe 10989 ist. Ist die Wahrscheinlichkeit gering, dann wird dies als Hinweis darauf angesehen, dass der gefundene genetische Abstand durch Selektion entstanden ist.

Die Formel, die alle möglichen Permutationen von Stichproben der Größe 6473 aus einer Grundgesamtheit von 10989 berechnet, ergibt sich aus der Anzahl der ungeordneten Kombinationen n-ter Ordnung aus N Elementen. Der Binomialkoeffizient $\binom{N}{k} = \binom{N}{N-k} = \frac{N!}{k!(N-k)!}$ die Anzahl der Möglichkeiten, d.h. es ergeben sich beim Ziehen ohne Zurücklegen ohne Berücksichtigung der Anordnung genau $k! = k(k-1)(k-2)\dots 1$ Möglichkeiten. Da diese Zahl zu groß ist, als dass man die exakte Verteilung aller möglichen genetischen Abstände berechnen kann, soll eine Simulation die Beurteilung des gefundenen genetischen Abstandes erlauben.

Die Veränderung der genetischen Struktur durch die Ausfälle einzelner Individuen wurde an Hand einer Simulation untersucht (siehe Seite 81 Kapitel 6.3.1). Als Ergebnis dieses Tests muss die Nullhypothese, dass es sich bei dem Kollektiv der überlebenden Individuen ($k = 6473$) um eine zufällige Stichprobe aus dem Ausgangskollektiv ($N = 10989$) handelt, bei einer kritischen Diskrepanz von $d_0 \leq 0,0066$ und einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 0,1% abgelehnt werden; damit wird die Abwesenheit von Selektion abgelehnt. Die Verteilung der genetischen Abstände – basierend auf dem mittleren genotypischen Abstand d_0 der neun betrachteten Enzymgenloci – der 10000 zufälligen Stichproben zu der Grundgesamtheit ist in Abbildung 7.19 als kumulative Häufigkeitsverteilung wiedergegeben. In der Abbildung sind die kritischen Diskrepan-

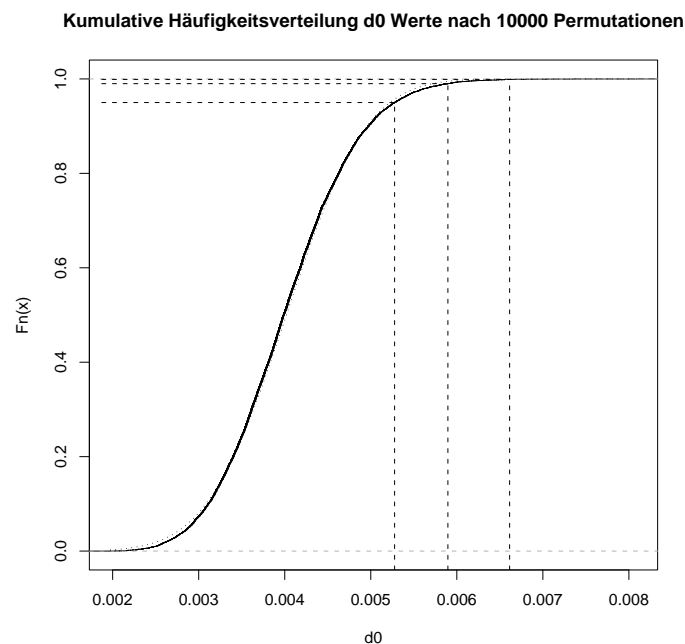


Abbildung 7.19: Kumulative Verteilung der genetischen Abstände (d_0 der Genotypen gemittelt über alle neun Genorte) zwischen den zufälligen Stichproben der Größe $k = 6473$ und der Grundgesamtheit $N = 10989$. Gestrichelte Linien kennzeichnen die kritischen Diskrepanzen bei 5%, 1% und 0.1% Irrtumswahrscheinlichkeit. Als Referenz ist die kumulative Normalverteilung mit gleichem Mittelwert und gleicher Standardabweichung punktiert eingezeichnet.

zen für Irrtumswahrscheinlichkeiten von 5% (0,0053), 1% (0,0059) und 0,1% (0,0066) durch gestrichelte Linien gekennzeichnet. Als Referenz ist die kumulative Normalverteilung mit gleichem Mittelwert und gleicher Standardabweichung wie die empirische kumulative Häufigkeitsverteilung punktiert eingezeichnet.

Betrachtet man die Ausfälle einzelner Ramets über die Jahre, ergeben sich je nach Genort unterschiedlich starke Veränderungen der Allel- und Genotypfrequenzen. Die Veränderung der mittleren aktuellen und der bedingten Heterozygotie durch die Ausfälle zwischen den Jahren 1978 und 1997 ist in der Tabelle 7.23 wiedergegeben. Es zeigt sich keine einheitliche Tendenz über die verschiedenen Versuchsorte. Auffallend ist die Zunahme der aktuellen Heterozygotie am Versuchsort Binnen um über 2% und die Abnahme am Versuchsort Neuhaus um etwa den gleichen Betrag.

Die Differenzierung der genetischen Strukturen zwischen den Versuchsumwelten über die Jahre spiegelt lokal unterschiedliche Anpassungsvorgänge wider. In dem Zeitraum von der Pflanzung bis zur letzten Datenaufnahme 1997 sind auf keiner der sechs Versuchsfelder Klone komplett ausgefallen. Die Abbildung 7.20 zeigt, dass die Differenzie-

Tabelle 7.22: Verteilung der Anzahl polymorpher Genloci über die 152 Klone, die Gesamtheit der Individuen und Anteil Überlebender für jede Versuchsfläche für die Jahre 1993 und 1997

	Anzahl polymorpher Genloci							
	0	1	2	3	4	5	6	7
Anzahl Klone	1	14	43	40	30	19	4	1
Anzahl Individuen 1978	60	945	3033	2912	2251	1405	301	82
Überlebende bis 1983	0,750	0,856	0,838	0,873	0,854	0,837	0,860	0,841
Überlebende bis 1993	0,733	0,829	0,812	0,846	0,828	0,811	0,817	0,841
Überlebende bis 1997	0,683	0,561	0,578	0,622	0,588	0,584	0,465	0,634
Binnen 1993	0,923	0,924	0,894	0,898	0,910	0,888	0,836	0,929
Palsterkamp 1993	0,857	0,907	0,893	0,885	0,839	0,868	0,857	0,857
Holzminden 1993	0,538	0,805	0,774	0,849	0,849	0,798	0,745	0,846
Harsefeld 1993	1,000	0,900	0,884	0,912	0,889	0,897	0,881	0,857
Kirchberg 1993	0,500	0,629	0,641	0,697	0,648	0,640	0,786	0,786
Göppingen 1993	0,833	0,821	0,811	0,852	0,850	0,798	0,824	0,769
Binnen 1997	0,923	0,436	0,564	0,583	0,610	0,550	0,255	0,786
Palsterkamp 1997	0,857	0,653	0,629	0,660	0,624	0,659	0,524	0,786
Holzminden 1997	0,538	0,586	0,494	0,565	0,482	0,510	0,418	0,538
Harsefeld 1997	0,857	0,747	0,735	0,736	0,707	0,700	0,714	0,571
Kirchberg 1997	0,429	0,512	0,552	0,594	0,545	0,576	0,536	0,643
Göppingen 1997	0,667	0,440	0,508	0,610	0,569	0,519	0,412	0,462

Tabelle 7.23: Veränderung des Heterozygotiegrades durch die Ausfälle zwischen den Jahren 1979 und 1993

	Versuchsnummer					
	109	110	111	112	114	115
1979						
H_a	57,5	56,9	58,1	57,0	57,6	56,7
H_c	61,0	60,0	61,5	60,1	60,9	58,7
1997						
H_a	59,7	56,6	55,8	56,3	58,4	56,7
H_c	65,6	59,3	57,5	59,5	61,3	59,8

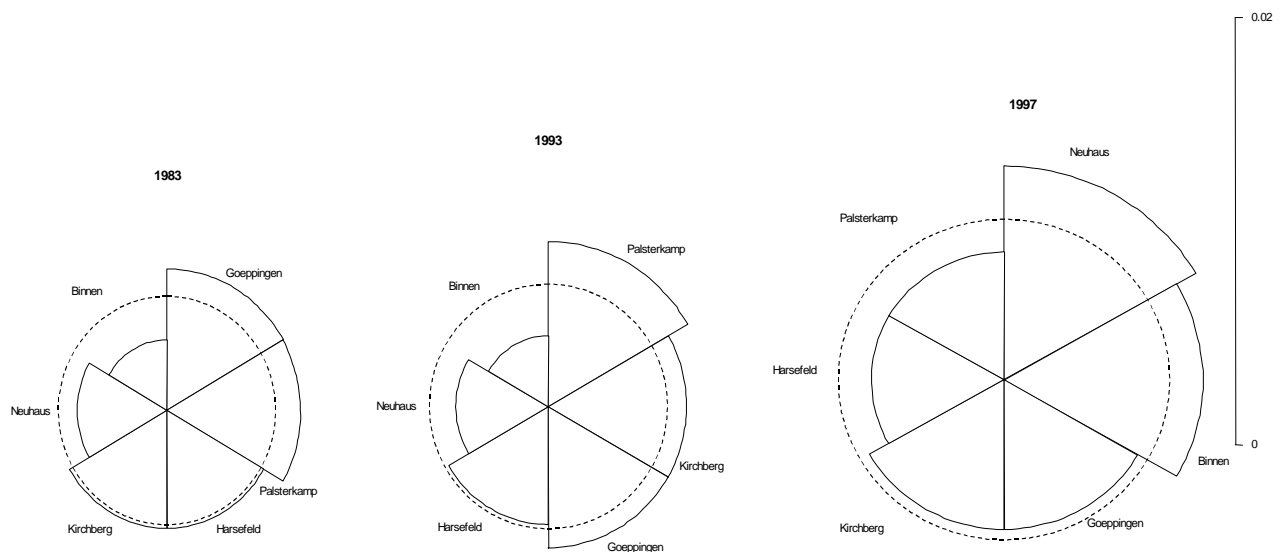


Abbildung 7.20: Veränderung der genetischen Differenzierung (D_j) zwischen den Umwelten über die Jahre. Gestrichelt ist die mittlere Differenzierung zwischen den Umwelten angegeben. Es zeigt sich eine sehr geringe Differenzierung.

Die genetische Differenzierung zwischen den Versuchsumwelten über die Jahre zunimmt, auch wenn das Ausmaß der Differenzierung insgesamt gering ist.

Effekt anthropogener Selektion auf die genetische Struktur

Genetische Unterschiede zwischen selektierten und nicht selektierten Klonen

Die genetische Variation an den neun untersuchten Enzymgenloci unterscheidet sich statistisch nicht signifikant, wenn das Kollektiv der 31 selektierten Klone (siehe auch Abschnitt 7.3.6, Seite 118) mit dem Komplement der 121 geringwüchsigeren Klone nach Allelfrequenzen und Genotypfrequenzen auf Einzellocusbasis verglichen wird. An fünf der neun Genorte gingen durch die Verringerung der Größe des Kollektives aber insgesamt sechs seltene Genotypen verloren. Im Fall des Genortes PGI geht damit auch das seltene Allel „2“ ganz verloren. Die Diversität der 31 selektierten Klone beträgt 1,5. Dieser Wert stimmt mit demjenigen des Ausgangskollektives überein.

Der Genpool Abstand zwischen den 20% im Volumenwachstum 1993 bestwüchsigen Klonen und ihrem Komplement über die neun polymorphen Isoenzymgenorte beträgt 6,0%. Nach den in Abbildung 7.21 dargestellten Werten einer d_0 -Testverteilung ist dieser Wert nicht überzufällig groß (siehe Seite 81 Kapitel 6.3.1). Als Ergebnis dieses Tests kann die Nullhypothese, dass es sich bei dem Kollektiv der selektierten Klone ($k = 31$) um eine zufällige Stichprobe aus dem Ausgangskollektiv ($N = 152$) handelt, nicht abgelehnt werden; damit wird die Nullhypothese „Abwesenheit von Selektion“ nicht abgelehnt.

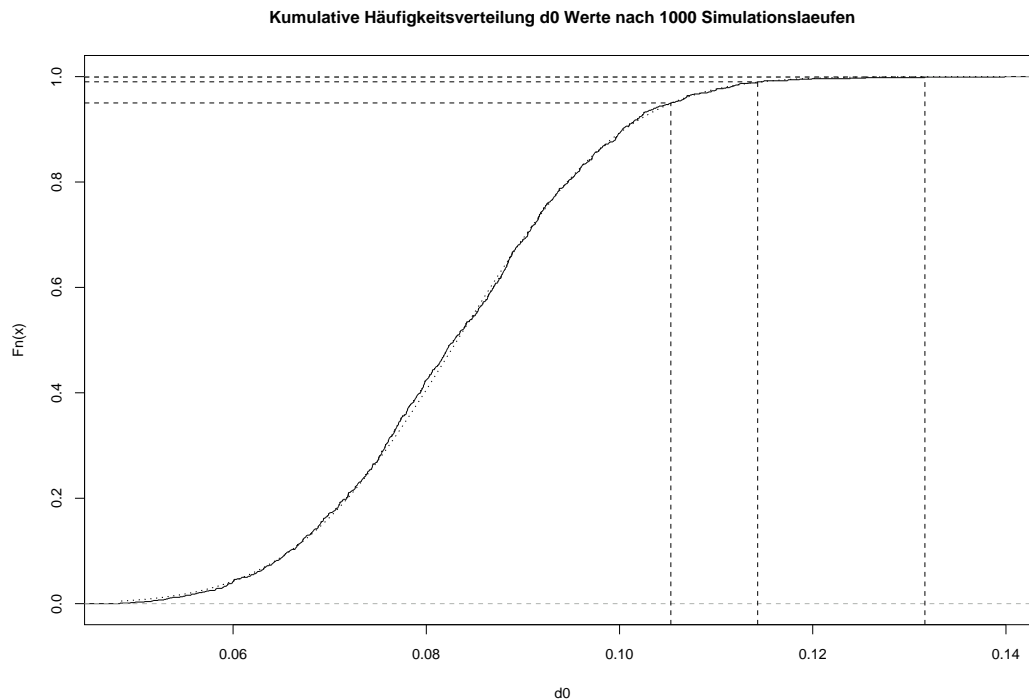


Abbildung 7.21: Kumulative Häufigkeitsverteilung von d_0 Werten von 1000 Stichproben der Größe 31 aus der Grundgesamtheit von 152 Klonen (Mittel über neun polymorphe Genorte). Gestrichelt eingezeichnet sind die 95%, 99% und 99.9% Quantile: 0,105; 0,114 und 0,132. Der tatsächlich gefundene Abstand beträgt $d_0 = 0,06$. Damit ist die Hypothese eines durch Zufall entstandenen, gefundenen Wertes nicht abzulehnen.

Betrachtet man allerdings die gleiche Situation auf der Basis der einzelnen Ramets und wählt nur die Ramets der 31 bestwüchsigen Klone, dann ist der beobachtete genetische Abstand nach der oben beschriebenen Simulationmethode auf dem 0,1% Niveau hoch signifikant. Dies ist damit zu erklären, dass die Selektion der Ramets durch die Zugehörigkeit zu einem Klon bedingt ist. Hierdurch ergibt sich eine speziellere genetische Struktur der Stichprobe als bei einer vollkommen zufälligen Stichprobe.

Die Bedeutung der gefundenen genetischen Abstände zwischen dem Kollektiv der 31 selektierten Klone und dem Ausgangskollektiv der 152 Klone durch das Verhältnis der realisierten Veränderung genetischer Strukturen zu (1.) der bei gegebener Reduktion zwangsläufig auftretenden bzw. (2.) der bei gegebener Reduktion maximal möglichen Veränderung relativiert. Bei dieser detaillierten Betrachtung der Ausgangsstrukturen und der Selektionsintensität ergeben sich die Ergebnisse in der Tabelle 7.24. Die Effektivität der Selektion ($\epsilon(q, p)$) ist in den vorliegenden Daten groß, wenn die Differenz $\omega(L, p) - \alpha(L, p)$ gering ist. An keinem der Genorte geht die Effektivität der Selekti-

Tabelle 7.24: Veränderung der genetischen Struktur durch Selektion der 20% bestwüschigen Klone aus dem Kollektiv der 152. Tabelle in Anhalt an GREGORIUS und DEGEN (1994)

	Parameter ^a							
	$\alpha(L, p)$	$d_0(q, p)$	$\omega(L, p)$	L	$\Omega(p)$	$\sigma(q, p)$	$\epsilon(q, p)$	I
GOT-C	4,5	9,8	67,1	69,4	98,0	10,0	8,4	13,9
PGI	0,1	4,7	13,1	18,4	99,3	4,7	35,3	2,2
LAP	2,6	6,0	79,6	79,6	99,3	6,0	4,5	12,7
NDH	4,6	7,6	14,7	16,2	76,3	9,9	29,5	3,5
6-PGDH-B	3,4	8,1	14,0	14,8	80,3	10,1	44,6	3,2
6-PGDH-C	0,6	8,4	20,2	21,8	98,0	8,6	40,2	5,3
MDH-B	0,6	0,6	2,6	18,4	97,4	0,6	0,0	0,1
MDH-C	0,0	1,3	2,8	3,1	98,7	1,3	45,8	1,3
G-6-PDH	2,6	7,5	77,0	79,6	99,3	7,6	6,6	15,2

^aParameter Werte in %. L = Selektions Last (selektive Reduktion); $\alpha(L, p)$ = minimale Selektion, die bei einer Selektions Last L , welche auf die Anfangshäufigkeiten p wirkt, auftreten muss ; $d_0(q, p)$ = Abstand zwischen den Häufigkeiten vor (p) und nach (q) Selektion, oder Ausmaß realisierter Selektion; $\omega(L, p)$ = maximal mögliche Selektion für Anfangshäufigkeiten p und Selektions-Last L ; $\Omega(p)$ = Selektionspotential, bzw. maximale mögliches Ausmaß der Selektion für Anfangshäufigkeiten p ; $\sigma(q, p)$ = effektive Viabilitäts-Selektion; $\epsilon(q, p)$ = Effektivität der Selektion; $I = \sum_i q_i^2/p_i - 1$ Selektionsintensität.

on über 50%. Dies ist im Hinblick auf unerwünschte Veränderungen des genetischen Hintergrundes durch züchterische Auslese als günstig zu beurteilen.

7.4.3 Assoziation zwischen Phänotyp und genetischem Hintergrund

In der folgenden Betrachtung wird überprüft, ob Genotypen einzelner Genorte entweder direkt oder aber über Assoziation zu den funktional codierenden Genorten mit der Differenzierung phänotypischer Merkmale verbunden sind. Es geht also um Ursache-Wirkungsbeziehungen der Merkmalsausprägung und nicht mehr um die Folgen von Viabilitätsselektion. Es wird gefragt, ob unterschiedliche Genotypen - charakterisiert durch Isoenzymgenmarker - phänotypisch differenziert sind.

Differenzierung von Isoenzymgenotypen im Phänotyp

Viabilität Überleben bzw. Sterben können als extreme Ausprägungen eines Merkmals „Lebensfähigkeit“ gesehen werden. In Tabelle 7.25 ist die Überlebensrate der einzelnen Genotypen dargestellt. Keiner der Genotypen ist auf allen Flächen komplett ausgefallen! Die einzelnen Genotypen haben aber unterschiedlich gut überlebt.

Wachstumsmerkmale Im Folgenden wird der Zusammenhang zwischen den Genotypen an den Enzymgenloci und den Merkmalsausprägungen der Wachstumsmerkmale betrachtet. Es zeigt sich, dass sich die Verteilungen der Wachstumsmerkmale der einzelnen Genotypen weitgehend überlagern. In den Mittelwerten der Merkmalsausprägungen gibt es jedoch Unterschiede zwischen den einzelnen Genotypen. Im Folgenden soll daher auf die Merkmalsausprägungen einzelner Genotypen an den einzelnen Versuchsumwelten eingegangen werden, um gerichtete Trends aufzudecken.

Die varianzanalytische Auswertung des Effektes „Heterozygotiegrad“ auf die Merkmalsausprägungen Höhe93 bzw. BHD93 der Klone (siehe Tabelle 7.22) zeigt von zwei Ausnahmen abgesehen in keiner der Umwelten einen signifikanten Effekt, weder für eine Auswertung auf der Basis der Klonmittelwerte noch für die Betrachtung auf Individualebene (Ausnahmen: Versuchsfläche „110“ Palsterkamp Höhe93* für Klonmittelwert und Höhe 93*** und BHD93** für Individualebene bzw. Versuchsfläche „111“ Neuhaus BHD93* auf Individualebene).

Tabelle 7.25: Überlebensraten der einzelnen Genotypen

GOT-C Genotyp	11	12	13	22	23			
Überlebensrate	0,58	0,58	0,74	0,60	0,58			
Ausgangszahl Individuen	1945	5279	231	2743	791			
Ausgangszahl Klone	27	72	3	41	9			
PGI Genotyp	22	23	24	33	34			
Überlebensrate	0,61	0,58	0,57	0,59	0,52			
Ausgangszahl Individuen	880	4661	40	5325	83			
Ausgangszahl Klone	12	64	1	74	1			
LAP Genotyp	12	13	14	22	23	33	34	35
Überlebensrate	0,57	0,57	0,49	0,68	0,60	0,60	0,66	0,59
Ausgangszahl Individuen	273	2329	310	138	1883	5694	41	321
Ausgangszahl Klone	3	31	5	2	26	79	1	5
NDH Genotyp	11	12	22					
Überlebensrate	0,61	0,60	0,55					
Ausgangszahl Individuen	2427	5953	2609					
Ausgangszahl Klone	37	79	36					
PGDH-B Genotyp	11	12	22					
Überlebensrate	0,60	0,58	0,59					
Ausgangszahl Individuen	4882	3822	2285					
Ausgangszahl Klone	71	51	30					
PGDH-C Genotyp	11	12	13	22				
Überlebensrate	0,60	0,59	0,54	0,57				
Ausgangszahl Individuen	3294	4400	203	3092				
Ausgangszahl Klone	46	61	3	42				
MDH-B Genotyp	12	22						
Überlebensrate	0,57	0,59						
Ausgangszahl Individuen	269	10720						
Ausgangszahl Klone	4	148						
MDH-C Genotyp	22	23	33					
Überlebensrate	0,59	0,60	0,60					
Ausgangszahl Individuen	9637	1228	124					
Ausgangszahl Klone	131	19	2					
G-6-PDH Genotyp	12	22	23	33				
Überlebensrate	0,56	0,59	0,58	0,71				
Ausgangszahl Individuen	847	8991	1109	42				
Ausgangszahl Klone	11	123	17	1				

Tabelle 7.26: Beispiel NDH: Überlebensraten an den Versuchsorten

Jahr	NDH Genotypen		
	11	12	22
Anzahl	37	79	36
1983	0,86	0,85	0,85
1993	0,83	0,82	0,83
1997	0,61	0,60	0,56

Beispiel Genort NADH-Dehydrogenase (NDH)

37 Klone haben den Genotyp „11“ , 79 den Genotyp „12“ und 36 Klone haben den Genotyp „22“ . Dies bedeutet einen statistisch signifikanten Heterozygotenüberschuss ($p < 0.001$) gegenüber Hardy-Weinberg-Proportionen.

Bei Betrachtung der Ausfälle auf den einzelnen Versuchsfeldern über die Jahre fällt auf, dass es auf allen Versuchsfeldern zu einer Abnahme des Allels „2“ und damit zu einer Zunahme des Allels „1“ gekommen ist (Abbildung 7.22). Beim Homogenitätstest der überlebenden zu den ausgefallenen Individuen sind diese Veränderungen auf den Feldern in Binnen (109), Neuhaus (111) und Palsterkamp (110) sowohl für die Allelfrequenzen, als auch für die Genotyphäufigkeiten statistisch signifikant.

Der Heterozygoten-Überschuss erklärt sich unter anderem aus dem unterschiedlichen Wuchsverhalten und Überleben der einzelnen Genotypen. Dabei ist der Heterozygote „12“ nicht grundsätzlich den beiden Homozygoten überlegen, sondern nur dem Homozygoten „22“ . Dies soll im folgenden näher dargestellt werden.

Sowohl das Wachstum der jeweils überlebenden Individuen des Genotyps NDH 22 (siehe Tabelle 7.27 BHD und Höhe 93), als auch die Überlebensrate diese Genotyps ist geringer. Dies scheint wegen des geringeren Wachstums nicht nur auf zufällige Nachbarschaft zu den 20% bestwachsenden Klonen und damit die gezielte Entnahme bei der Durchforstung zurückgeführt werden zu können.

Die kumulativen Häufigkeitsverteilungen für die Merkmale Höhe93 und Volumen93 für die Klone zeigen einen deutlichen Trend zur Verschiebung der Verteilungen der Genotypen „12“ und „22“ hin zu größeren Werten. Dieses Ergebnis spiegelt sich wider im Ergebnis des Wilcoxon-Mann-Whitney Testes auf Unterschiedlichkeit der Verteilungen bei der Alternativ-Hypothese „Der Genotyp 22 zeigt geringere Merkmalsausprägungen“. Der p-Wert für die Null Hypothese für das Merkmal Höhe93 ist $p = 0,087$, für das Merkmal BHD93 $p = 0,036$ und für das Merkmal Volumen93 $p = 0,040$.

D.h. es gibt Versuchsorte, auf denen das Wachstum der einzelnen Genotypen stärker

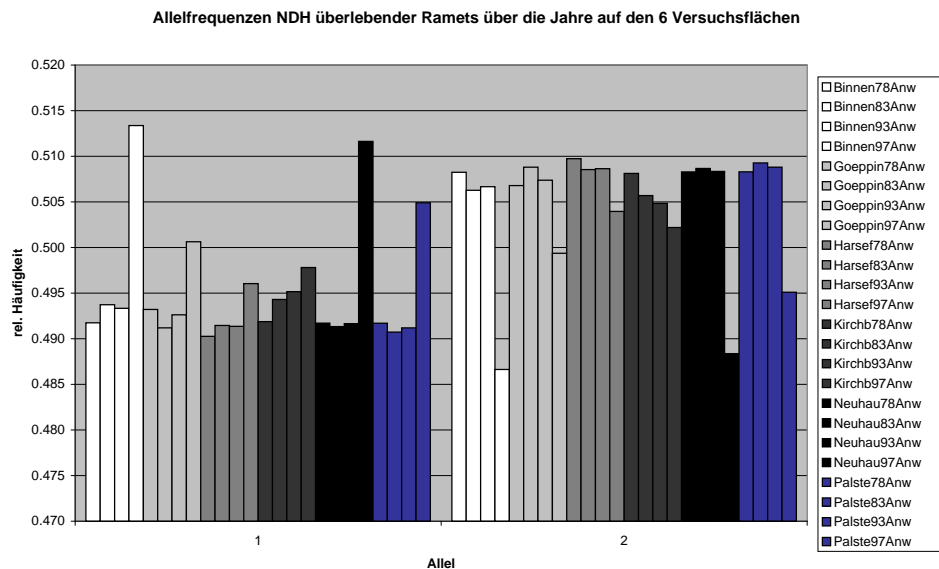


Abbildung 7.22: Verteilung der Allelhäufigkeiten am Genort NDH über die Jahre an den 6 Versuchsorten

Tabelle 7.27: Genort NDH-A, Mittel der Wachstumsmerkmale über die Versuchsflächen. In der letzten Spalte ist das Signifikanzniveau des Kolmogorov-Smirnov Tests auf Gleichheit der Merkmalsverteilungen von Genotyp „22“ und den übrigen Genotypen „11“ und „12“ auf Basis der einzelnen Ramets angegeben.

Merkmal	Genotypen			KS-Test ^a
	11	12	22	
Höhe 1978	43,9	43,5	43,5	n.s.
Höhe 1983	148,0	149,6	148,1	n.s.
Höhe 1993	836,5	838,7	819,2	***
BHD 1993	106,0	106,3	103,1	***

^a*,** bzw. *** signifikant auf dem 5, 1 bzw. 0.1% Niveau; n.s. nicht signifikant

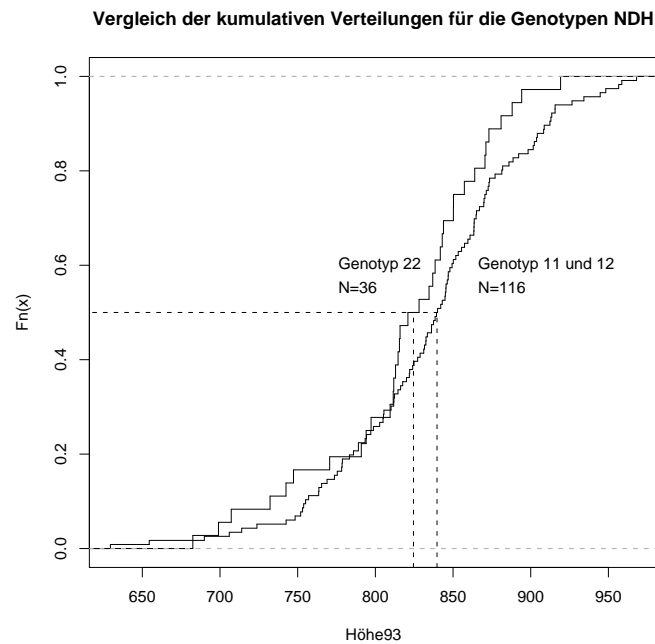


Abbildung 7.23: Kumulative Verteilungen für das Merkmal Höhenwachstum bis zum Alter 18 der Genotypen des Genortes NDH. Markiert sind die Werte für den Median der beiden Verteilungen.

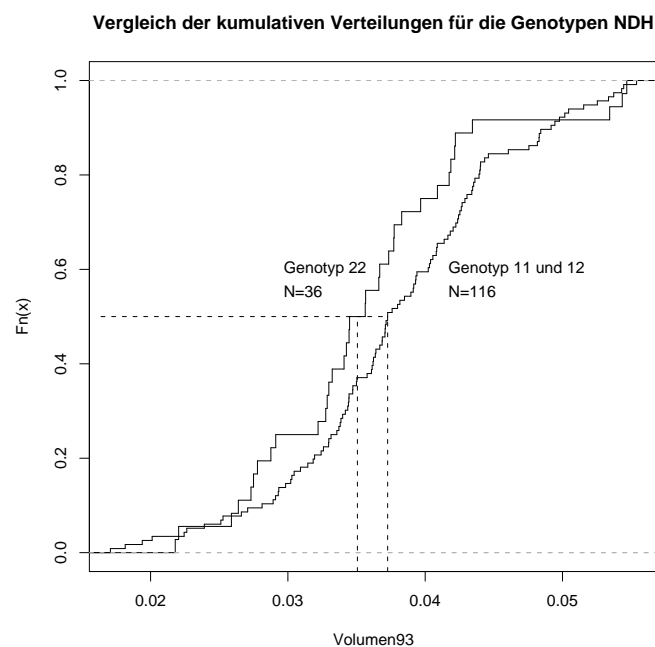


Abbildung 7.24: Kumulative Verteilungen für das Merkmal Einzelstamm Schaftholzvolumen im Alter 18 der Genotypen des Genortes NDH. Markiert sind jeweils die Werte für den Median der Verteilungen.

Tabelle 7.28: Genort NDH-A, Mittel je Genotyp und Versuchsfläche des „mittleren jährlichen Höhenzuwaches“ (cm) zwischen 1978 und 1993. In der letzten Zeile ist das Signifikanzniveau des Kolmogorov-Smirnov Tests auf Gleichheit der Merkmalsverteilungen von Genotyp „22“ und den übrigen Genotypen („11“ und „12“) angegeben. ns nicht signifikant; * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$

Genotyp	Versuchsort					
	109	110	111	112	114	115
11	46,9	50,5	41,2	53,2	-	42,4
12	46,5	51,1	41,6	52,8	-	42,6
22	45,6	49,5	40,1	52,4	-	41,8
	*	***	***	ns	-	*

Tabelle 7.29: Genort NDH-A, Mittel je Genotyp und Versuchsfläche des „mittleren jährlichen Durchmesserzuwaches“ (mm) zwischen 1978 und 1993. In der letzten Zeile ist das Signifikanzniveau des Kolmogorov-Smirnov Tests auf Gleichheit der Merkmalsverteilungen von Genotyp „22“ und den übrigen Genotypen („11“ und „12“) angegeben. ns nicht signifikant; * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$

Genotyp	Versuchsort					
	109	110	111	112	114	115
11	5,7	6,1	5,5	6,0	6,7	5,8
12	5,7	6,3	5,6	5,9	6,6	5,8
22	5,6	6,1	5,3	5,7	6,6	5,6
	ns	*	***	**	ns	***

differenziert ist als auf anderen. Auf diesen Standorten ist der geringwüchsigerer Genotyp „22“ vermehrt ausgefallen. Auf den Flächen Binnen, Neuhaus und Palsterkamp ist dieser Unterschied signifikant.

Der signifikante Unterschied im Wachstum zwischen den einzelnen Genotypen bedeutet nicht zwangsläufig, dass es sich bei dem Genort NDH-A um einen Genort handelt, der die Wachstumsmerkmale direkt kontrolliert. Der Genort NDH-A kann auch mit direkt das phänotypische Merkmal kontrollierenden Genorten assoziiert sein.

Kapitel 8

Diskussion

In diesem Kapitel wird zuerst auf die Eignung des dem experimentellen Teil der Arbeit zugrunde liegende Materials (Kapitel 5) und der gewählten Methoden (Kapitel 6) zur Beantwortung der eingangs gestellten Fragen (Kapitel 3) eingegangen. Anschließend werden die experimentellen Ergebnisse (Kapitel 7) abschnittsweise diskutiert. Besondere Berücksichtigung finden dabei

- das Wachstum des Versuchsmaterials im Kamp,
- die räumliche Analyse des Wachstums und der Ausfälle auf den einzelnen Versuchsflächen,
- der Zusammenhang zwischen dem Wachstum über die Jahre und auf verschiedenen Versuchsflächen,
- die Interpretation der Isoenzymdaten im Hinblick auf Viabilitätsselektion und
- die Analyse von Assoziationen zwischen Zielmerkmalen der Züchtung und Genotypen des genetischen Hintergrundes.

Am Ende dieses Kapitels folgt eine Einordnung der Ergebnisse dieser Arbeit in die anderer Arbeiten zur Auslesezüchtung unter Einbeziehung der Ausführungen über Δ . Abschließend wird ein Ausblick gegeben auf zukünftig notwendige Forschung.

8.1 Diskussion des Materials

Das vorliegende Material der Fichtenklonprüfung ist in seiner Zusammensetzung und Verbreitung über sechs Versuchsorte einzigartig für Waldbäume. Das Material ist besonders gut geeignet, Fragen der Veränderung der genetischen Struktur im Laufe der

Entwicklung eines Bestandes zu untersuchen. Da die Positionen der Pflanzplätze bekannt sind und jeder Genotyp mehrfach wiederholt war, konnte mit diesem Material auch nach dem Ausfall einiger Individuen, die genetische Ausgangsstruktur des Bestandes rekonstruiert werden. Man kann die Ramets der 152 Klone als Modellpopulation sehen, an der nicht nur Fragen des Selektionsfortschrittes diskutiert werden können, sondern auch solche der Veränderung genetischer Strukturen über die Zeit und unter verschiedenen Umweltbedingungen. Da die genetische Struktur der Nachbarschaft in dem Versuchsdesign bewusst zufällig ist, können keine Analysen genotypabhängiger Konkurrenz zwischen Klonen untersucht werden.

An Hand des Versuchsmaterials lassen sich Selektionseffekte unter sechs verschiedenen Umweltbedingungen über 18 Jahre analysieren. Die Ausfälle wurden bisher meist nur als begrenzender Faktor für eine Auswertung eines ursprünglichen vollständigen Versuchsdesigns gesehen. Das Ziel der Versuchsanlage, nämlich der Test der Wachstumsüberlegenheit der selektierten Klone gegenüber dem Sämlingsstandard, ist für den Testzeitraum erreicht worden.

8.2 Diskussion der Methoden

Die Besonderheit der vorliegenden Arbeit liegt in der Verknüpfung einer Auswertung, die auf den Selektionserfolg durch klassische Selektionszüchtung ausgerichtet ist, mit der Untersuchung der Veränderungen im genetischen Hintergrund des Züchtungsmaterials im Versuchsverlauf. Daher finden sowohl etablierte Methoden der quantitativen Genetik Anwendung wie auch Ansätze aus der Populationsgenetik zur Schätzung von Selektionsereignissen. Darüber hinaus werden neue Methoden entwickelt und angewendet, welche eine detaillierte Beschreibung von Anpassungskapazitäten erlauben.

Unterschiedsmaß Δ In dem theoretischen Teil der Arbeit (Kapitel 4) werden die Eigenschaften des Unterschiedsmaßes Δ untersucht. Wie gezeigt werden konnte, hat dieses Maß Vorteile gegenüber d_0 und dem hiervon abgeleiteten Maß für kontinuierliche Verteilungen (VERGA, 1995) und auch gegenüber der Verwendung von Mittelwerten oder Varianzen zum Vergleich zweier Verteilungen. d_0 und VERGA's Maß sind Spezialfälle von Δ , welche ausschließlich den Unterschied in den Verteilungen (Häufigkeiten bzw. Dichten) messen. Unterschiede in den Merkmalsausprägungen, wie sie teilweise in Mittelwerten und Varianzen zum Ausdruck kommen, können in Δ zusätzlich berücksichtigt werden, indem man die Merkmalsdifferenzen d auf beliebige Weise geeignete Weise wählt. Δ gestattet den Unterschied zwischen Merkmalsausprägungen auf beliebige Weise graduell zu berücksichtigen. Δ bietet sich damit besonders zur Analyse von

quantitativen Daten an, wenn sie unterschiedliche Verteilungsformen besitzen.

Die Besonderheit des hier betrachteten Maßes Δ liegt darin, dass es den Unterschied zwischen zwei Verteilungen quantitativer und qualitativer Merkmale gleichermaßen und modellunabhängig beschreibt. Bei dem Vergleich von Kollektiven mit Δ werden sowohl Verteilungsunterschiede als auch Differenzen in den Merkmalsausprägungen berücksichtigt. Durch seine Eigenschaften ist Δ besonders geeignet zum Vergleich der Differenzierung von Kollektiven in Bezug auf phänotypische und genetische Merkmale. Dies wiederum erlaubt die Beschreibung von Anpassungskapazitäten. Folglich eignet sich Δ besonders zur Beurteilung des Züchtungsfortschrittes im Rahmen einer nachhaltigen Züchtung.

Im Kapitel 7 wird eine Anwendung von Δ gezeigt. Für die vorliegenden Daten ergibt sich ein zusätzlicher Informationsgewinn gegenüber parametrischen Modellen speziell dort, wo die aktuellen Verteilungen zwar den gleichen Mittelwert haben, ansonsten aber eine leicht unterschiedliche Verteilungsform. Der Vorteil von Δ ist also besonders dann gegeben, wenn die Annahmen parametrischer Modelle nicht zutreffen oder aber nicht überprüfbar sind. Der Vergleich zweier Mengen von Merkmalsausprägungen über Δ ist in seiner Aussage modellunabhängig im Gegensatz zur Beschreibung von Merkmalsunterschieden über Lageparameter.

Im Gegensatz zu Rangparametern reflektiert Δ auch das absolute Ausmaß von Merkmalsunterschieden. Bei Rangverfahren geht durch die Datentransformation ein für züchterische Arbeit wesentlicher Teil der in den Daten vorhandenen Information verloren. Insofern hat Δ gegenüber Rangbetrachtungen einen wesentlichen Vorteil.

Räumliche Analyse Die räumliche Analyse der Versuchsdaten dient der Überprüfung der Effektivität des Versuchsdesigns.

Modelle der räumlichen Verteilung stellen eine Referenz für die Beschreibung der Verteilung der Wachstumscharakteristika über die Fläche dar. Im Rahmen der Quadrat-Zählmethode wird die Häufigkeit der Ausfälle in den Quadraten mit einer Poisson-Modellverteilung verglichen. Die Beurteilung der „vollkommen räumlichen Zufälligkeit“ der Verteilung von Ausfällen über der Fläche hängt also von der gewählten Referenz ab. Die Quadrat-Zählmethode bietet sich in diesem Fall an, da eine vollständige Untersuchung der jeweiligen Versuchsfläche vorgenommen wird. Anders würde sich die Situation in einem Bestand darstellen, in dem Baumpositionen nicht bekannt sind, und sich wegen des damit verbundenen Aufwandes auch nicht sinnvoll vollkommen erheben lassen, wie z.B. bei sehr stammzahlreichen naturverjüngten Beständen. In solchen Situationen wären positionsunabhängige Verfahren zur stichprobenhaften Erfassung der räumlichen Verteilung von Ereignissen wie zum Beispiel das von [VON GADOW ET AL. \(1998\)](#) vorge-

schlagene Winkelmaß W_i anzuwenden. Der Vorteil von W_i unter solchen Bedingungen liegt besonders in der Einfachheit der Erhebung.

In der Literatur wird der Standraum einer Pflanze durch Thiessen-Polygone (auch bekannt als Voronoi-Regionen oder Dichlet-Mosaike) modelliert (z.B. HÜHN, 1999, 2000). In der vorliegenden Arbeit wurde der Anteil der ausgefallenen Nachbarn zur Beschreibung des Standraums im regelmäßigen Pflanzverband gewählt. Dieser Ansatz geht davon aus, dass nur die direkt umgebenden Individuen einen Einfluss auf das Wachstum des Referenzbaumes haben. Dies ist eine vereinfachende Annahme, die aber durch die von den Bäumen im Alter 18 im Freiland beanspruchte Kronenschirmfläche gerechtfertigt erscheint. Die Aufteilung der Gesamtfläche über Thiessen-Polygone wird auch direkt durch die Anzahl ausgefallener Individuen in der Nachbarschaft beeinflusst. Die Größe der Nachbarschaft ist aber nicht von vornherein festgelegt. Theoretisch würden bei dieser Art der Flächenaufteilung Bäume im Bereich hoher Ausfälle Standräume zugewiesen bekommen, welche weit über die in dem betreffenden Alter mögliche Kronenschirmfläche hinausgeht.

Moran's I dient der Beschreibung von räumlichen Trends. Ähnlichkeiten zwischen Nachbarn werden quantifiziert, die unterschiedlich weit voneinander entfernt stehen. Der Autokorrelationskoeffizient I quantifiziert die Beziehung der Kovarianz zwischen den Individuen einer Distanzklasse und der gesamten Varianz und nimmt Werte zwischen +1 und -1 an. Damit bedient sich I eines sehr speziellen Distanzmaßes. I hängt stark von der Wahl der Größe der Distanzklassen ab. Eine weitere Beschränkung von Moran's I liegt darin, dass den beschriebenen Trends keine Orientierung im Raum zugewiesen wird. Die Anwendung von Moran's I ist daher als zusammenfassender Überblick zu werten.

Die Visualisierung der Wachstumsdaten dient der Generierung neuer Hypothesen über den Ursache-Wirkungs-Zusammenhang von Wachstumsmustern auf den Versuchflächen. Mit Hilfe der Modellierung der Wachstumstrends über die jeweilige Versuchfläche kann gezeigt werden, dass das Blockdesign der Versuchsanlage die kleinstandörtliche Variation genügend berücksichtigt hat. Speziell im vorliegenden Beispiel bietet sich eine Modellierung des Wachstumsverhaltens an Hand der x- und y-Koordinaten der Versuchspläne an. Das hier beschriebene Modell und die daraus entstehende Karte mit Regionen gleichen Wachstums beschreibt den räumlichen Trend im Wachstum an Hand weniger Parameter.

Durch den Vergleich der Variation in Umweltparametern mit dem zugehörigen Wachstum der Individuen kann gezielt der Einfluss von einzelnen Umweltparametern analysiert werden. Im vorliegenden Fall sollte sich eine Analyse von bodenkundlichen Pa-

rametern anschließen, um den hypothetisierten Ursache-Wirkungs-Zusammenhang der Randeffekte zu verfolgen. Speziell auf der Fläche in Binnen scheint es durch die Art der Flächenvorbereitung zu einer kontinuierlichen Veränderung der Standortgüte über die Fläche gekommen zu sein.

Rangparameter Die Auswertung der Versuchsdaten besonders mit Hilfe von nicht parametrischen Verfahren hat den Vorteil, dass die Ergebnisse unabhängig von Annahmen über Verteilungseigenschaften des Datensatzes sind.

Bei der Transformation der Ausgangsdaten in Ränge geht die absolute Differenz zwischen den Messwerten verloren. Für Fragen der Züchtung, welche auf die Selektion von einem besonders schnell wachsenden Teilkollektiv ausgerichtet ist, stellt dieser Informationsverlust dann ein Problem dar, wenn die Merkmalsdifferenzen zwischen den Untersuchungsobjekten absolut nur sehr gering sind. Ranginformationen würden Unterschiede zwischen den Objekten aufzeigen, die aber mit der Unsicherheit des Rangerhalts bei leicht variierenden Umweltbedingungen behaftet sind. Für die Züchtung sind nur solche Situationen der Genotyp \times Umwelt-Interaktion von besonderer Bedeutung, welche zu einem Rangwechsel zwischen den Beobachtungseinheiten führen. Eine Konsistenz in der Rangierung deutet auf verlässliche - wenn auch womöglich absolut gesehen geringe - Unterschiede in den Merkmalsausprägungen. Daher ist Kendall's W ein geeignetes Maß für die Analyse von Genotyp \times Umwelt-Interaktion. Anders sähe die Situation aus, wenn man die Interaktion spezieller Umweltfaktoren mit Genotypen bei der Hervorbringung von Phänotypen modellieren möchte. In diesem Moment benötigt man Informationen über die Form der Reaktionsnormen und muss Annahmen über die Art der Verknüpfung von Genotyp- und Umwelteffekten machen.

Selektion Viabilitätsselektion beinhaltet zwei Aspekte: Die Reduktion der Populationsgröße und die Veränderung der relativen Häufigkeiten der genetischen Struktur. Die Veränderung von relativen Häufigkeiten kann über den genetischen Abstand d_0 (GREGORIUS, 1974a) quantifiziert werden. Das absolute Ausmaß der Veränderung der genetischen Struktur ist aber kein guter Indikator für die Effizienz von Selektion. Hinweise auf unwahrscheinlich große Veränderungen lassen sich zum einen über Simulationsstudien gewinnen. Die genetischen Strukturen der selektierten Individuen müssen sich aus der Struktur des Ausgangskollektivs herleiten. Bei der Frage der Wertigkeit einer veränderten genetischen Struktur ist also unbedingt die Ausgangsstruktur zu berücksichtigen. Das absolute Ausmaß der Veränderung genetischer Struktur hängt ab von dem maximal möglichen Ausmaß der Veränderung bei gegebener Ausgangssituation und gegebener Reduktion der Größe des Kollektivs. Diese Forderung erfüllen die von GREGORIUS und

DEGEN (1994) beschriebenen Maße. Die Simulationsstudie gibt darüber hinaus Auskunft über die Wahrscheinlichkeit eine Veränderung der gefundenen Größe zu erhalten. Besonders große Veränderungen in der genetischen Struktur, die bei „zufälligem Ziehen der Überlebenden“ nur sehr selten auftreten würden, werden als Hinweis auf gerichtete Selektion gewertet.

8.3 Diskussion des Wachstums im Kamp

Die Variation der Form und der phänologischen Merkmale innerhalb eines Klons ist für das vorliegende Datenmaterial sehr gering. Alle Ramets eines Klons erhielten dieselbe Boniturnote. Die große Konstanz phänologischer Merkmale innerhalb eines Klons und konsistente Rangierung über Umwelten oder Jahre wird schon in der Literatur beschrieben (SAUER-STEGMANN ET AL., 1978; KLEINSCHMIT, 1987; HANHARD-ROSCH und KLEINSCHMIT, 1990). Daher scheint speziell für die phänologischen Merkmale die Charakterisierung eines Klons über einen Wert gerechtfertigt. Gleichzeitig zeigen die Daten aus dem Kamp, dass es bei gegebener Länge der Vegetationszeit erhebliche Schwankungen im mittleren Wachstum der einzelnen Klone gibt.

Die größere Variation des Klongemisches im Austriebszeitpunkt im Vergleich zu den Sämlingen der Herkunft Westerhof im Kamp in Escherode wird vermutlich durch unterschiedliche Anpassungen der einzelnen Genotypen an unterschiedliche Klimate ihrer Herkunft bedingt sein. Das Austriebsverhalten von Fichten ist sehr stark durch die Temperatursumme am Wuchsort im Frühjahr bedingt (HANNERZ, 1994), wobei Pflanzenmaterial unterschiedlicher Herkunft im Mittel unterschiedliche Temperatursummen zur Induktion des Austriebs benötigt. Material aus dem Norden treibt im allgemeinen bei geringeren Temperatursummen aus als Material aus dem Süden. Der Vegetationsabschluss im Herbst wird bei der Fichte dagegen maßgeblich durch die Nachtlänge bestimmt (z.B. CLAPHAM ET AL., 1998). Pflanzen aus südlicheren Breitengraden benötigen i.d.R. längere kritische Nachtlängen, um den Vegetationsabschluss einzuleiten.

Diese Art der Anpassung an großräumig kllinal variierende Klimafaktoren wird z.B. in Schweden in den Empfehlungen zur Nutzung von Vermehrungsgut derart genutzt, dass bewusst Material über einen bestimmten Bereich nordwärts verbracht werden darf, um die Wachstumsperiode und damit die Holzproduktion im Jahr zu verlängern (siehe z.B. ERIKSSON und EKBERG, 2001, S. 87f. und S.94f.).

Die Ergebnisse des Abschnittes 7.1.2 scheinen diese Praxis, zumindest für den Bereich der Versuchsorte, in Frage zu stellen. Denn zwischen der Vegetationslänge bzw. dem Vegetationsabschluss und dem Wachstum auf den Versuchsflächen besteht kein stati-

stisch signifikanter Zusammenhang.

Der scheinbare Widerspruch zwischen den vorliegenden Versuchsergebnissen und der Praxis der Saatgutverfrachtung in Skandinavien kann darin begründet sein, dass die Verfrachtung in nord-südlicher Richtung in Skandinavien über größere Entfernungen erfolgt und damit klinale Effekte eher zum Tragen kommen. Es könnten aber auch Effekte der Länge der Vegetationszeit auf den Versuchsflächen von anderen wachstumsbestimmenden Umweltfaktoren überlagert werden. Wenn Wachstum vor allem durch die Verfügbarkeit und die Nutzungseffizienz von Energie und Nährstoffen bestimmt sein sollte, dann könnte die unterschiedliche Nährstoffverfügbarkeit eine Erklärung für die geringe Korrelation zwischen Vegetationslänge und Wachstum sein. Daneben kommen auch genetisch bedingte Unterschiede der Reaktion auf Vegetationslängen als Erklärung für die Abwesenheit von den oben beschriebenen Zusammenhängen in Frage. Für die vorliegenden Versuchsflächen ist sicher auch eine Kombination der räumlichen Heterogenität von Nährstoff- und Klimabedingungen für das unterschiedliche Wachstum je Versuchsfläche verantwortlich.

Es sei hier noch einmal darauf hingewiesen, dass das vorliegende Versuchsmaterial das Ergebnis einer intensiven Auslese auf Höhenwuchsleistung in der Baumschule darstellt. Wenn man die Wuchsüberlegenheit der Klone gegenüber dem Sämlingsstandard betrachtet und bedenkt, dass es durch Selektion innerhalb des Klongemisches zu einem weiteren Selektionsfortschritt kommen kann, stellt sich die Frage, in wie weit schon durch eine Selektion in der Baumschule (Frühselektion) eine Zuwachssteigerung im höheren Alter erreicht werden kann. Dies ist in dem Versuchsmaterial in begrenztem Umfang möglich (für die Höhe 108% der Klonmittel im Vergleich zum Sämlingsmittel; Kapitel 7.1.1). Da die Kosten für eine intensive Frühselektion vergleichsweise gering sind, sollten diese Möglichkeiten in der Praxis genutzt werden.

Ein Selektionserfolg durch frühe Selektion in der Baumschule ist gerade bei Züchtungsprogrammen von langlebigen Organismen, wie Bäumen, für den Fortgang des Programms von entscheidender Bedeutung. Begrenzt werden die Möglichkeiten der Frühselektion durch die Vorhersagbarkeit der zukünftigen Umweltbedingungen. Die Aussagen des Testergebnisses sind erst einmal nur für die Testumwelten gültig. Andererseits konnte in der Klonprüfung gezeigt werden, dass eine sehr intensive phänotypische Selektion in einer Umwelt (hier der Baumschule) durchaus zu einer Wachstumsüberlegenheit in verschiedenen anderen Umwelten (hier die sechs Versuchsumwelten) führt, die phänotypische Frühselektion also effektiv ist. Um allerdings der begrenzten Vorhersagbarkeit der Umweltbedingungen gerecht zu werden, empfiehlt es sich, eine große Zahl von Klonen zu selektieren, um für die jeweiligen Bedingungen an jedem Wuchsort noch ein gewisses

Maß an Selektionspotenzial vorzuhalten.

8.4 Diskussion der räumlichen Analyse

Im Rahmen der räumlichen Analyse wurde zum einen die Verteilung der Ausfälle über die Versuchflächen und zum anderen der Zusammenhang zwischen Ausfall von Nachbarn und dem Wachstum der überlebenden Individuen untersucht. Hiermit wird analysiert, in wie weit die Abweichungen von vollständigen Versuchsanlagen durch Ausfälle die Interpretierbarkeit der Daten negativ beeinflusst.

8.4.1 Wachstum und Ausfall der Nachbarn

Die von der Modellvorstellung der vollkommen räumlich zufälligen Anordnung der Ausfälle abweichende Häufung von Ausfällen deutet auf Variationen in der Standortgüte hin. Das Verhältnis von Ausfällen in der Nachbarschaft und dem Wachstum von Bäumen gibt Hinweise auf die Ursache für unterschiedliches Wachstum einzelner Individuen auf der Versuchsfläche. Ist der Mikrostandort ungünstig für das Wachstum, dann kann ein negativer Zusammenhang zwischen der Anzahl ausgefallener Nachbarn und den Höhen der Bezugsbäume erwartet werden. Das unterschiedliche Höhenwachstum auf der Fläche reflektiert in diesem Fall die Variation in der „Standortgüte“. Sind die Ausfälle dagegen durch die Überlegenheit in der Konkurrenz des Bezugsbaumes verursacht worden, so sollte sich ein positiver Zusammenhang zwischen der Anzahl ausgefallener Nachbarn und der Höhe ergeben. Beide Phänomene sind auf den Versuchsflächen zu finden.

Der überwiegend negative Trend zwischen dem Anteil ausgefallener Nachbarn und der Höhe der verbleibenden Bäume deutet darauf hin, dass die Ausfälle überwiegend durch für Wachstum und Überleben ungünstige kleinräumige Standortgüte bedingt sind.

Dagegen zeigt der BHD der Einzelbäume einen positiven Trend zu dem Anteil ausgefallener Nachbarn. Dies deutet zum einen auf nachbarschaftliche Konkurrenzbeziehungen hin, welche die BHD Zunahme beschränken und durch die Ausfälle in der Nachbarschaft von Bäumen abgemildert werden. Zum anderen lässt sich hieraus ableiten, dass ein durch Nachbarschaftskonkurrenz begrenzter Standraum einen größeren Einfluss auf das Durchmesserwachstum hat, als ein räumlicher Trend in der Abnahme der Standortgüte. Dieses Ergebnis spiegelt den im Waldbau allgemein üblichen Ansatz wider, das Durchmesserwachstum durch gezielte Entnahme von Nachbarbäumen zu fördern. Die Höhe der Bäume wird dagegen in Abhängigkeit vom Alter und unabhängig vom Standraum als Weiser für die Standortgüte genutzt. Der Unterschied in der Höhenentwicklung von selektiertem und unselektiertem Material stellt allerdings die Eignung der

Höhe als absoluten Weiser für die Standortgüte wiederum in Frage. Dass der Effekt der Standraumerweiterung zum Teil ungünstigere Standortbedingungen kompensieren kann, wird selten betont.

An dieses Ergebnis schließt sich die Frage nach Ursache und Wirkung an. Gibt es Ausfälle in der Nachbarschaft besonders gut wachsender Bäume oder aber wachsen die Bäume besonders gut, die einen größeren Standraum haben und damit von dem Ausfall eines Nachbarn profitieren?

Die Ergebnisse der Fläche in Binnen legen die zweite Erklärung nahe. Im Jahr der Aufnahme des erweiterten Standraumes gibt es keinen signifikanten Zusammenhang zwischen Standraum und Höhe desselben Jahres. In der Folgeaufnahme 1993, also zehn Jahre später, ergibt sich aber ein positiver Zusammenhang zwischen dem Standraum vor zehn Jahren und der dann erreichten Höhe bzw. dem dann erreichten Brusthöhen-durchmesser. Hier hat also der erweiterte Standraum zu einem vermehrten Wachstum geführt.

Der vermehrt erweiterte Standraum auf der Fläche in Harsefeld und seine Auswirkung muss wegen des negativen Zusammenhangs zwischen dem Anteil ausgefallener Nachbarn und dem Höhenwachstum anders interpretiert werden. Der erweiterte Standraum könnte damit als Ergebnis kleinräumig variierender und für Pflanzenwachstum und Überleben besonders ungünstiger Umweltbedingungen angesehen werden. Auch die geringere Höhe würde durch die ungünstigen Umweltbedingungen erklärt werden.

Der positive Zusammenhang zwischen Standraum und BHD in Harsefeld, wäre dagegen wieder durch die positive Wirkung von erweitertem Standraum für das Durchmesserwachstum zu erklären. Der Einfluss der Grösse des Standraumes auf das Wachstum ist in vielfältigen wachstumskundlichen Untersuchungen analysiert worden (als Übersicht siehe [RÖRIG und GUSSONE, 1990](#), S. 150 ff.). Eine Versuchsanlage, die sich für derartige Fragestellungen besonders eignet, wenn auch sehr aufwendig ist, ist das Konzept der „Nelder-Kreise“ ([DIPPEL, 1980, 1982](#); [SPELLMANN und NAGEL, 1992](#)).

Die Baumhöhen als einfach zu messendes Merkmal werden daher als Weiser für die Beurteilung der Standortgüte eingesetzt. Der größere Einfluss des nutzbaren Standraums, also der altersabhängigen Bestandesdichte, auf das Dickenwachstum wird bei gezielten Eingriffen in die Bestandesdichte zur Förderung des Wachstums einzelner Individuen genutzt. Dieser letztgenannte Zusammenhang gilt für Standorte unterschiedlicher Güte. Die Standortgüte beeinflusst in diesem Zusammenhang nur das absolute Ausmaß der Reaktion im Dickenwachstum.

8.4.2 Räumliche Trends im Wachstumsverhalten

Rand-Effekte Das Abschieben von Flächen zur Vorbereitung der Pflanzung und das damit verbundene Aufhäufen von Wällen kann zwei Effekte haben. Es kann zu einem Nährstoffexport von der Fläche auf die Wälle kommen. Die unterschiedliche Verteilung der Nährstoffe über die Fläche kann zu kleinstandörtlicher Variation führen, die das Wachstum der Einzelpflanzen unterschiedlich begünstigen. Durch die Wälle verursacht können außerdem auch mikro-klimatische Einflüsse wirksam werden (Windruhe und damit verminderte Transpiration), die das Pflanzenwachstum in der Nähe der Wälle begünstigen (z.B. STRUCK, 1999).

Die in den Versuchen deutlich werdenden kleinstandörtlichen Unterschiede, werfen Fragen zur Bedeutung der Differenzierung zwischen Individuen eines Bestandes auf. Bei gleichem genetischen Wuchspotential sind bei einer genügend großen Ausgangspflanzenzahl diejenigen überlegen, die unter besonders günstigen kleinstandörtlichen Umweltbedingungen wachsen. Umgekehrt kann eine kleinstandörtliche Umweltdifferenzierung aber auch dazu führen, dass Genotypen, die unter gleichen Umweltbedingungen unterlegen sind, hier einen Teil ihrer Unterlegenheit durch Umweltbegünstigung verlieren. Dies wäre allerdings nur relevant, wenn unterlegene Genotypen gehäuft unter guten Standorten auftreten. Dies scheint nicht plausibel. Die Vergleichbarkeit im Phänotyp erlaubt also ohne weitere Annahmen keine Aussage über das zu Grunde liegende genetische Potential.

Dass in dieser Versuchsserie über die kleinstandörtlichen Umweltvariationen hinweg die Genotypunterschiede für das Wachstumsverhalten entscheidend sind, zeigt die hohe Rangkorrelation zwischen den nach dem Regressionsmodell bereinigten Wachstumsdaten und der Rangierung auf Grund des Versuchsdesigns.

Im Rahmen der systematischen Versuchsanlage und Auswertung stehen die Koordinaten für alle Individuen zur Verfügung. Damit ist es möglich, räumliche Analysen durchzuführen. Die Verwendung von Moran's I zur Beschreibung der Ähnlichkeiten innerhalb von Distanzklassen ist damit möglich. Die Darstellung von Moran's I dient hier dazu aufzuzeigen, dass verschiedene Verfahren der räumlichen Analyse zu tendenziell ähnlichen Aussagen kommen. Die Interpretation des Trends in Randverteilungen (siehe Abbildung 7.5, Seite 97) scheint dabei einfacher, da sie nicht von beliebig wählbaren Distanzklassen abhängt und dem räumliche Trend eine Orientierung zugewiesen wird.

Für die vorliegenden Versuchsdaten konnte damit gezeigt werden, dass die Blockbildung im Rahmen des Versuchsdesigns effektiv war. Die hypothetisierten Walleffekte im Wachstum auf der Versuchsfläche Binnen führen nicht zu einer signifikanten Veränderung in der Beurteilung der Rangierung der Klone. Trotz möglicher Walleffekte werden

Selektionsentscheidungen bei der Auswahl der Klone also nicht verändert.

Andererseits zeigt das Beispiel, dass im Rahmen der Versuchsanlage auch unvorhergesehene Faktoren wachstumsbestimmend werden können, welche im Laufe einer Versuchsanstellung die ursprünglich geplante effektive Datenauswertung zumindest in Frage stellen, wenn nicht sogar unmöglich machen. Eine Abwägung zwischen statistisch effektiven und damit auf den ersten Blick kostengünstigen Versuchsdesigns und der Robustheit gegenüber Abweichungen von der ursprünglichen Anlage z.B. durch Ausfälle ist daher zwingend. Für zukünftige Versuchsanlagen im Rahmen von Züchtungsprogrammen ist es unbedingt notwendig, die Vergleichbarkeit von Versuchsbedingungen und zukünftigen Anbaubedingungen zu gewährleisten.

8.5 Diskussion des Wachstums auf den Versuchsflächen

8.5.1 Vergleich Klone - Sämlinge

Die Versuchsergebnisse legen nahe, dass durch die Selektion der bestwüchsigen Klone ein Mehrertrag an Holzvolumen im Vergleich zu dem Sämlingsstandard erzielt werden kann. Die Erwartung dieses Mehrertrages beruht auf der Extrapolation des Einzelbaumwachstums auf eine Flächenmehrleistung. Diese Extrapolation basiert auf der Annahme, dass die bestwüchsigen Klone als „reine“ Mischung einzelbaumweise das gleiche Wachstum zeigen wie in der Mischung mit geringwüchsigeren Klonen. Dies scheint nur bedingt realistisch, da sich die dann insgesamt wüchsigeren Individuen auch gegenseitig mehr Konkurrenz machen würden. Damit fiel die Volumenleistung pro Fläche geringer aus, als es sich auf Grund des Einzelschaftvolumens der wüchsigen 25% hochrechnen ließe. Damit sollte die Erwartung gegenüber der Abschätzung reduziert werden.

Desweiteren kann im Rahmen dieser Untersuchung nicht nachgeprüft werden, in wie weit die von BERGEL (1973) hergeleiteten Volumenfunktionen für die einzelnen Klone unterschiedlich präzise Schätzungen des tatsächlichen Stammvolumens liefern. Für die vorliegende Auswertung musste daher mangels anderer Informationen davon ausgegangen werden, dass die Volumenfunktionen sowohl über Klone, als auch über die Umwelten konstant sind. Das vorliegende Material bietet sich zur Überprüfung dieser Frage im Rahmen einer der nächsten Durchforstungen an.

8.5.2 Vergleich der Versuchsorte

In der Beschreibung der Versuchsstandorte wurde auf die unterschiedliche Eignung der Versuchsflächen aus standortkundlicher Sicht für das Wachstum von Fichten eingegangen. Diese Einschätzung wird durch die Wachstumsdaten unterstützt. Das Höhen- und Durchmesserwachstum an den Versuchsorten Binnen, Holzminden und Göppingen ist geringer als an den übrigen Standorten.

Die kleinstandörtliche Differenzierung der Versuchsflächen zeigt sich in unterschiedlichen Steigungen der kumulativen Verteilungen der Höhen (Abbildung 7.10, Seite 106). Je flacher die kumulativen Verteilungen verlaufen, desto größer ist die Streuung in den Merkmalsausprägungen. Demnach weist die Versuchsfläche Binnen eine große Variation der kleinstandörtlichen Bedingungen auf. Wenn man allerdings die Reaktionsnormen der Klone in den Umwelten betrachtet (Abbildung 7.14, Seite 112), fällt auf, dass ein Großteil der Klone im mittleren Wachstum auf der Fläche Binnen eng beieinander liegt. Eine deutlichere Differenzierung zwischen den Klonen ergibt sich auf den wüchsigen Versuchsflächen Palsterkamp (110) und Harsefeld (112). Letztere sind als besonders geeignet die Unterschiede zwischen den Klonen herauszustellen.

Damit zeigen die Ergebnisse, dass zur Optimierung des Zuwachses einer Baumart die gleichzeitige Wahl des geeigneten genetischen Materials und der geeigneten Produktionsumwelt entscheidend ist.

8.5.3 Zusammenhang zwischen Merkmalsausprägungen über die Jahre

Spearman's Rangkorrelation zwischen den Merkmalsausprägungen in verschiedenen Jahren deutet auf eine Abnahme der Vorhersagbarkeit je weiter die Aufnahmezeitpunkte auseinander liegen. Dieses Ergebnis spricht gegen eine frühe Züchtungsauslese. Die Stabilität in den Rangierung der Gruppen der jeweils 5% best-, mittel- und schlechtwüchsigen Klone spricht dagegen doch für einen Selektionserfolg durch Frühselektion, solange nicht nur sehr wenige Klone ausgewählt werden.

Die Rangwechsel des Merkmals Höhe zwischen den verschiedenen Altern zeigten auch in anderen Untersuchungen (z.B. HÜHN und KLEINSCHMIT, 1993) besonders in den ersten Jahren nach der Pflanzung starke Veränderungen. In späteren Jahren stabilisierten sich die Rangierungen zwischen den Genotypen.

Die Stabilität der Ränge einzelner Klone über die Jahre deckt sich mit den Ergebnissen der NFV, Abteilung Waldgenressourcen in Bezug auf Selektion von „großen“ „mittleren“ und „kleinen“ Genotypen und den Erhalt des so gefundenen Musters bei

aus diesen Genotypen vermehrten Stecklingen (KLEINSCHMIT pers. Mitteilung). Die Verstärkung der Rangdifferenzierung konnte bei der nachträglichen Analyse von Höhen- und Durchmesserzuwachs im Rahmen von Reihendurchforstungen analysiert werden. Hier zeigte sich eine Verstärkung der Rangdifferenzierung mit dem Alter, wobei Individuen, die in der sozialen Stellung erst einmal zurückgefallen waren, später nicht mehr in der sozialen Stellung aufgestiegen sind.

Im Hinblick auf das Ziel ein Gemisch von Klonen auszuwählen ist nicht die absolute Rangkonstanz einzelner Genotypen wichtig. Vielmehr kommt es darauf an, dass die ausgewählten Genotypen als Kollektiv eine Stabilität in der Merkmalsausprägung zeigen.

8.5.4 Genotyp×Umwelt-Interaktion

Varianzanalyse

Die Größenordnung der Genotyp×Umwelt-Interaktion nach ANOVA (S. 114) entspricht der, die in anderen Klonprüfungen gefunden wurde (z.B. ISIK ET AL., 1995).

Genotyp×Umwelt-Interaktion nach ANOVA deutet auf eine Abweichung vom additiv linearen Modell bei der Wirkung der Hauptfaktoren hin. Damit sind Genotyp- und Umwelteffekte nicht unabhängig voneinander definierbar. Das Vorliegen eines signifikanten Interaktionsterms verbietet die unabhängige Interpretation der beiden Haupteffekte. Letztendlich muss ein signifikanter Interaktionsterm also als Hinweis auf die Ungeeignetheit des additiv linearen Modells der Wirkung der Haupteffekte auf den Respons interpretiert werden.

Das Problem der Auswertung durch $G \times E$ lässt sich durch eine Stratifizierung der Klone und der Versuchsumwelten umgehen. Die Straten sollten so gewählt werden, dass innerhalb eines Stratums Separabilität der Effekte vorliegt. ST. CLAIR und KLEINSCHMIT (1986) erläutern ein Beispiel wie durch die Gruppierung der Versuchsumwelten auf Grund der Höhenlage eine Reduktion der Interaktionsvarianz erreicht werden kann. Dem Ausschluss von „schlechten“ Wachstumsumwelten als Versuchsumwelten bei ROBERDS ET AL. (1990) liegt die gleiche Überlegung zugrunde.

Vergleich zwischen ARF und ANOVA Ergebnissen

Der Ansatz der ARF geht nicht von einer bestimmten Form der Interaktion der Effekte „Genotyp“ und „Umwelt“ aus. Insofern stellt er eine Verallgemeinerung gegenüber der ANOVA dar. Aus der grafischen Darstellung der Reaktionsnormen wird eine Hypothese über den möglichen Wirkungszusammenhang zwischen den Effekten abgeleitet bzw. es

werden Kollektive gegeneinander abgetrennt, für welche die Separabilität der Effekte gegeben ist.

Die beidseitige Analyse der Ranginformationen erlaubt eine differenzierte Abschätzung des zweiseitigen Phänomens der Genotyp \times Umwelt-Interaktion. Es kann die Separabilität der Effekte betrachtet werden (siehe auch GREGORIUS und NAMKOONG, 1987).

Aus dem Kollektiv der Klone lassen sich so diejenigen auswählen, für die eine Züchtungsauslese in allen Umwelten eindeutig ist, d.h. deren Reaktionsnormen sich nicht überschneiden (siehe Abbildung 7.14, Seite 112). Umgekehrt wird aus den Responsfunktionen der Umwelten (Abbildung 7.16, Seite 113) deutlich, dass die Umwelten Harsefeld und Palsterkamp den Umwelten Binnen, Göppingen und Kirchberg global in der Standortgüte überlegen sind. Die Standortgüte wird hier durch das Wachstum der Klone definiert.

8.5.5 Anwendung von Δ

Die gute Übereinstimmung zwischen der auf Delta beruhenden Distanzmatrix zwischen den Versuchsorten und der auf den arithmetischen Mittelwerten in den einzelnen Versuchsumwelten resultiert aus der gleichen Verteilungsform (angenähert normalverteilt) der Daten in den einzelnen Versuchsumwelten. Der Informationsgewinn beim Vergleich der Verteilungen mit Hilfe von Delta ist damit nur gering im Gegensatz zu einem Mittelwertvergleich, der von gleicher Verteilungsform und gleichen Varianzen ausgeht (siehe Kapitel 4, Seiten 29ff.).

8.5.6 Selektion der 20% bestwüchsigen Klone

Die Selektion von besonders wüchsigen Klonen in der Baumschule und in einem zweiten Schritt auf den Versuchsflächen führt zu einer Erhöhung des Zuwachspotentials.

Diese Selektion ist besonders unter den Umweltbedingungen erfolgreich, die für das Wachstum der Fichte gut geeignet sind und auf denen sich keine erhöhte kleinräumige Standortvariation zeigt (Palsterkamp 110 und Holzminden 111). Dieses Ergebnis spiegelt die allgemeine Beschränkung von einfachen Selektionserfolgen durch Genotyp \times Umwelt-Interaktion wider. Je kleinräumig heterogener Umweltbedingungen sind, desto weniger lässt sich ein bestimmter global überlegener Genotyp auswählen.

Das Beispiel des Klóngemisches zeigt aber, dass sich durch die Auswahl der bestwüchsigen 20% der Klone ein globaler Selektionsfortschritt gegenüber dem Ausgangskollektiv erzielen lässt. Es existiert eine Differenzierung im Wuchsverhalten zwischen den wüchsi-

geren und den weniger wüchsigen Klonen.

Frühselektion

Die Vorhersagbarkeit von Züchtungserfolgen hängt nicht nur von der Vergleichbarkeit der Reaktion von Genotypen in verschiedenen Umwelten ab, sondern auch von der Vergleichbarkeit des Responses in verschiedenen ontogenetischen Stadien.

Der Ansatz der Beurteilung der Frühselektion über Rangkorrelationen zwischen den Merkmalsausprägungen hat den Nachteil, dass nur die Rangierung, nicht aber die absolute Lage der Merkmalsausprägungen zueinander in Beziehung gesetzt wird (siehe Abschnitt 6.1.1, S. 74). Daher wurde der Erfolg der Frühselektion über die prozentuale Überlegenheit in der Ausprägung des selektierten Materials über das Gesamtkollektiv betrachtet.

Die Effektivität der Selektion ist umso geringer, je weiter Selektionszeitpunkt und Erntezeitpunkt - der Zeitpunkt, an welchem die Effektivität der Selektion beurteilt wird - zeitlich auseinanderfallen. Für die Beurteilung der nachhaltigen Wirkung des Züchtungsfortschrittes kann es notwendig sein, das Wachstumsverhalten des Züchtungsmaterials bis zum Erntezeitpunkt zu betrachten. Die Nachhaltigkeit in Bezug auf die Forderung nach der Erhaltung der Anpassungskapazität soll in den folgenden Abschnitten betrachtet werden.

8.6 Diskussion der Isoenzymanalyse

8.6.1 Viabilitätsselektion

Genetische Differenzierung zwischen Versuchsflächen

Die genetischen Strukturen unterscheiden sich zwischen den einzelnen Versuchsorten nicht signifikant. Die verschiedenen Umweltbedingungen der Versuchsorte haben nicht zu unterschiedlicher Viabilitätsselektion an den Versuchsorten geführt. Zwischen den Versuchsumwelten hat eine Differenzierung in der Ausprägung der phänotypischen Merkmale stattgefunden. Diese Differenzierung zwischen den Versuchsorten lässt sich also nicht durch unterschiedliche Viabilitäten der Isoenzymgenotypen erklären. Sie muss vielmehr durch Standortunterschiede bzw. durch Selektionsereignisse an nicht analysierten Genorten bedingt sein.

Sollten sich sowohl Differenzierungen in den genetischen Strukturen, wie auch in den Ausprägungen phänotypischer Merkmale zwischen den verschiedenen Versuchsflächen zeigen, kann der Zusammenhang zwischen den beiden Differenzierungen über die Di-

stanzmatrices der beiden Merkmale (genetische Struktur und phänotypisches Merkmal) und ihrer Korrelation mit Hilfe des Mantel-Tests untersucht werden. Eine signifikante Korrelation müsste als Hinweis auf Assoziation zwischen den Merkmalen gewertet werden.

Genetische Differenzierung über Jahre

Die gleichgerichtete Veränderung der genetischen Strukturen bestimmter Genorte auf den verschiedenen Versuchsstandorten deutet auf Viabilitätsselektion im Gegensatz zu Drift-bedingten zufälligen Veränderungen auf Grund der Verkleinerung des Untersuchungskollektives. Die Beurteilung solcher Anpassungsprozesse und des dazu notwendigen Anpassungspotenzials ist eine wichtige Voraussetzung für die Beurteilung der Eignung von Pflanzenmaterial für den Anbau unter unterschiedlichen Umweltbedingungen (KLEINSCHMIT ET AL., 2004).

Veränderung der genetischen Struktur durch anthropogene Selektion

In dem vorliegenden Versuch, erfolgt durch die züchterische Auslese der 20% bestwüchsigen Klone in Bezug auf das Merkmal „Volumen 1993“ keine überzufällige Veränderung der genetischen Struktur. Durch die Verringerung in der Anzahl der Klone gehen allerdings sechs seltene Genotypen verloren. An dem Genort PGI geht das seltene Allel „2“ komplett verloren. Hier kommt es also zu einer Abnahme der Anzahl der Allele bzw. Genotypen. Diese Typen stehen damit nicht mehr als Potential zur Anpassung zur Verfügung. Diese seltenen Allele wären allerdings nur in sehr großen Populationen als Anpassungskapazität relevant.

Durch die Wahl einer anderen Referenz, in diesem Beispiel der Population der Ramets aller Klone, ergibt sich allerdings aufbauend auf einer Simulationsstudie eine andere Interpretation. Beurteilt auf der Basis der Ramets ist der genetische Abstand zwischen dem Ausgangskollektiv und dem züchterisch ausgelesenen Material überzufällig groß. Dieser Unterschied wird dadurch erklärt, dass bei vollkommen zufälligen Stichproben aus allen Ramet viele Kollektive entstehen können, welche eine Mischung aus allen Klonen enthalten. Damit werden die genetischen Abstände aus den Simulationen erheblich kleiner, als wenn jeweils alle Ramets eines Klons selektiert würden. Insofern ist die Beurteilung der Größe des genetischen Abstandes auf der Basis der Klone konservativer als jene auf der Basis der Einzelpflanzen.

Der Vorteil von Klöngemischen liegt gerade darin, dass - im Gegensatz zur Selektion aus genetisch nicht weiter charakterisiertem Material- eine gezielte Zusammenstellung von solchen Klonen erfolgen kann, welche zum einen das Züchtungs-Zielmerkmal

möglichst gut ausprägen und zum anderen im genetischen Hintergrund so viel Variation wie möglich erhalten. Eine nachhaltige Züchtung sollte gerade auf die Entkopplung des genetischen Hintergrundes und des Zielmerkmals abstellen. Dies hat bisher so noch nicht stattgefunden.

8.6.2 Assoziation zwischen Phänotyp und genetischem Hintergrund

Beispiel Genort NADH-Dehydrogenase (NDH)

Über die Jahre des Versuchsverlaufes hat sich auf allen Versuchsflächen eine gleichgerichtete Veränderung der genotypischen Struktur am Genort NDH ergeben. Der Homozygote „22“ ist dem Homozygoten „11“ und dem Heterozygoten „12“ sowohl im Wachstum, als auch im Überleben unterlegen.

BERGMANN und SCHOLZ (1989, S.152) berichten bei dem Enzymsystem NADH-Dehydrogenase-A von Unterschieden im Heterozygotiegrad zwischen „toleranten“ und „sensitiven“ Kollektiven bei Fichte als Reaktion auf Luftverschmutzung. Sie fanden am Genort NDH-A einen Heterozygotenüberschuss im Vergleich zu der Erwartung nach Hardy-Weinberg Proportionen. In den „toleranten“ Fichtenkollektiven war dieser Überschuss besonders ausgeprägt.

Die Ergebnisse dieser Arbeit weisen nun auf, dass der Heterozygotenüberschuss durch eine Unterlegenheit des Genotyps „22“ verursacht sein könnte.

In wie weit die gefundenen Unterschiede einen direkten funktionalen Zusammenhang zwischen dem Indikator-Genort und dem betrachteten Merkmal in seiner Differenzierung aufzeigen, ist nicht Gegenstand dieser Arbeit. Die Assoziation zwischen den Merkmalen „Genotyp“ und „Phänotyp“ kann entweder durch einen biochemischen Wirkungspfad erklärt werden, oder aber über eine stochastische Assoziation zu einem direkt kontrollierenden Genotyp. Die Isoenzymgenmarker werden in dieser Arbeit als Indikatoren der Variation des genetischen Hintergrundes eingesetzt.

8.7 Nachhaltigkeit der Züchtung

In der kritischen Würdigung des aktuellen Standes der Forschung wurden Defizite in den angewandten Methoden der Auslesezüchtung aufgedeckt: (1.) die Beschreibung der Ausgangslage von Züchtungsmaterial, d.h. die Beschreibung der genetischen Kontrolle des Züchtungsmerkmals über parametrische Modelle und (2.) die Beschreibung des Züchtungsfortschrittes ohne explizite Berücksichtigung der Veränderungen im Bereich

des genetischen Hintergrundes.

Daher werden in dieser Arbeit Methoden der Beschreibung von Responsfunktionen weiterentwickelt. Hierbei wird durch die Anwendung von Δ sowohl die für die Beurteilung des Züchtungsfortschrittes wichtige Veränderung der Merkmalsausprägungen des Zielmerkmals der Züchtung als auch die für Fragen der Anpassungsfähigkeit wichtige Variation desselben Merkmals berücksichtigt. In der Anwendung dieser neuen Methoden zur umfassenden Beschreibung von Responsfunktionen auf das Züchtungsprogramm der Fichtenstecklinge konnte zum einen die genetische Kontrolle des Zielmerkmals modellunabhängig beschrieben werden. Zum anderen wurde der zu erwartende Züchtungsfortschritt unter Berücksichtigung der für die Anpassungsfähigkeit wichtigen Variation des Zielmerkmals der Züchtung quantifiziert.

Durch die Entwicklung einer Methode zur Bewertung von selektiven Veränderungen im genetischen Hintergrund mit Hilfe von Monte-Carlo Simulationen und der Anwendung der Selektionsparameter von GREGORIUS und DEGEN (1994) wurden parallel zur Beschreibung des Züchtungsfortschrittes die Methoden zur Beschreibung der Veränderung der Variation des genetischen Hintergrundes verbessert. In der Anwendung auf das aktuelle Züchtungsprogramm konnte gezeigt werden, dass sich einerseits zwar im Versuchsverlauf der Fichtenstecklingsklonprüfung signifikante Veränderungen der genetischen Struktur durch natürliche Selektion ergeben, dass andererseits aber die Züchtungsauslese nicht zu einer signifikanten Veränderung der Struktur des genetischen Hintergrundes bei einer Beurteilung auf der Basis der Klone geführt hat. Hiermit sind für dieses Züchtungsprogramm entscheidende zu Beginn der Arbeit formulierte Forderungen an eine nachhaltige Züchtung erfüllt.

8.8 Ausblick

Aus einer Klonprüfung, wie sie Gegenstand dieser Arbeit ist, resultiert am Ende ein züchterisch verbessertes Klonegemisch. Die mit dem Klonegemisch etablierten Populationen sind primär auf die Produktion von Holz und nicht auf den Erhalt des Klonegemisches ausgerichtet. Damit der erzielte Züchtungsfortschritt allerdings länger als eine Produktionsgeneration gesichert ist, muss das Ausgangsmaterial der vegetativ vermehrten Klone erhalten bleiben. Nur so kann für die zukünftige Produktion exakt die gleiche Zusammensetzung von Genotypen erreicht werden. Allerdings werden durch solch einen statischen Ansatz die natürlicherweise auftretenden Rückkopplungsmechanismen der Anpassung an sich verändernde Umweltbedingungen nicht unterstützt.

Alternativ wäre daher eine Züchtungsstrategie denkbar, bei der die Produktionspo-

pulation und das Züchtungsmaterial nicht voneinander getrennt sind. Die Funktionen der „Regeneration des Züchtungsmaterials“ und der „Produktion“ müssten dann in derselben Population erzielt werden. Der Vorteil dieses alternativen Ansatzes bestünde zudem darin, dass kein gesonderter Aufwand für den Erhalt der Basisressource notwendig ist.

Züchtungsstrategien lassen sich damit grob in zwei Kategorien einordnen:

- Strategien, wo Züchtung und Produktion in der selben Population erfolgen, d.h. die Nutzung der Ressource impliziert Züchtung;
- Strategien, wo Züchtungspopulationen und Produktionspopulationen getrennt voneinander gehalten werden.

Die erste Kategorie der Strategien kann als *Züchtung durch Nutzung* bezeichnet werden, die zweite Kategorie als *Züchtung für Nutzung*. Solange mit dem vorgestellten Klonmaterial nur Produktionspopulationen für eine Generation etabliert werden, die sich nicht selbst verzüngen, handelt es sich hierbei um *Züchtung für Nutzung*.

Der Brückenschlag zwischen der Züchtung und der Basispopulation der Züchtung geschieht durch die *Existenz über Generationen* hinweg. Züchtung im Rahmen von dauerhaft existierenden Populationen ist notwendig für Züchtung durch Nutzung und möglich für Züchtung für Nutzung. Damit solch eine Züchtung umgesetzt werden kann, bedarf es der Anpassungskapazität an unkontrollierbare Umweltveränderungen. Durch diese Art der Züchtung kann gleichzeitig genetische Variation für die Reaktion auf sich verändernde Züchtungsziele erhalten werden. Wenn man Züchtung im Rahmen von dauerhaft existierenden Populationen sieht, kann die Züchtungspopulation gleichzeitig als genetische Ressource angesehen werden. Damit kommt man zu sich *selbst erhaltenden Züchtungssystemen* wie sie teilweise als Landrassen in der Landwirtschaft umgesetzt werden (siehe auch Abbildung 8.1).

Beim Vergleich dieser idealtypischen Anforderungen mit existierenden Züchtungsprogrammen und den zugrunde liegenden Theorien fällt auf, dass die meisten gegenwärtigen Züchtungsprogramme - so auch das in dieser Arbeit beschriebene Programm der Fichtenstecklinge - zur zweiten Kategorie von Züchtungsstrategien *Züchtung für Nutzung* gehören. Das Züchtungsziel besteht zudem vornehmlich in der Etablierung einer Produktionspopulation, wobei die Züchtungsaktivitäten oft nicht auf die Selbstregeneration der Produktionspopulation ausgerichtet sind. Damit geben diese Züchtungsstrategien weder Ansätze zur Verwirklichung von Züchtung nach der ersten Kategorie *Züchtung durch Nutzung*, noch bieten sie Möglichkeiten zur Verwirklichung von *sich selbst erhaltenden Züchtungssystemen*.

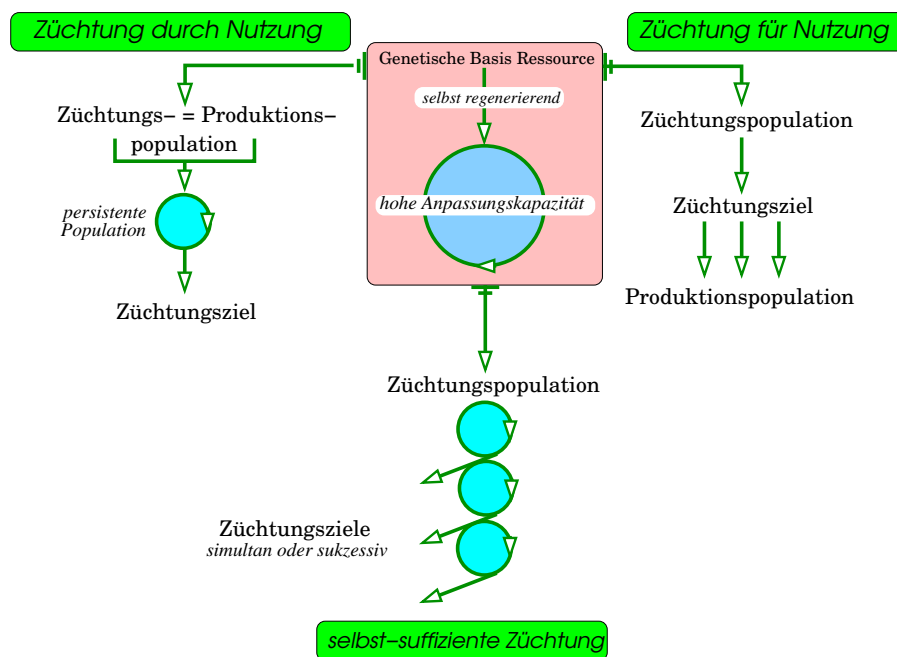


Abbildung 8.1: Komponenten der Züchtung: die *genetische Basisressource*, die sich aus sich selbst heraus regeneriert (Mitte); *Züchtung durch Nutzung*, wobei Züchtungspopulation gleich Produktionspopulation sich selbst regenerierend; *Züchtung für Nutzung*, mit einer Trennung von Züchtungspopulation und Produktionspopulation, letztere sich nicht aus sich selbst heraus verjüngend; *sich selbst erhaltende Züchtung*, die genügend genetische Variation erhält um Züchtungsanforderungen und sich verändernden Umwelтанforderungen gewachsen zu sein (aus GREGORIUS und KLEINSCHMIT, 2004).

Erste Ansätze zur Installation der letztgenannten Systeme finden sich in der Multiple Population Breeding Strategy von [NAMKOONG ET AL. \(1988\)](#), wobei das Ziel eine Erhöhung der Variation des genetischen Hintergrundes ist. Die Chance zur Verwirklichung der Strategie einer *Züchtung durch Nutzung* im Rahmen *sich selbst erhaltender Züchtungssysteme* liegt in der Abgrenzung von Herkunftsgebieten, welche als Lebensraum einer Population definiert sind ([KLEINSCHMIT ET AL., 2004](#)). Es bleibt zukünftigen Arbeiten vorbehalten, die in dieser Arbeit beschriebenen notwendigen Ansätze zur Beurteilung der Nachhaltigkeit der Züchtung in ein sich selbst erhaltendes Züchtungssystem durch Nutzung zu integrieren.

Kapitel 9

Zusammenfassung

Ziel der Züchtung ist eine Verbesserung der Zielmerkmale. Voraussetzung dafür ist genetisch bedingte phänotypische Variation. Zur Erreichung des Züchtungsziels ist eine Veränderung der genetisch bedingten Variation der Zielmerkmale notwendig. Spätestens seit dem Weltgipfel in Rio 1992 ist die Nachhaltigkeit im Umgang mit Ressourcen ein wesentliches gesellschaftliches Ziel. Auf Züchtungsprogramme angewendet erfordert dies eine nachhaltige Züchtung. Diese muss sicherstellen, dass sowohl mit den genetischen Ressourcen, aus welchen die Züchtung schöpft, als auch mit der Anpassungskapazität des Züchtungsmaterials nachhaltig umgegangen wird. Gleichzeitig sollen die zur Produktion notwendigen Ressourcen erhalten bleiben.

Zur Erhaltung der Anpassungsfähigkeit auf der Ebene der Zielmerkmale darf nicht auf monomorphe Merkmalsausprägungen hin gezüchtet werden. Alle übrigen Merkmale des biologischen Systems sollen in ihrer Variation möglichst wenig beeinträchtigt werden. Dies ist nur erreichbar, wenn Assoziationen zwischen den Zielmerkmalen der Züchtung und dem genetischen Hintergrund minimiert werden.

Die klassische Züchtung hat vielfältige Methoden, wie z.B. lineare Modelle, zur Beschreibung der phänotypischen Variation und zur Beurteilung des Züchtungsfortschrittes entwickelt. Die Auswertung von linearen Modellen auf der Basis von Mittelwerten der Phänotypen genetischer Kollektive beschreiben die phänotypische Variation und damit wichtige Anpassungskapazitäten nur unvollständig. Hierdurch sind die Methoden nur bedingt geeignet, die Fragestellungen einer nachhaltigen Züchtung zu beantworten. Assoziationen zwischen dem Zielmerkmal der Züchtung und dem genetischen Hintergrund finden im Rahmen klassischer Züchtungsprogramme wenig Berücksichtigung.

Der Phänotyp eines Organismus ist durch seinen Genotyp und die über seine Lebensspanne wirkende modifizierende Umwelt bestimmt. Die Menge der möglichen Phänotypausprägungen eines Genotyps in einer Menge von Umwelten beschreiben Respons-

funktionen. Züchtung erfordert daher den Vergleich von Responsfunktionen, um die genetische Kontrolle eines Merkmals umfassend und modellunabhängig beurteilen zu können. Eine solche Analyse erfordert geeignete Methoden zur Beschreibung des Unterschiedes zwischen Responsfunktionen. Damit Züchtung nachhaltig ist, müssen neben den bisher standardmäßig angewandten Methoden der Züchtung neue Methoden entwickelt und angewendet werden.

Die vorliegende Arbeit gliedert sich daher in zwei Teile: (1) Methodenkritik und -entwicklung, (2) Anwendung auf ein Züchtungsprogramm. Nach einem Überblick über den Stand der Forschung und der sich daraus ergebenden Präzisierung der Fragestellung werden im ersten Teil der Arbeit die Eigenschaften des Unterschiedsmaßes Δ zur Beschreibung quantitativer und qualitativer Merkmale untersucht. Die Eigenschaften von Δ werden in Beziehung gesetzt zu dem genetischen Abstand (d_0) und einem hiervon abgeleiteten Maß für den Unterschied von Verteilungen quantitativer Merkmale.

Δ beschreibt die Unterschiede zwischen Kollektiven nicht auf der Grundlage einzelner Lage- oder Dispersionsparameter sondern bezieht die gesamte Merkmalsvariation in die Beschreibung von Unterschieden ein. Δ gestattet, den Unterschied zwischen Merkmalsausprägungen auf beliebige Weise graduell zu berücksichtigen. Bei Berücksichtigung der Merkmalsunterschiede als reine ja/nein Entscheidungen ist $\Delta = d_0$. Hieraus ergibt sich unter anderem die Vergleichbarkeit quantitativer und qualitativer Merkmale. Δ beschreibt den Unterschied zwischen zwei Verteilungen quantitativer und qualitativer Merkmale gleichermaßen und modellunabhängig. Bei dem Vergleich von Kollektiven mit Δ werden sowohl Verteilungsunterschiede als auch Differenzen in den Merkmalsausprägungen berücksichtigt. Durch seine Eigenschaften ist Δ besonders geeignet zum Vergleich der Differenzierung von Kollektiven in Bezug auf phänotypische und genetische Merkmale. Dies wiederum erlaubt die Beschreibung von Anpassungskapazitäten. Daher eignet sich Δ besonders zur Beurteilung des Züchtungsfortschrittes im Rahmen einer nachhaltigen Züchtung. Eine Anwendung von Δ im Rahmen eines auf Simulationen beruhenden Hypothesentestes wird demonstriert.

Im zweiten, experimentellen Teil der Arbeit werden beispielhaft phänotypische und genetische Merkmale von Pflanzen einer Fichtenklonprüfung der Abteilung Waldgenressourcen der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt analysiert. Dazu wird das Wachstum von 152 Klonen und von einem Sämlingsstandard über 18 Jahre auf sechs Versuchsflächen untersucht. Die Klone werden zusätzlich an neun polymorphen Isoenzymgenorten charakterisiert.

An Hand der Daten der Fichtenklonprüfung werden die Reaktionsnormen einzelner Genotypen verglichen. Neben Fragen des Selektionserfolges in Bezug auf das Züchtungs-

merkmal erlaubt das Versuchsmaterial Abschätzungen der genetischen Veränderung, sowohl durch Viabilitätsselektion als auch durch züchterische Selektion. Die Veränderungen der Assoziation von phänotypischen Merkmalsausprägungen und genetischen Strukturen durch Viabilitätsselektion und durch züchterische Auslese werden quantifiziert und einander gegenübergestellt. Dies erlaubt eine Beurteilung der Nachhaltigkeit des beispielhaft beschriebenen Züchtungsprogramms.

Die Klone zeigen ein im Vergleich zu den Sämlingsstandards überlegenes Wachstumsverhalten. Die Versuchsumwelten zeigen einen signifikanten Einfluss auf das Wachstum der Klone. Dennoch besteht eine gesicherte Rangkorrelation zwischen den Merkmalsausprägungen der Klone in verschiedenen Umwelten. Dies erlaubt eindeutige Selektionsentscheidungen des Züchters. Durch eine Selektion innerhalb der Klone kann das mittlere Wachstum noch einmal gesteigert werden. Vorhandene Unterschiede zwischen Klonen in einem frühen Stadium verändern sich in späteren Stadien. Dadurch ist eine Frühselektion nur begrenzt effektiv. Veränderungen der genetischen Struktur im Laufe des Versuchs deuten auf Viabilitätsselektion im genetischen Hintergrund. Durch die Auslese der bestwüchsigen Klone ergibt sich eine Reduktion in der genetischen Variation an den neun untersuchten Isoenzymgenorten. Die Nullhypothese der Abwesenheit gerichteter Selektion im genetischen Hintergrund durch züchterische Auslese kann jedoch nicht abgelehnt werden. Für den Genort NADH-Dehydrogenase wird beispielhaft ein Zusammenhang zu den Merkmalen Überleben und Wachstum nachgewiesen. Damit werden mögliche Effekte der Selektion phänotypischer Merkmale auf die Variation des genetischen Hintergrundes demonstriert.

Die Anwendung der im ersten Teil der Arbeit hergeleiteten Methoden auf das aktuelle Züchtungsprogramm ermöglicht die Beurteilung im Kontext einer nachhaltigen Züchtung. Positiv ist, dass die Züchtungsauslese nur in geringem Maße zur Veränderung des untersuchten genetischen Hintergrundes geführt hat. Die Sicherung adaptiver Kapazitäten wird der im Rahmen des Züchtungsprogrammes notwendigen Veränderung der genetischen Struktur gegenübergestellt. Möglichkeiten eines Kompromisses für das untersuchte Züchtungsprogramm werden aufgezeigt. Schließlich wird die Einbindung der entwickelten Methoden einer nachhaltigen Züchtung in ein sich selbst erhaltendes System der Züchtung durch Nutzung diskutiert.

Insgesamt liefert diese Arbeit aus der Methodenkritik heraus entwickelte neue Methoden und Handlungsempfehlungen zur Umsetzung einer Strategie zur nachhaltigen Züchtung: (1.) Die umfassende Analyse der genetischen Kontrolle über die Analyse von Responsefunktionen; (2.) die Beschreibung der Variation quantitativer und qualitativer Merkmale gleichermaßen und modellunabhängig mit dem Unterschiedsmaß Δ und (3.) die

Analyse der Assoziation zwischen dem Zielmerkmal der Züchtung und dem genetischen Hintergrund. Die Umsetzung dieser Empfehlungen wird durch die Anwendung auf ein Züchtungsprogramm beispielhaft demonstriert.

Kapitel 10

abstract

The objective of breeding is to improve the traits in focus. Thus a prerequisite is genetically caused phenotypic variation. To reach a breeding objective a change of the genetically determined variation of the traits in focus is necessary. Not only since the earth summit in Rio in 1992 sustainability in management of resources is an important social objective. Taking this into account breeding has to be sustainable. Breeding has to make sure that the genetic resources where breeding is based upon as well as adaptive potential of the breeding material is treated in a sustainable manner. At the same time those resources which are necessary for production have to be maintained.

To maintain the adaptability at the level of the traits in focus one shall not breed for monomorphic trait expression. The variation of all other traits of the biological system have to be impaired as little as possible. This is feasible only if associations between the traits in focus of breeding and the genetic background are minimised.

Classical breeding has developed manifold methods, e. g. linear models, for the description of phenotypic variation and for the examination of breeding progress. The description of phenotypic variation and thus adaptive capacities by means of linear models based on mean phenotypic expressions' of genetic collectives is incomplete. Therefore these methods are partially useful to answer questions of sustainable breeding. Associations between the trait in focus of breeding and the genetic background are rarely considered in the frame of classical breeding programs.

The phenotype of an organism is determined by its genotype and the modifying environmental conditions acting during its life. The set of all possible phenotypic expressions of a genotype in a set of environments is described by response functions. Breeding has to compare response functions to be able to analyse the genetic control of trait expressions comprehensively and unconditionally to a specific model. Such an approach calls for suitable methods to describe differences between response functions.

For breeding to be sustainable new methods have to be developed and applied besides the regularly applied methods.

The thesis is divided into two parts: (1) discussion of methods and development of new methods, (2) application of the methods on a breeding program. A literature review is followed by a precision of the guiding question. In the first part of the thesis the characteristics of the measure of difference Δ for the description of quantitative and qualitative traits are analysed. The characteristics of Δ are compared with the genetic distance (d_0) an derived measure for differences of distributions of quantitative traits.

Δ describes the differences between collectives not on the basis of single position or dispersion parameters but it takes the complete variation of the trait into account. Δ allows to consider differences in trait expression gradually. Taking trait expression differences as pure yes/no decisions $\Delta = d_0$. This is the basis for comparisons of quantitative and qualitative traits. Δ describes the difference between two distributions of quantitative and qualitative traits equally and independently of any model. Comparing two collectives with Δ differences in distribution as well as differences in trait expression are considered. Showing these characteristics Δ is especially suited to compare the differentiation of collectives with respect to phenotypic and genetic traits. Thus the description of adaptive capacities is possible. Therefore Δ can be used well to analyse the breeding progress in the context of sustainable breeding. An application of Δ in the course of a test of hypotheses based on simulation studies is demonstrated.

In the second, experimental part of the thesis phenotypic and genetic traits of plants of a Norway spruce clonal test of the Department of Forest Genetic Resources of the Lower Saxony Forest Research Institute are analysed exemplarily. The growth of 152 clones and a seedling standard are analysed over 18 years on six test sites. The clones are characterised at nine polymorphic enzyme gene loci additionally.

Based on the data of the clonal test norms of reaction of genotypes are compared. The material is especially useful to analyse questions of success of selection with respect to the trait in focus of breeding and the genetic changes caused by viability selection as well as breeding selection. The changes of associations of phenotypic trait expression and genetic structures through viability selection and breeding are quantified and compared. Thus the sustainability of the breeding activity is investigated exemplarily.

The clones are superior in growth as compared to the seedling standard. The test sites have a significant influence on the growth of the plants. Nevertheless there a significant rank correlation between trait expressions of the clones on different test sites exists. This leads to unambiguous selection decisions of the breeder. Selecting the best growing clones selection gain can be increased even more. Differences between

clones in an early age change over time. Thus the effectiveness of early selection is limited. Changes of the genetic structure over time indicate viability selection at the level of the genetic background. Breeding selection results in reduction of the genetic variation at the nine enzyme gene loci. Nevertheless the null hypothesis of absence of genetic selection at the genetic background through breeding cannot be rejected. For the enzyme gene locus NADH-dehydrogenase a link between the traits survival and growth can be shown exemplarily thus demonstrating potential effects of phenotypic selection on the variation of the genetic background.

The application of methods developed in the first part of the thesis on the Norway spruce breeding program allows for an evaluation in the context of sustainable breeding. The little change of the genetic background can be taken as positive. The safeguarding of adaptive capacities is put into relation with the necessary changes of the genetic structure in the course of the breeding program. Possible compromises for the actual breeding program are mentioned. Finally the connection of the methods of sustainable breeding with a self sufficient system of breeding through utilisation is discussed.

Based upon a critical discussion of existing methods this thesis develops new methods and recommendations for management to operationalise a strategy of sustainable breeding: (1.) The analysis of the genetic control by analysis of response functions; (2.) the description of quantitative and qualitative traits equally and independently of a model with the difference measure Δ and (3.) the analysis of associations between the trait in focus of breeding and the genetic background. The application of these recommendations is demonstrated with respect to an existing breeding program.

Kapitel 11

Danksagung

Besonderer Dank gilt Herrn Gregorius für die Betreuung während der Arbeit und die vielen intensiven Diskussionen. Allen Kolleginnen und Kollegen aus dem Institut für Forstgenetik möchte ich danken für die wohlwollende Unterstützung und die schöne Zeit am Institut. Professor Namkoong bin ich dankbar für die Gelegenheit, ein Jahr in seiner Arbeitsgruppe an der University of British Columbia verbringen zu können. Ihm und Jean-Charles und Catherine Bastien gilt mein Dank für die Unterrichtung in den aktuellen Verfahren der quantitativen Genetik.

Ich möchte mich ganz herzlich bei der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt für die freundliche Überlassung der Daten aus der Fichtenklonprüfung bedanken. Die Arbeit wurde durch ein Doktoranden-Stipendium der Studienstiftung des Deutschen Volkes unterstützt. Dafür mein besonderer Dank. Darüberhinaus hat mir die Niedersächsische Landesforstverwaltung durch die „grüne Stelle“ am Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung dankenswerterweise u.a. ermöglicht, die Arbeit fertigzustellen.

Und schließlich gilt mein ganz besonderer Dank meiner Familie für die aufmunternde Unterstützung besonders in der Phase der Fertigstellung der Arbeit. Meinem Vater bin ich dankbar, dass er zusätzlich jederzeit als Ratgeber besonders zu Fragen der Forstpflanzenzüchtung zur Verfügung stand. Zuletzt möchte ich mich bei Daniela bedanken für ihre kritischen Anmerkungen und die liebevolle, positive Motivation.

Literaturverzeichnis

- ABOU-EL-FITTOUH, H. A., J. RAWLINGS und P. MILLER 1969: Classification of environments to control genotype by environment interactions with an application to cotton. *Crop Sci*, 9: 135–140 14
- AHUJA, M. und W. LIBBY 1993a: *Clonal forestry I, genetics and biotechnology*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 277 S. 20
- AHUJA, M. und W. LIBBY 1993b: *Clonal forestry II, conservation and application*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 240 S. 20
- BASTIEN, J. 2003: Importance of intensively managed plantations for wood supply. In MEIER-DINKEL, A. (Hg.), *Forest tree breeding in an ecologically oriented forest management system*, Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt, Band 134, JD Sauerländer's Verlag, Frankfurt, 109–119 1
- BECKER, H. 1993: *Pflanzenzüchtung*. Eugen Ulmer, Stuttgart, 327 S. 8
- BERGEL, D. 1973: Formzahluntersuchungen an Buche, Fichte, europäischer Lärche und japanischer Lärche zur Aufstellung neuer Massentafeln. *Allg. Forst- u. J. Ztg.*, 144 (5/6): 117–124 71, 147
- BERGMANN, F. und F. SCHOLZ 1989: Selection effects of air pollution in norway spruce (*picea abies*) populations. In SCHOLZ, F., H.-R. GREGORIUS und D. RUDIN (Hg.), *Genetic effects of air pollutants in forest tree populations*, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 143–160 121, 153
- BEST, D. und D. ROBERTS 1975: Algorithm AS 89: The upper tail probabilities of Spearman's ρ . *Applied Statistics*, 24(3): 377–379 108
- BISHIR, J. und J. ROBERTS 1999: On numbers of clones needed for managing risks in clonal forestry. *Forest Genetics*, 6(3): 149–155 18
- BORTZ, J., G. LIENERT und K. BOEHNKE 2000: *Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 2 Aufl., 939 S. 74, 199, 200
- BRUNNER, E. und U. MUNZEL 2002: *Nicht-parametrische Datenanalyse*. Springer, Berlin, Heidelberg, 312 S. 34, 59
- BUCHERT, G. 1994: Genetics of white pine and implications for management and conservation. *Forestry Chronicle*, 70(4): 427–434 20
- BYTH, D., R. EISEMANN und I. DELACEY 1976: Two-way pattern analysis of large data set to evaluate genotypic adaptation. *Heredity*, 37: 215–230 14

- CAVALLI-SFORZA, L. 1974: The role of plasticity in biological and cultural evolution. *Annals of the New York academy of Sciences*, 231: 43–59 16
- CHELIAK, W. und J. PITEL 1984: Techniques for starch gel electrophoresis of enzymes from forest tree species. *Information Report PI-X-42. Chalk River, Ontario: Petawa-wa National Forest Institute, Canadian Forest Service* 79
- CLAPHAM, D., I. EKBERG, I. DORMLING, G. ERIKSSON, M. QAMARUDDIN und D. VINCE-PRUE 1998: Dormancy: night timekeeping and day timekeeping for the photoperiodic control of budset in norway spruce. In LUMSDEN, P. und A. MILLAR (Hg.), *Biological rhythms and photoperiodism in plants*, BIOS Scientific, Oxford, Washington DC, 195–209 142
- CORSTEN, L. und J.-B. DENIS 1990: Structuring interaction in two way tables by clustering. *Biometrics*, 46: 207–215 14
- CRESSIE, N. 1991: *Statistics for spatial data*. Wiley series in probability and mathematical statistics, John Wiley and Sons, New York, 900 S. 77, 78
- DEGEN, B., R. PETIT und A. KREMER 2001: SGS - spatial genetic software: a computer program for analysis of spatial genetic and phenotypic structures of individuals and populations. *The Journal of Heredity*, 92:5: 447–449 78
- DENIS, J.-B. 1988: Two-way analysis using covariates. *Statistics*, 19: 123–132 14
- DENIS, J.-B. 1991: Ajustement de modèles linéaires et bilinéaires sous les contraintes linéaires avec données manquantes. *Rev.Statist.Appl.*, 39: 5–24 14
- DIGGLE, P. 2003: *Statistical analysis of spatial point patterns*. Arnold, London, 2 Aufl., 159 S. 76, 78
- DIPPEL, M. 1980: *Auswertung eines Kiefern-Pflanzverbandsversuchs im Forstamt Walsrode*. Diplomarbeit, Forstl. Fak., Inst. f. Waldbau, Lehrstuhl f. Waldbau d. gemäßigten Zonen, Univ. Göttingen, 104 S S. 145
- DIPPEL, M. 1982: Auswertung eines NELDER-Pflanzverbandsversuchs mit Kiefer im Forstamt Walsrode. *Allgemeine-Forst-und-Jagdzeitung*, 153: 8: 137–154 145
- DIXON, R., S. BROWN, R. HOUGHTON, A. SOLOMON, M. TREXLER und J. WISNIEWSKI 1994: Carbon pools and flux of global ecosystems. *Science*, 263: 185–190 1
- DOBZHANSKY, T. 1968: Adaptedness and fitness. In LEWONTIN, R. (Hg.), *Population Biology and Evolution*, Syracuse University Press, 109–121 82
- EPPERSON, B. 1992: Spatial structure of genetic variation within populations of forest trees. (review paper). *New Forests*, 6: 257–278 78
- ERIKSSON, G. und I. EKBERG 2001: *An introduction to forest genetics*. Genetic Center, Department of Forest Genetics, SLU Repro, Uppsala, Sweden, 166 S. 7, 14, 22, 142
- FAO 2002: Global Forest Resources Assessment 2000. Main report 1
- FINLAY, K. und G. WILKINSON 1963: The analysis of adaptation in plant breeding. *Aust.J.Agric.Res.*, 14: 742–754 14
- FRAMPTON, L. und G. FOSTER 1993: Field testing vegetative propagules. In AHUJA, M. und W. LIBBY (Hg.), *Clonal Forestry I, Genetics and Biotechnology*, Springer-

- Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 110–134 19
- VON GADOW, K., G. HUI und M. ALBERT 1998: Das Winkelmaß- ein Strukturparameter zur Beschreibung der Individualverteilung in Waldbeständen. *Centralblatt für das gesamte Forstwesen*, 115: 1–10 139
- GALLO, L., H.-R. GREGORIUS und H. HATTEMER 1995: Genetic effects on phenotypic traits in *Populus* inferable from an explorative analysis of response functions (ARF) in a factorial mating design. *Silvae Genetica*, 44(5-6): 290–298 12
- GAUCH, H. 1992: *Statistical analysis of regional yield trials AMMI analysis of factorial designs*. Elsevier, Amsterdam, 278 S. 14
- GEBUREK, T. und G. VON WÜHLISCH 1989: Linkage analysis of isozyme gene loci in *Picea abies* (L.) Karst. *Heredity*, 62: 185–191 80
- GILLET, E. 1994: Genetic Structures from Electrophoresis Data (gsed)
URL <http://www.uni-forst.gwdg.de/forst/fg/software.htm> 85
- GILLET, E. (Hg.) 2000: *Which marker for which purpose? Final Compendium of the Research Project "Development, optimisation and validation of molecular tools for assessment of biodiversity in forest trees" in the European Union DGXII Biotechnology FW IV Research Programme "Molecular Tools for Biodiversity"*, Bd. 198 von *Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft*. Kommissionsverlag Max Wiedebusch, Hamburg, 164+ iv S.
URL <http://webdoc.sub.gwdg.de/eB00K/y/1999/whichmarker/index.htm> 20
- GREGORIUS, H.-R. 1974a: Genetischer Abstand zwischen Populationen. I. Zur Konzeption der genetischen Abstandsmessung. *Silvae Genet.*, 23: 22–27 27, 29, 30, 32, 83, 84, 141
- GREGORIUS, H.-R. 1974b: On the concept of genetic distance between populations based on gene frequencies. In *Proceedings, joint IUFRO meeting, S. 02.04.1-3 Stockholm, Session 1, 17-22* 32
- GREGORIUS, H.-R. 1977: The genotype x environment-to-phenotype relationship. *Theor. Appl. Gen.*, 49: 165–176 15
- GREGORIUS, H.-R. 1983: Klonzahl in Samenplantagen und genetische Vielfalt. In *Forum Genetik-Wald-Forstwirtschaft*, Verh. 2, Arbeitstagung 1982, 58–62 18
- GREGORIUS, H.-R. 1989: The attribution of phenotypic variation to genetic or environmental variation. In SCHOLZ, F., H.-R. GREGORIUS und D. RUDIN (Hg.), *Genetic effects of air pollutants in forest tree populations*, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, etc., 3–16 20
- GREGORIUS, H.-R. 1993: Systemeigenschaften der Anpassung. *Göttingen Research Notes in Forest Genetics*, 16: 1–25 15
- GREGORIUS, H.-R. 1994: Measurement of genetic diversity with special reference to the adaptive potential of populations. In BOYLE, T. und B. BOONTAWEE (Hg.), *Measuring and monitoring biodiversity in tropical and temperate forests*, Proceedings of a IUFRO symposium held at Chiang Mai, Thailand, August 27- Sept. 2, 145–175

16

- GREGORIUS, H.-R. 2001: Sustainable treatment of resources: The genetic basis. In MÜLLER-STARCK, G. und R. SCHUBERT (Hg.), *Genetic response of forest systems to changing environmental conditions*, Bd. 70 von *For.Sci.*, Kluwer, Dordrecht, Boston, London, 203–222 21, 25
- GREGORIUS, H.-R. und B. DEGEN 1994: Estimating the extent of natural selection in seedlings from different *Fagus sylvatica* L. populations: application of new measures. *Journal of Heredity*, 85: 183–190 20, 83, 84, 129, 141, 154
- GREGORIUS, H.-R., E. GILLET und M. ZIEHE 2003: Measuring differences of trait distributions between populations. *Biometrical Journal*, 45(8): 959–973 30, 31, 34, 60, 62, 75
- GREGORIUS, H.-R. und J. KLEINSCHMIT 1999: The environmental dichotomy of adaptation and the role of genetic diversity. *Silvae Genet.*, 48: 193–199 15, 16, 182
- GREGORIUS, H.-R. und J. KLEINSCHMIT 2001: Norms of reaction and adaptational value considered in a tree breeding context. *Can. J. For. Res.*, 31: 607–616 12, 15, 16
- GREGORIUS, H.-R. und J. KLEINSCHMIT 2004: Sustainable breeding, Vortrag beim Symposium “Forest genetics and its contributions to sustainability in forestry and to consumer protection”, February 18-19.2004 in Hamburg 156
- GREGORIUS, H.-R. und G. NAMKOONG 1986: Joint analysis of genotypic and environmental functions. *Theor. Appl. Gen.*, 72: 413–422 9, 15
- GREGORIUS, H.-R. und G. NAMKOONG 1987: Resolving the dilemmas of interaction, separability, and additivity. *Mathematical Biosciences*, 85: 51–69 9, 11, 13, 15, 150
- GREGORIUS, H.-R. und H. VON WERDER 2002: On a genetic assessment of the adaptedness of forest reproductive material. *Theor. Appl. Genet.*, 104: 429–435 20
- GREGORIUS, H.-R. und M. ZIEHE 1995: Detecting independence in viability selection on two traits. *Heredity*: 70–79 21
- HANHARD-ROSCHE, R. und J. KLEINSCHMIT 1990: Austriebsverhalten von Fichtenklonen (*Picea abies* [L.] Karst.) in unterschiedlichen geographischen Gebieten. *Allgemeine Forst und Jagd Zeitung*, 162.Jg., 2: 25 – 28 142
- HANNERZ, M. 1994: Predicting the risk of frost occurrence after budburst of Norway spruce in Sweden. *Silva Fenn.*, 28: 243–249 142
- HARTL, D. und A. CLARK 1989: *Principles of population genetics*. Sinauer Assoc., Sunderland, Mass., 2 Aufl., 682 S. 82
- HARTMANN, H., D. KESTER, F. J. DAVIES und R. GENEVE 2002: *Plant propagation: principles and practices*. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ, 7 Aufl., 880 S. 20
- HATTEMER, H., H.-R. GREGORIUS und M. ZIEHE 1982: Klonanzahl forstlicher Samenplantagen und genetische Vielfalt. *Allg. Forst u. J.-Ztg.*, 153. Jg., 9/10: 183–191 18
- HILL, J., H. BECKER und P. TIGERSTEDT 1998: *Quantitative and ecological aspects of plant breeding*. Plant breeding series 4, Chapman and Hall, London, 275 S. 9, 12

- HOSIUS, B. 1993: Wird die genetische Struktur eines Fichtenbestandes von Durchforstungseingriffen beeinflusst. *Forst und Holz*, 48: 306–308 20
- HÜHN, M. 1979: Beiträge zur Erfassung der phänotypischen Stabilität I. Vorschlag einiger auf Ranginformationen beruhender Stabilitätsparameter. *EDV in Medizin und Biologie*, 10(4): 112–117 14
- HÜHN, M. 1987: Phenotypic stability of mixtures - relations between the stability parameters of a mixture and its components. *Biometrical Journal*, 29: 703–719 18
- HÜHN, M. 1996: Nonparametric analysis of genotype x environment interactions by ranks. In KANG, M. und H. GAUCH (Hg.), *Genotype-by-environment interaction*, CRC press, Boca Ration, New York, London, 235–271 74
- HÜHN, M. 1999: Theoretical results on the effects of nonregular spatial patterns of plants on yield per area. *J. Agronomy and Crop Science*, 182: 1–7 140
- HÜHN, M. 2000: Non-regular spatial patterns of plants and their effect on several agronomic traits per area. *European Journal of Agronomy*, 12:1: 1–12 140
- HÜHN, M. und J. KLEINSCHMIT 1993: Time trends in age-age covariances and correlations – examples from Norway spruce clones. *Silvae Genet.*, 42(4-5): 175–179 148
- IHAKA, R. und R. GENTLEMAN 1996: R: A language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 5(3): 299–314 85
- ISIK, K., J. KLEINSCHMIT und J. SVOLBA 1995: Survival, growth trends and genetic gains in 17-year old picea abies clones at seven test sites. *Silvae Genetica*, 44: 116–126 149
- KANG, M. und H. GAUCH (Hg.) 1996: *Genotype-by-Environment Interaction*. CRC press, Boca Raton, New York, London, Tokyo, 416 S. 9, 14
- KARLSSON, B. 2000: *Clone testing and genotype x environment interaction in Picea abies*, Bd. Silvestria 162 von *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae*. Swedish University of Agricultural Sciences 19, 20
- KARLSSON, B. und P. STÅHL 2003: Swedish view of tree improvement in an ecologically oriented forest management system. In MEIER-DINKEL, A. (Hg.), *Forest tree breeding in an ecologically oriented forst management system*, Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt, Band 134, JD Sauerländer's Verlag, Frankfurt, 26–32 19
- KENDALL, M. 1948, 1962, 1970: *Rank correlation methods*. Griffin, London 74
- KENDALL, M. und J. DICKINSON GIBBONS 1990: *Rank correlation methods*. Edward Arnold, London, Melbourne, Auckland, 5 Aufl., 260 S. 74, 110, 199
- KLEINSCHMIT, J. 1974: Considerations regarding breeding programs with Norway spruce (*Picea abies* Karst.). In *Proceedings of the IUFRO joint meeting of working parties on population and ecological genetics, breeding theory and progeny testing. Sessions I and II. 1974*, Departement of Forest Genetics, Royal College of Forestry, S-10405 Stockholm, Sweden, 41–58 65, 149
- KLEINSCHMIT, J. 1983: Concepts and experiences in clonal plantations of conifers. In

- ZSUFFA, RAUTER und YEATMAN (Hg.), *Proceedings Canadian Tree Improvement Association*, Toronto, Ontario, 26–56 65
- KLEINSCHMIT, J. 1987: Genetic variation in temperate forest trees. In ABBOTT, A. und R. ATKIN (Hg.), *Improving vegetatively propagated crops*, Applied botany and crop science, Academic press, London, San Diego, New York, 245–261 142
- KLEINSCHMIT, J., D. KOWNATZKI und H.-R. GREGORIUS 2004: Adaptational characteristics of autochthonous populations - consequences for provenance delineation, in press 20, 22, 152, 157
- KLEINSCHMIT, J., W. MÜLLER, J. SCHMIDT und J. RACZ 1973: Entwicklung der Stecklingsvermehrung von Fichte (*Picea abies* Karst.) zur Praxisreife. *Silvae Genetica*, 22(1-2): 4–15 20, 64
- KLEINSCHMIT, J. und J. SCHMIDT 1977: Experiences with picea abies cuttings propagation in germany and problems connected with large scale application. *Silvae Genetica*, 26(5-6): 197–203 64
- KNIGHT, R. 1970: The measurement and interpretation of genotype-environment interactions. *Euphytica*, 19: 225–235 8
- KNIGHT, R. 1973: The relation between hybrid vigour and genotype-environment interactions. *Theor. Appl. Gen.*, 43: 311–318 8
- KONNERT, M. und W. RUETZ 2003: Influence of nursery practices on the genetic structure of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedling populations. *Forest Ecology and Management*, 184: 193–200 20
- KONNERT, M. und H. SPIEKER 1996: Beeinflussen Nutzungen einzelner Bäume die genetische Struktur von Beständen? *AFZ/DerWald*, 23: 1284–1291 20
- KRÜSSMANN, G. 1997: *Die Baumschule: ein praktisches Handbuch für Anzucht, Vermehrung, Kultur und Absatz der Baumschulpflanzen*. Parey, Berlin, 6 Aufl., 982 S. 20
- LAMBETH, C. 1980: Juvenile-mature correlations in Pinaceae and implications for early selection. *Forest Science*, 26(4): 571–580 20
- LEWONTIN, R. 1974: The analysis of variance and the analysis of causes. *Am. J. Hum. Genet.*, 26: 400–411 8
- LIN, C. und G. BUTLER 1990: Cluster analysis for analyzing two-way classification data. *Agron.J.*, 82: 344–348 14
- MACCARTHAIGH, D. und W. SPETHMANN 2000: *Krüssmanns Gehölzvermehrung*. Parey, Berlin, 443 S. 20
- MANLY, B. 1997: *Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology*. Texts in statistical science, Chapman and Hall, London, Weinheim, New York, second Aufl., 399 S. 81
- MORAN, N. 1992: The evolutionary maintenance of alternative phenotypes. *American Naturalist*, 139: 971–989 16
- MORAN, P. 1950: Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika*, 37: 17–23

78

- MÜLLER-STARCK, G. 1989: Genetic implications of environmental stress in adult forest stands of *Fagus sylvatica* L. In SCHOLZ, F., H. GREGORIUS und D. RUDIN (Hg.), *Genetic effects of air pollutants in forest tree populations*, Springer, Berlin, Heidelberg, 127–142 20
- NAMKOONG, G. 1981: *Introduction to quantitative genetics in forestry*. Castle House Publications, London, 342 S. 8, 22
- NAMKOONG, G. und P. ADES 1995: Studies on norms of reaction. *Vortrag im Rahmen des IUFRO Congresses "Caring for the Forest: Research in a Changing World" in Tampere / Finland, 6-12 August 1995* 14, 15
- NAMKOONG, G., R. BARNES und J. BURLEY 1980: A philosophy of breeding strategy for tropical forest trees. *Tropical Forestry Papers*, 16 19
- NAMKOONG, G., H. KANG und J. BROUARD (Hg.) 1988: *Tree breeding: principles and strategies*. Springer, New York, Berlin, Heidelberg, 180 S. 157
- NANSON, A. 1968: *La valeur des tests précoces dans la sélection des arbres forestiers en particulier au point de vue de la croissance*. Faculté des Sciences agronomiques, Dissertation, Gembloux, 242 S. 20
- NANSON, A. 1974: Tests précoces de provenances d'Épicéa commun. Travaux. série e ; no 6 : Werken. reeks e ; nr 6, Ministère de l'Agriculture, Administration des Eaux et Forêts, Station de Recherches des Eaux et Forêts, Groenendaal-Hoeilaart, Belgique 20
- NISSILÄ, E. 1996: *Relationships between phenotype and genotype-environment interactions and their influence on yield in highly adapted barley germplasm*. Doktorarbeit, University of Helsinki 12
- PERKINS, J. und J. JINKS 1968: Environmental and genotype-environmental components of variability in multiple lines and crosses. *Heredity*, 23: 339–356 14
- POULSEN, H., V. SIMONSEN und H. WELLENDORF 1983: The inheritance of 6 isoenzymes in Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.). *Forest Tree Improvement*, 16: 12–32 80
- RIEGER, R., A. MICHAELIS und M. GREEN (Hg.) 1991: *Glossary of genetics*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 26
- ROBERDS, J., J. HYUN, G. NAMKOONG und G. RINK 1990: Height response functions for white ash provenances grown at different latitudes. *Silvae Genetica*, 39(3-4): 121–129 12, 149
- ROHMEDER, E. und H. SCHÖNBACH 1959: *Genetik und Züchtung der Waldbäume*. Parey, Hamburg, Berlin, 338 S. 7, 21
- RÖRIG, E. und H. GUSSONE (Hg.) 1990: *Waldbau auf ökologischer Grundlage. Baumartenwahl, Bestandesbegründung und Bestandespflege*, Bd. 2. Paul Parey, Hamburg, Berlin, 6 Aufl., 314 S. 145
- SACHS, L. (Hg.) 1992: *Angewandte Statistik*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 7

- Aufl., 846 S. 30, 77, 100
- SAUER-STEGMANN, A., J. KLEINSCHMIT und J. LUNDERSTÄDT 1978: Methoden zur Charakterisierung von Fichtenklonen (*Picea abies* Karst.). *Silvae Genetica*, 3-4: 109–117 142
- SKRØPPA, T. 1984: A critical evaluation of methods available to estimate the genotype x environment interaction. *Studia-Forestalia-Suecica*, 166: 3–14 9, 14
- SOKAL, R. und F. ROHLF 1995: *Biometry*. Freeman and company, New York, Oxford, 3 Aufl., 887 S. 75, 115
- SPELLMANN, H. und J. NAGEL 1992: 2. Auswertung des Nelder-Pflanzverbandsversuches mit Kiefer im Forstamt Walsrode. *Allgemeine-Forst-und-Jagdzeitung*, 163: 11-12: 221–229 145
- ST. CLAIR, J. und J. KLEINSCHMIT 1986: Genotype-environment interaction and stability in ten-year height growth of Norway spruce (*Picea abies* Karst.). *Silvae Genet.*, 35(5-6): 177–186 149
- STERN, J. 1970: The meaning of “adaptation” and its relation to the phenomenon of natural selection. *Evolutionary Biology*, 4: 39–66 82
- STERN, K. 1972: Breeding population and productive population in forest tree breeding. *proceedings IUFRO Genetics - SABRAO Joint Symp.*, Tokyo: A-2(I), 1–9 18, 22
- STRUCK, G. 1999: *Effekte von Pflanzverband, Kulturdüngung und Schlagräumung am Beispiel junger Traubeneichenbestände*. Hainholz Forstwissenschaften, Band 8, Hainholz Verlag, Göttingen, Braunschweig, 196 S. 146
- SUZUKI, D., A. GRIFFITH und L. R.C. 1981: *An introduction to genetic analysis*. Freeman, San Francisco, 911 S. 8
- VAN EEUWIJK, F. 1992: Interpreting genotype-by-environment interaction using redundancy analysis. *Theor. Appl. Gen.*, 85: 89–100 15
- VAN EEUWIJK, F. 1995: Linear and bilinear models for the analysis of multi-environment trials: I. an inventory of models. *Euphytica*, 84: 1–7 15
- VAN EEUWIJK, F. 1996: *Between and beyond additivity and non-additivity; the statistical modelling of genotype by environment interaction in plant breeding*. Doktorarbeit, Landbouwniversiteit te Wageningen 15
- VERGA, A. 1995: Genetische untersuchungen an *Prosopis chilensis* und *p. flexuosa* (mimosaceae) im trockenen chaco argentinien. *Göttingen Res. Notes in Forest Genetics*, 19: 96+VIII 27, 29, 30, 33, 138
- VIA, S., R. GOMULKIEWICZ, G. DE JONG, S. SCHEINER, C. SCHLICHTING und P. VAN TIENDEREN 1995: Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in ecology and evolution*, 10: 212–217 16
- WEBER, E. 1986: *Grundriss der biologischen Statistik*. Gustav Fischer, 9 Aufl., 652 S. 75
- WELLENDORF, H. 1979: How can the present knowledge of breeding be used for optimization of spruce breeding programs? *proceedings IUFRO Norway spruce meeting*,

- S 2.03.11 - S 2.02.11, Bucharest: 256–279* 18
- WOLTERECK, R. 1909: Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 19: 110 8
- WOOD, J. 1976: The use of environmental variables in the interpretation of genotype-environment interaction. *Heredity*, 37: 1–7 14
- WRICKE, G. 1965: Die erfassung der wechselwirkung zwischen genotyp und umwelt bei quantitativen eigenschaften. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung*, 53: 266–343 15
- YATES, F. und W. COCHRAN 1938: The analysis of groups of experiments. *Journal of Agricultural Science Cambr*, 8: 556–580 14
- ZIEHE, M. 1998: *Genomische Assoziationen durch Selbst- und Fremdbefruchtung und ihre Bedeutung für die Interpretation genetischer Strukturen am Beispiel der Buche (Fagus sylvatica L.)*. Habilitationsschrift, Universität Göttingen 21

Anhang A

Glossar

A

adaptive Umweltbedingung diejenige Umweltbedingung, welche über die adaptive Bewertung des Phänotyps - Stresszustand, Überleben und Reproduktion - entscheidet
Angepasstheit Zustand geringer Stressbelastung, der die dauerhafte Aufrechterhaltung aller Lebensfunktionen ermöglicht und damit auf der Ebene der Population die Persistenz derselben.

Anpassungsfähigkeit Fähigkeit biologischer Systeme sich an wechselnde adaptive Anforderungen so anzupassen, dass immer wieder Angepasstheit erreicht wird. A. findet sich auf der physischen und der genetischen Ebene. Individuen können nur physiologische A. zeigen, während Populationen auf genetischer Variation beruhende A. aufweisen können.

Anpassungskapazität Variation, die zur Anpassung an sich ergebende Umweltveränderungen notwendig ist; bei Individuen als physiologische Variabilität bei Populationen als physiologische und genetische Variabilität

B

Basispopulation genetische Ressource, welche dauerhaft die genetische Information für Zuchtaktivitäten unter variablen Umweltbedingungen bereitstellt

C

D

diskrete Merkmalsausprägungen endliche oder abzählbare Menge von Ausprägungen

Dispersionsparameter Parameter einer Verteilung, welche bestimmte Aspekte der Form der Verteilung beschreiben (z.B. Standardabweichung, Spannweite)

Diversität [lateinisch] Vielfalt Mannigfaltigkeit in ökologischen Systemen; aufgeteilt in 1. genetische Diversität, 2. Artendiversität und 3. Diversität an Ökosystemen oder

Landschaftsräumen. Die genetische Diversität misst die „Differenzierungs effektive Anzahl“ von Typen und ist damit kleiner oder gleich der tatsächlichen Anzahl an Typen und nur genau dann gleich groß, wenn eine uniforme Verteilung der Typen vorliegt.

E

Evolutionäre Flexibilität genetische Anpassungsfähigkeit einer Population an eine große Spanne von Umweltbedingungen

F

Flexibilität siehe *phänogenetische Flexibilität*

Fertilitätsselektion Der relative Vorteil in der Produktion von Nachkommen verschiedener Genotypen

Fitness Anzahl effektiver Gameten eines Genotyps; Komponenten der Fitness sind Viabilität, Fertilität, Fekundität und Paarungserfolg

Frühselektion Selektion in einem frühen ontogenetischen Stadium mit dem Ziel eine Selektionswirkung in einem späteren ontogenetischen Stadium zu erzielen

G

generative Vermehrung auch sexuelle Vermehrung: Reproduktion durch Fusion von Gameten, welche nach einer meiotischen Zellteilung entstanden sind

genetischer Hintergrund all jene Genorte, welche ein bestimmtes Merkmal (phänotypisch oder genetisch) nicht direkt kontrollieren

Genmarker ein Phänotyp, dessen Ausprägung umweltunabhängig ist und daher bei entsprechendem Genwirkungsmodus direkt den Rückschluss auf die zugrundeliegenden Allele erlaubt

Genet Gesamtheit biologisch identischer Einheiten, welche durch mitotische Zellteilungen aus einer Zygote hervorgegangen sind

genetische Last genetische Information, die, wenn sie aus einer Population entfernt würde, die aktuelle Fitness der Population erhöhen würde

genetischer Hintergrund alle genetische Information, welche nicht direkt das Zielmerkmal codiert, die aber zu einem mehr oder weniger großen Grad mit dem Zielmerkmal assoziiert sein kann

genetisches Merkmal Merkmal, das nur dann variiert, wenn auch der Genotyp variiert

Genotyp×Umwelt-Interaktion (G×E) Abwesenheit der Separabilität der Genotyp- und der Umwelteffekte. Mit dem Vorliegen von G×E sind die Effekte nicht unabhängig voneinander definierbar; G×E i.S.v. (additiv) linearen Modellen wird in der Literatur benutzt, wenn die Beobachtungen signifikant von dem Modell mit Genotyp- und Umwelt-Haupteffekten abweichen.

Genwirkungsmodus Art des Zusammenwirkens der Gene in einem Organismus in der Ausbildung des Phänotyps

H

Heritabilität Erbllichkeit eines Merkmals; Anteil der phänotypischen Variation, welcher sich auf Unterschiede in der genetischen Konstitution zurückführen läßt, an der gesamten phänotypischen Variation

Herkunftgebiet Idealerweise das Siedlungsgebiet einer Population, d.h. der Bereich innerhalb dessen ein stärkerer reproduktiver Zusammenhang besteht als zu benachbarten Gebieten; also der Bereich, innerhalb dessen Anpassungen an Umweltbedingungen stattfinden können. Nach dem Forst-Vermehrungsgut-Gesetz ein Gebiet, mit einheitlichen genetischen oder ökologischen Bedingungen, innerhalb dessen das Anbaurisiko beim Verbringen von Pflanzenmaterial minimiert wird.

I

Interaktion siehe *Genotyp × Umwelt-Interaktion*

Intervallskala ermöglicht die Zuordnung von Individuen zu diskreten, gleichlangen Intervallen der reellen Geraden

J

K

Kardinalskalenmessung Oberbegriff für Verhältnis- und Intervallskalenmessungen

kategorielles Merkmal diskretes Merkmal, für dessen Ausprägungen keine Ordnung erklärt ist (z.B. Farbe); siehe auch *Nominalskala*

Klon durch mitotische Zellteilungen entstandene genetisch identische biologische Einheiten

L

Lageparameter Parameter, welche beschreiben, wo die Merkmalsausprägungen in der Menge der möglichen Merkmalsausprägungen liegen

Last siehe *genetische Last*

M

Merkmalsausprägung unterschiedliche Varianten, Ausformungen eines Unterscheidungskriteriums

Metrik Maßsystem

metrisch einer Metrik gehorchend

modifizierende Umwelt das sind alle biotischen und abiotischen Faktoren, welche die Merkmalsausbildung beeinflussen, aber nicht den Genotyp selbst darstellen

N

nachhaltige Züchtung Züchtung, welche (a) die Basisressource nicht beeinträchtigt, (b) wo sich das Züchtungsmaterial selbst regeneriert und hohe Anpassungsfähigkeit zeigt und (c) die Züchtung und anschließende Produktion keine negativen Effekte auf andere Ressourcen hat.

Nachhaltigkeit Der Umgang mit einer Ressource ist dann nachhaltig, wenn keine Ressource - d.h. sowohl die direkt betroffene als auch alle anderen - nicht in ihrer Verfügbarkeit irreversibel beeinträchtigt werden.

nicht parametrisch siehe *parametrisch*

Nominalskala ermöglicht Zuordnung von Individuen zu qualitativ-attributiven, meist durch „Nomina“ bezeichneten Merkmalsklassen (Kategorien), d.h. nicht objektiv zu ordnende Merkmale

O

Ordinalskala ermöglicht Zuordnung von Individuen zu diskreten geordneten Ausprägungen eines Merkmals; d.h. eine Reihung zulassend

Ortet ein generativ entstandenes Individuum, welches als Ausgangsmaterial für die Erzeugung vegetativer Abkömmlinge dient

P

parametrische Modelle Modelle, welche Annahmen über Verteilungsformen und deren Parameter machen (z.B. Annahme der Normalverteilung)

phänogenetische Plastizität¹ phänotypische Variabilität der Träger eines Genotyps als Reaktion auf unterschiedliche (modifizierende) Umweltbedingungen

phänogenetische Flexibilität¹ Anpassungsfähigkeit eines Genotyps an vielfältige adaptive Umweltbedingungen

Phänotyp das Erscheinungsbild eines Organismus, welches durch seine Erbanlagen und die Umwelteinflüsse, denen der Organismus ausgesetzt ist, beeinflusst wird

phänotypische Plastizität¹ Überbegriff für physiologische und phänogenetische Plastizität

Physiologische Flexibilität Anpassungsfähigkeit eines Individuums an zeitlich heterogene (adaptive) Umweltbedingungen

Physiologische Plastizität phänotypische Variabilität eines Individuums als Reaktion auf unterschiedliche (modifizierende) Umweltbedingungen

Plastizität siehe *phänogenetische Plastizität* und *phänotypische Plastizität*

Pleiotropie Umstand, dass ein Gen unterschiedliche Phänotypen beeinflusst. Die Ursache davon wird in der Interaktion biochemischer Prozessen gesehen.

¹(siehe auch GREGORIUS und KLEINSCHMIT, 1999, S. 196)

primär im Rahmen der Stecklingsvermehrung, die Gruppe von Ramets, welche direkt von einem Ortet abstammt

Produktionspopulation genetische Ressource, welche als Ergebniss der züchterischen Arbeit das Zielmerkmal ausprägen soll

Q

qualitativ siehe *Nominalskala*

quantiativ siehe *Kardinalskala* und *metrisch*

R

Rang Die Position/ der Platz eines Elementes innerhalb einer Menge, welche das Element auf Grund seiner Merkmalsausprägung einnimmt

Rangdifferenzierung zunehmende Differenzierung zwischen den Merkmalsausprägungen im Verlauf der Jahre bei gleichzeitig mehr oder weniger stabiler Rangierung der Merkmalsträger

Ramet ein Individuum, welches zu einem bestimmten Klon gehört; mehrere Ramets gehören zu einem Klon

Reaktionsnorm eines Genotyps ist die Menge der möglichen Phänotypen, welche ein Genotyp in einer Menge von Umwelten hervorbringt.

Responsfunktion Ursache-Wirkungs-Zusammenhang zwischen einer Menge von Genotypen und Umwelten in der Hervorbringung einer Menge von Phänotypen; siehe auch *Reaktionsnorm*

S

sekundär diejenigen Ramets aus Stecklingsvermehrung, welche durch Stecklingsvermehrung aus primären Stecklingen gewonnen werden

Selektion sei F eine Komponente der Fitness und T ein beliebiges anderes Merkmal, dann wird T als F -selektiert bezeichnet, wenn F mit T assoziiert ist; von Selektion kann daher nur gesprochen werden, wenn sowohl T als auch F variieren; Selektion wird als genetische Selektion bezeichnet, wenn T mit einem genetischen Merkmal assoziiert ist; siehe auch *Viabilitätsselektion*

Separabilität von Genotyp- und Umwelteffekten ist gegeben, wenn diese voneinander unabhängig definiert werden können; Separabilität ist ein zweiseitiges Phänomen. *Separabilität der Umwelt- von den Genotypeffekten*: wenn die Responsfunktionen für zwei beliebige Umwelten entweder konsistent identisch oder konsistent verschieden sind und umgekehrt *Separabilität der Genotyp- von den Umwelteffekten*: wenn die Responsfunktionen zweier beliebiger Genotypen entweder konsistent identisch oder konsistent verschieden sind. Interaktion liegt dann vor wenn mindestens eine der Formen der Separabilität der Effekte nicht gilt.

Steckling eine aus vegetativ Vermehrung durch Abrennung eines Triebes von einer Ausgangspflanze mit anschließender Bewurzelung entstandene Pflanze

Systemidentität Funktion und Struktur eines Systems kennzeichnende Eigenschaften

T

tertiär diejenigen Ramets aus Stecklingsvermehrung, welche durch Stecklingsvermehrung aus sekundären Stecklingen gewonnen wird Merkmale

U

V

vegetative Vermehrung auch ungeschlechtliche oder asexuelle Vermehrung: Reproduktion von Individuen über mitotische Zellteilungen i.Ggs. zur generativen Vermehrung

Verhältnisskala siehe *Intervallskala* mit der zusätzliche Eigenschaft eines „wahren“ Nullpunktes

Versuchsumwelt die Umwelt in denen das Verhalten (z.B. Wachstum) der Beobachtungseinheiten (hier Ramets verschiedener Klone) beobachtet wird; um Fragen der Genotyp \times Umwelt-Interaktion zu behandeln, muß man mindestens zwei Klone in zwei Versuchsumwelten beobachten.

Viabilität Überlebensfähigkeit verschiedener Genotypen

Viabilitätsselektion unterschiedliche Überlebensfähigkeit verschiedener Genotypen

W

X

Y

Z

Züchtungspopulation genetische Ressource, welche züchterisch bearbeitet wird und zur nächsten Generation beiträgt

zugelassenes Vermehrungsgut Vermehrungsgut, welches nach dem Forst-Vermehrungsgut in den Verkehr gebracht werden darf

Zygote befruchtete Eizelle

Anhang B

Algorithmus zur Näherung des „wahren“ Wertes von Δ für zwei Normalverteilungen

Wähle:

maximale Anzahl von Wiederholungen (maxiter)

Intervall

Genauigkeit

Anzahl der letzten zu beurteilenden Werte (konstanz)

Mittelwerte und Standardabweichung der beiden Normalverteilungen

10 FOR $i = 1$ to maxiter

Anzahl Klassen = i

Ermittle für Klassenmittel Dichten der beiden Verteilungen

Normiere Dichtewerte jeder Verteilung mit der Summe der Dichten über alle Klassen

Ermittle und Speichere Delta für die beiden Verteilungen

Für ≥ 4 Delta Werte

Überprüfe: absolute Differenz der letzten „konstanz“ Delta-Werte $<$ Genauigkeit

WENN TRUE \Rightarrow Stopp

SONST goto 10

Anhang C

Versuchspläne

FICHTENSTECKLINGE KLONPRÜFUNG AZ. 23.101.109

Tieflagen

FA : Binnen Anlage : Frühjahr 1979
 Rfö : Uchte Verband : 2m x 2m
 Abt: 262 Parzellengröße : 20m x 20m

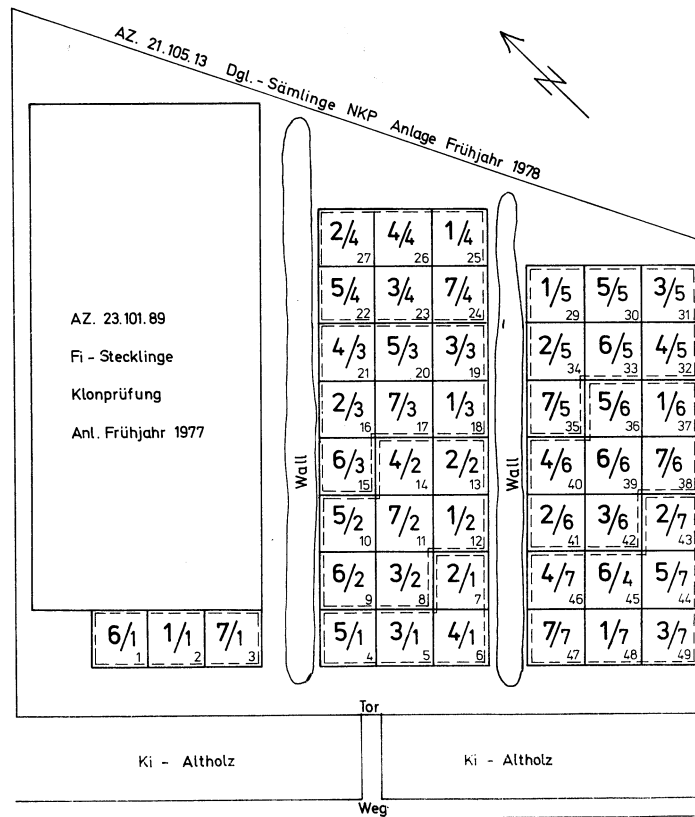


Abbildung C.1:

AZ. 23.101.110

FICHTEN-STECKKLINGE-KLONPRÜFUNG

FA : Palsterkamp Anlage : Frühjahr 1979
 Rfö: Nolle Verband : 2m x 2m
 Abt: 70 Parzellen : 20m x 20m (10 x 10 Pfl.)

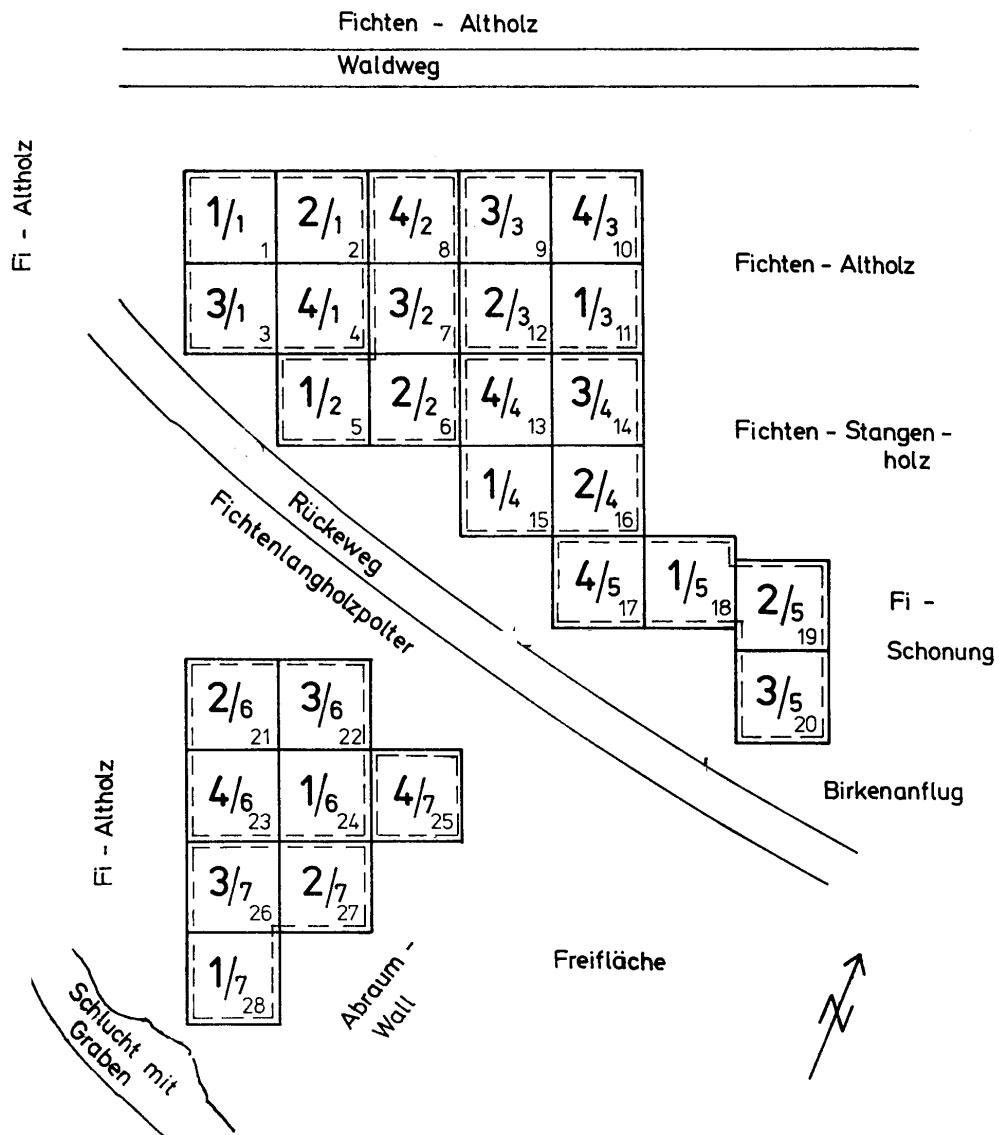


Abbildung C.2:

AZ. 23. 101. 111

FICHTENSTECKKLINGE KLONPRÜFUNG TIEFLAGEN

FA : Holzminden

Anlage : Frühjahr 1979

Rfö : Mühlenberg

Verband : 2 m x 2 m

Abt : 136

Parzellengröße : 20 m x 20 m

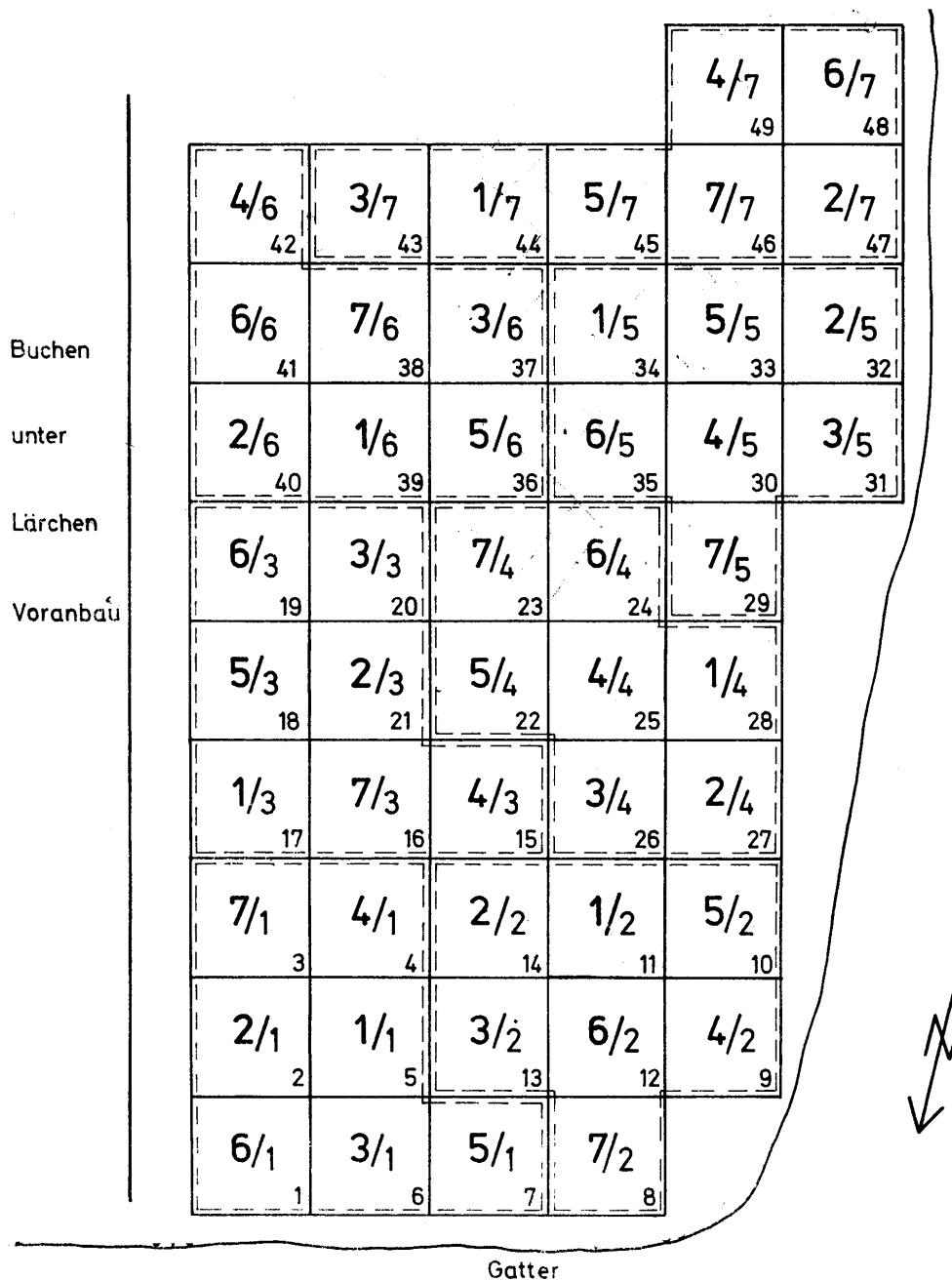


Abbildung C.3:

FICHTENSTECKLINGE KLONPRÜFUNG

Tieflagen

AZ. 23.101.112

FA : Bremervörde

Anlage : Frühjahr 1979

Rfö: Elm

Verband : 2m x 2m

Abt: 65

Parzellengröße : 20m x 20m

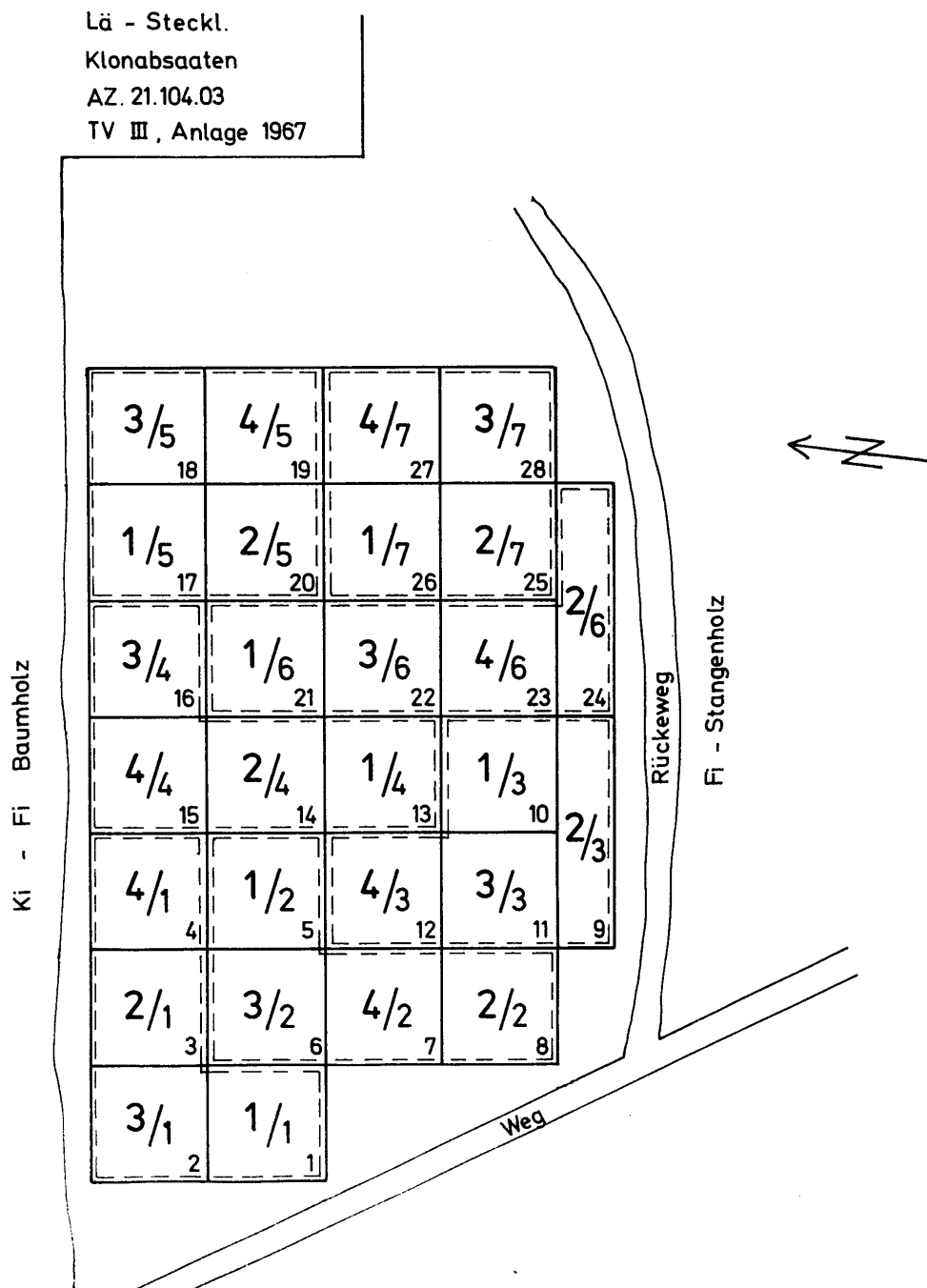


Abbildung C.4:

AZ: 23.101.114

FICHTENSTECKLINGE - KLONPRÜFUNG
Tief lagen

FA : Kirchberg
Rfö : Brauschied
Abt : 79

Anlage : Frühjahr 1979
Verband : 2m x 2m
Parzellen : 20m x 20m

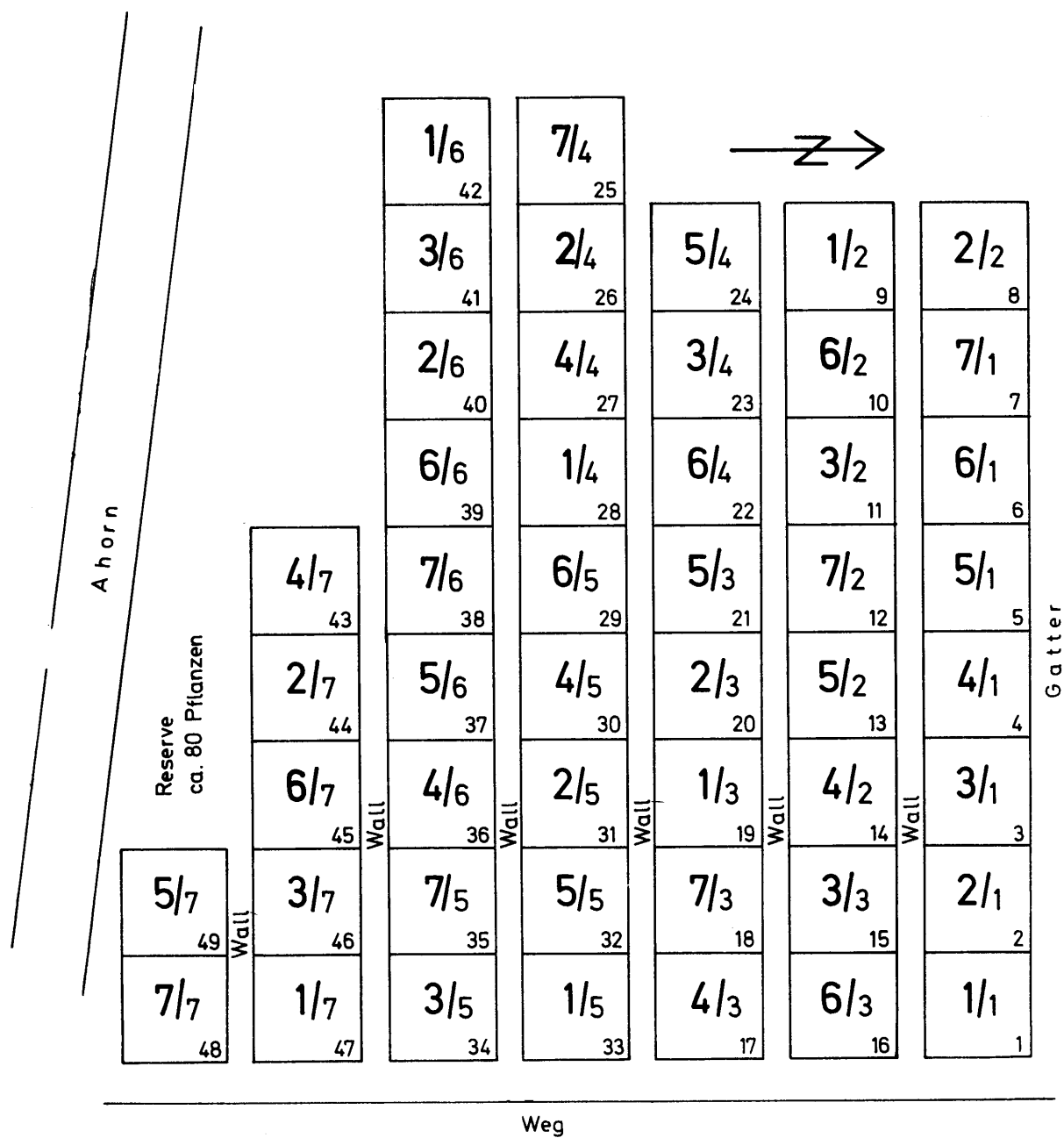


Abbildung C.5:

FICHTENSTECKKLINGE KLONPRÜFUNG

23.101.115

FA : Göppingen
 Rfö : Rosswälden
 Abt : 7

Anlage : Frühjahr 1979
 Verband : 2m x 2m
 Parzellen : 20 m x 20 m

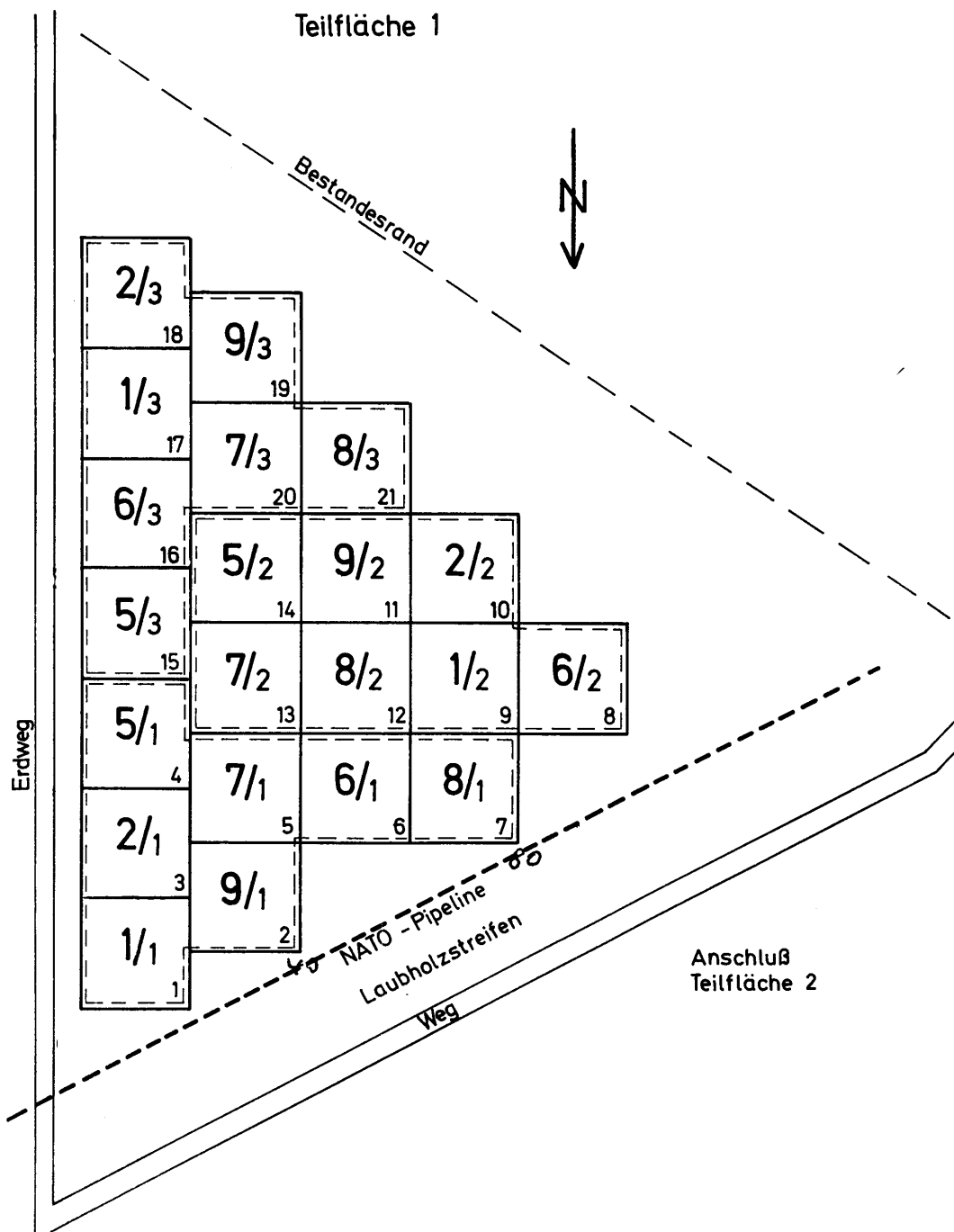
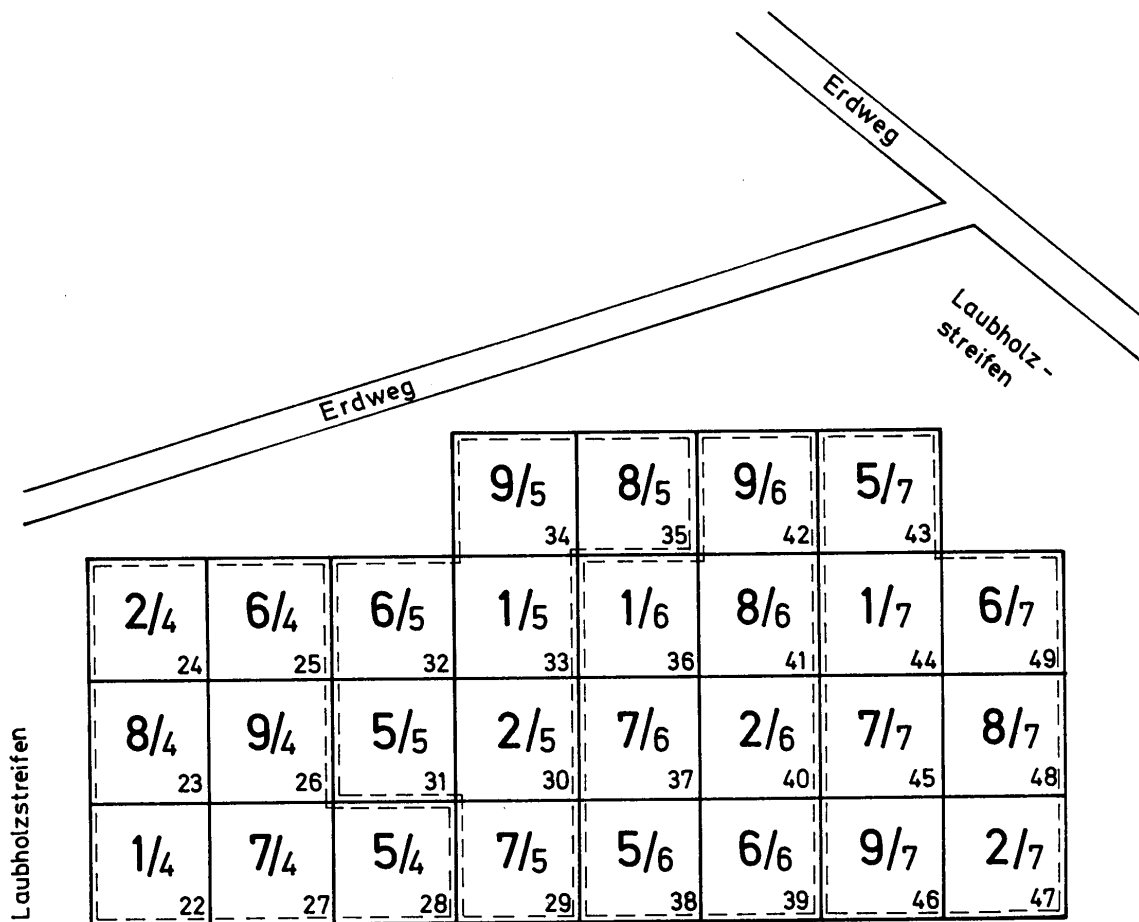


Abbildung C.6:

23.101.115

Teilfläche 2



Anhang D

Informationen zu den Herkunftsgebieten

Tabelle D.1: Zuordnung der Herkunftsgebietsnummern alt - neu

Zahl	alt	1972 geändert 1990	1994	Höhenlage (m ü.N.N.)	Name (1994)
5	VIII-1	840 01	840 01		Norddeutsches Tiefland
14	VIII-2	840 02	840 04/05/		Rheinisches und Saarpfälzer Bergland sowie Oberrheingra- ben, kolline Stufe
18	VIII-3	840 03	06/07		Weser- und Hessisches Bergland
1	VIII-4	840 04	840 08	< 600	Harz, kolline Stufe
10	VIII-6	840 08	840 23		Schwarzwald, submontane Stufe
6	VIII-9	840 13	840 26	< 700	Alb
1	VIII-11	840 14	840 18	< 800	Fichtelgebirge und Oberpfälzer Wald, submontane Stufe
10	VIII-12	840 16	840 20	< 1100	Bayerischer Wald, submontane Stufe
38	VIII-13	840 19	840 27	< 1000	Alpenvorland
	VIII-14	840 19	840 27	< 900	Alpenvorland
44	VIII-16	840 23	840 17	< 700	Neckarland und Fränkisches Hügelland
5	Schweden				Schweden

Tabelle D.2: Informationen zu den Herkunftsgebieten der im Versuch betrachteten Fichtenklone (*Picea abies* (L.) Karst.) nach der Forstsaatgut-Herkunftsgebietsverordnung vom 31. Juli 1972 (BGBl. I S. 1561, zuletzt geändert am 31. August 1990, BGBl. 1990 II S. 885, 1017

Herkunftsbezeichnung 1990	geographische Lage	alte Herkunftsbezeichnung	Höhenlage in m ü. N.N.	wuchsspezifische Höhenzonierung	Anzahl Klone
840 01	Nordwestdeutsches Tiefland	VIII/1		tief	5
840 02	Westdeutsches Bergland	VIII/2	unter 300 300-600	tief tief	14
840 03	Harzvorland Westerhof	VIII/3		tief	18
840 04	Oberharz Höhenlage unter 600m	VIII/4	unter 300	tief	1
840 04	Oberharz Höhenlage unter 600m	VIII/4	300-600	Schnee	
840 05	Oberharz Höhenlage über 600m	VIII/4		Schnee/Eis	
840 08	Schwarzwald mit Baar, Oberer Neckar und Klettgau Höhenlage unter 1000 m	VIII/6	unter 300 300-700 700-1000	tief Schnee Schnee	10
		VIII/7	unter 300 300-700 über 700	tief tief/Schnee Schnee	
840 13	Schwäbische Alb und Bayer. Jura	VIII/9	unter 300	tief	6
840 14	Fichtelgebirge, Oberpfälzer Wald und Oberpfälzer Beckenlandschaft Höhenlage unter 800 m	VIII/11 teils aus VIII/10 teils aus VIII/16	unter 850	tief	1
840 16	Bayerischer Wald Höhenlage unter 800 m	VIII/12 teils aus VIII/11 teils aus VIII/16	unter 1100	tief	10
840 19	Südbayern, Oberschwaben, Bodenseegebiet	VIII/13	unter 700 700-1000 über 1000	tief Schnee Schnee/Eis	38
		VIII/14	unter 900 ab 900	tief/Schnee Schnee/Eis	
		teils aus VIII/9, VIII/15, VIII/16 (südl. d. Donau)			
840 23	Übriges Süddeutschland	VIII/16	unter 300 300-700 über 700	tief tief/Schnee	44
		teils aus VIII/8, VIII/9, VIII/10			

Anhang E

Boniturschemata Austrieb

Tabelle E.1: Boniturschema: Austrieb bei Fichte (*Picea abies*)

Note 1	Die geschwollenen Knospen lassen erstes durchschimmerndes Nadelgrün erkennen
Note 2	Das Nadelgrün tritt auf größerer Fläche hervor. Die Nadeln bilden noch ein kurzes bis mäßig gestrecktes, völlig kompaktes Bündel mit allseits geschlossener Oberfläche
Note 3	Das Nadelbündel beginnt sich aufzulockern: Pinselstadium
Note 4	Das Nadelbündel streckt sich, es setzt allmählich eine Vereinzelung der Nadeln ein
Note 5	Weitere Streckung und Vereinzelung der Nadeln

Tabelle E.2: Boniturschema Vegetationsabschluss bei Fichte im Verschulbeet

Note 1	Terminaltrieb grün, Knospen am Terminaltrieb grün
Note 2	Terminaltrieb vom letzten Quirl ausgehend ca. zur Hälfte leicht gebräunt, Knospen an der Spitze bräunlich
Note 3	Terminaltrieb vom letzten Quirl ausgehend ca. zu 3/4 leicht gebräunt, Knospen leicht gebräunt
Note 4	Terminaltrieb fast durchgefärbt wie der übrige Stamm, die Knospen am Terminaltrieb ebenfalls fast durchgefärbt
Note 5	Terminaltrieb gefärbt wie übriger Stamm, die Knospen sind ebenfalls braun. Die Terminalknospe ist voll ausgebildet, sie ist ebenso braun wie die übrigen Knospen am Terminaltrieb.

Anhang F

Errechnung von Kendall's W

Konkordanz-Koeffizient W von Kendall Das Maß der Konkordanz W (siehe [KENDALL und DICKINSON GIBBONS, 1990](#); [BORTZ ET AL., 2000](#)) mißt die Übereinstimmung zwischen drei und mehr Rangreihen. Es ist damit eine Verallgemeinerung von Spearman's Rangkorrelationskoeffizienten ρ . Das Maß variiert zwischen 0 (volle Diskordanz) und +1 (volle Übereinstimmung). Bei zufälliger Übereinstimmung der Rangreihen, würde man einen Wert von $1/k$ erwarten, wobei k die Anzahl der Rangreihen ist. Kendall's W berechnet sich über die Ähnlichkeit bzw. Unähnlichkeit der Rangsummen. Es stellt das Verhältnis der Summenquadrate der Ränge zu dem maximal möglichen Summenquadrat dar. Bei maximal unähnlichen Rangsummen ergibt sich eine perfekte Konkordanz, wohingegen bei maximal ähnlichen Rangsummen eine perfekte Diskordanz vorliegt. Damit ist W das Verhältnis der Varianz der Rangsummen zur maximal möglichen Varianz der Rangsummen bei übereinstimmender Rangierung in den k Rangreihen.

Für mehr als sieben Objekte ($N > 7$) ergibt sich ein asymptotischer Test mit $\chi_r^2 = k(N-1)W$ und Freiheitsgraden $dF = N-1$ für die Null-Hypothese, dass die Rangreihen nur zufällig übereinstimmen, wobei k die Anzahl der Rangreihen und N die Anzahl der Objekte (Ränge je Rangreihe) sind. Die empirisch beobachteten Summenquadrate der Rangsummen (QSR) errechnen sich wie folgt:

$$QSR = \sum_{i=1}^N (T_i - \bar{T})^2 = \sum_{i=1}^N T_i^2 - \frac{(\sum_{i=1}^N T_i)^2}{N}$$

wobei T_i für die einzelnen Rangsummen und \bar{T} für den Durchschnitt der Rangsummen steht. Das maximale Summenquadrat der Rangsummen ergibt sich aus:

$$\max QSR = \frac{k^2(N^3 - N)}{12}$$

Damit ergibt sich W als:

$$W = \frac{QSR}{\max QSR} = \frac{12QSR}{k^2(N^3 - N)}$$

bzw. bei vorliegenden Bindungen in den Rangreihen

$$W = \frac{12QSR}{k^2(N^3 - N) - m \sum_{j=1}^k V_j}$$

mit

$$V_j = \sum_{k=1}^{s_j} (v_k^3 - v_k)$$

wobei s_j die Anzahl der Rangbindungen in der Rangreihe j und $v_k =$ Länge der k -ten Rangbindung sind.

Die Prüfgröße χ_r^2 ergibt sich dann als

$$\chi_r^2 = k \cdot (N - 1) \cdot W$$

Für eine beliebige Anzahl von Rangreihen, die in den Spalten einer Matrix angeordnet sind, errechnet das im Anhang **F** Seite **199** dargestellte Programm für das Statistikpaket R Kendall's W und den asymptotischen Test für $N > 7$.

Für $N \geq 7$ aber insgesamt große Stichproben, d.h. ($k \cdot N > 60$) läßt sich W und damit χ_r^2 über den Zusammenhang

$$F = \frac{(N - 1) \cdot \chi_r^2}{N \cdot (k - 1) - \chi_r^2}$$

mit $k - 1$ Zählerfreiheitsgraden und $(N - 1) \cdot (k - 1)$ Nennerfreiheitsgraden kritisch beurteilen (**BORTZ ET AL.**, 2000, S. 271, 467ff).

Anhang G

Laborprotokolle

Isoenzymuntersuchung

Isoenzymuntersuchungen mit Hilfe der Gelelektrophorese

!!! allgemein wichtig zu beachten !!!

Alle Lösungen, die man benutzt, sollten vorher geschüttelt oder umgerührt werden! Bei den Arbeiten kommt es auch auf eine gute zeitliche Abfolge an, d.h. man sollte die Proben nicht zu früh fertig haben, bevor man die Gele beladen kann!

Am Abend vorher:

- Knospen vorbereiten mit 2 Tropfen Homogenatpuffer und Polyclar AT
- (je 2 Vegetationskegel mit 2 Tropfen PVP und etwas Polyclar AT)
- Mörserplatte mit Tesafilm abdecken
- Wasserbad für das Kochen der Stärkegele vorbereiten
- Elektrodenpuffer in die Kammern auffüllen
- Papierschnitzel zum Aufsaugen des Homogenats vorbereiten

morgens:

- Wasserbad anstellen
- Kühler anstellen

Stärke und Saccharose abwiegen:

Tris Citro (180 mA, 5.5 h)			Ashton (90 mA, 5h)		
23	g	Stärke	24	g	Stärke
7	g	Saccharose	5	g	Saccharose

- Gelpuffer abfüllen:

55	ml	Pufferlsg	185	ml	Gelpuffer
145	ml	H ₂ O dest	15	ml	Elektrodenpuffer

 diese 200ml Gele reichen für 3 Schnitte,
 d.h. für die Anfärbung von drei 3 Enzymsystemen
- Stärke und Saccharose in Waschflaschen geben, wenn Wasserbad kocht Gelpuffer hinzugeben und durch Schwenken evtl. Klumpen auflösen,
- Waschflaschen in Wasserbad stellen und unter ständigem Rühren aufkochen lassen bis Substanz glasig wird
- 20 min Kochen lassen
- in der Zwischenzeit Proben vorbereiten
- Gele entgasen (Schlauch schnell abziehen!!)
- Gel zügig gleichmäßig gießen und anschließend kurz schütteln, dazu vorher ein wenig Wasser unter die Gelträger Glasplatte geben und diese zwischen den Seitenbegrenzern aus Plexiglas fixieren
- falls sich Blasen in dem Gel befinden, diese mit einer Pinzette entfernen
- Proben mörsern
- Gel mit Glasträgerplatte von der Plexiglasunterlage nehmen
- Papierschnitzel in das Homogenat eintauchen, wenn vollgesogen herausnehmen
- einen ca 1,5 cm breiten Streife vor dem Gel entlangschneiden, diesen vom Gel abrücken, Papierschnitzel plattdrücken und auf der Glasplatte aufsetzend an das Gel ansetzen (neben den Proben einen Marker einsetzen), Gelstreifen wieder heranschieben, so daß keine Luftblasen eingeschlossen werden
- Papierschnitzel müssen/dürfen minimal über das Gel hinausgucken (0,5-1 mm),
- Kühlplatte trockenwischen
- Gel auf Kühlplatte aufsetzen,
- Elektordentücher ca 1 - 1,5 cm auf Gel auflegen und leicht andrücken
- Wanderungsrichtung: Katode (schwarz, -) → Anode (rot, +)
- nach 20 min Papierschnitzel herausnehmen indem man sie seitlich von dem Hauptteil des Gels abzieht, evtl. Luftblasen herausstreichen
- Vorpuffer 50 ml und Färbewannen mit Vorpuffer vorbereiten
- nach Beendigung der Migration, an einer Schmalseite vor dem Gel längsschneiden, evtl. Gel ein wenig schmaler schneiden, obere linke Ecke markieren

Homogenatpuffer pH 7,4 (100ml)

1,6	g	Tris (mit HCl-titriert)
10,0	g	Saccharose
0,15	g	Titriplex III
3,0	g	lösl. PVP
0,15	g	Rinderserumalbumin
0,375	g	DTT

Tabelle G.1: Isoenzymanalyse: Trennsysteme

Trennsystem	Stärke	Saccharose	Harnstoff	Gelpuffer	Elektrodenpuffer	Stromstärke	Spannung	Laufzeit
Ashton	32g	6,5g		(0,05 M) Tris-Citrat 8,1 pH (276 ml)	Lithium (0,02 M LiOH) - Borat (0,2 MH ₃ BO ₃) 8,1 pH (24 ml)	57 mA	200 V (init.)	5 h
Tris-Citro	27g	3,5g	3g	bidest. 160 ml (0,135 M)	Tris-Citrat 7,4 pH (65 ml)	175 mA	170 V (init.)	6 h

- Gel oben leicht trockenwischen mit zweiter Glasplatte abdecken, Gel schneiden - dazu das Gel zwischen den beiden Glasplatten langsam und gleichmäßig ohne anzuhalten durch den Schneidedraht ziehen (1,5mm starke Scheiben), zwischendurch Schneidedraht sauberwischen,
- Gele einzeln abnehmen; Unterste Gelscheibe mit Spatel und ein wenig Vorpuffer von der Gelträgerglasplatte lösen
- Gele in Färbewanne mit Vorpuffer legen - sie sollen frei schwimmen
- Färbelösungen auf Magnetprüher ansetzen !!! lichtempfindlich abdecken (6-PGDH braucht länger zum Lösen)
- Vorpuffer abgießen, Färbelösung über Gele gießen, Gele in den Wärmeschrank
- wenn Färbung intensiv genug, dann Färbelösung abgießen und Gele spülen

allgemein gilt:

- für die sensibleren Enzymsysteme wie z. B. 6-PGDH nimmt man die unteren Schnitte
- PGI färbt nach
- falls die Banden zu dick sind, so kann es sein, daß das Homogenat zu konzentriert war oder aber die Papierschnitzel zu weit über das Gel hinausgeguckt haben
- FDH färbt nur schwach

Rezepte

Homogenisierungspuffer

Tabelle G.2: Isoenzymanalyse: Färbelösungen

Enzym-system	Trenn-system	Vorpuffer	Substrat/Enzym	Ko-enzym	Farb-stoff	Elek-tronen Trans- port	Metall- ionen
MDH	Tris-Citrat pH 7,4	Tris-HCl pH 9,0 (50ml)	L-Apfelsäure-Monosodium-Salz (100mg)	NAD (11mg)	MTT (10mg)	PMS (1,4mg)	MgCl ₂ (140mg)
6PGDH	Tris-Citrat pH 7,4	Tris-HCl pH 8,0 (50ml)	6-Phosphogluconsäure Bariumsatz (50mg) ^a	NADP (11mg)	MTT (10mg)	PMS (1,4mg)	MgCl ₂ (140mg)
G6PDH	Tris-Citrat pH 7,4 ^b	Tris-HCl pH 9,0	D-Glucose-6-Phosphat (60mg) ^c	NADP (11mg)	MTT (10mg)	PMS (1,4mg)	MgCl ₂ (140mg)
NDH	Tris-Citrat pH 7,4	Tris-HCl pH 6,0 (50ml)		NADH (20mg)	MTT (10mg)		
GOT	Ashton pH 8,1	Bidest. (50ml)	L-Asparaginsäure (180mg) + Oxoglutar-säure (80mg)		FastBlue BB (100mg)		
LAP	Ashton pH 8,1	Tris-Maleat pH 5,4 (50ml)	L-Leucin-β-Naphtylamid-HCl (20mg)		FastBlack (15mg)		
PGI	Ashton pH 8,1	Tris-HCl pH 8,0 (50ml)	Fructose-6-Phosphat (30mg) + Glucose-6-Phosphat-Dehydr. (15 Units) ^d	NADP (11mg)	MTT (10mg)	PMS (1,4mg)	MgCl ₂ (140mg)

^alänger rühren!

^bHarnstoff verbessert die Trennung!; auf 200ml Puffer 1-2g HS, 100mg EDTA

^cwenn nötig Rinderserum-Albumin (200mg)

^dzuletzt hinzugeben

allgemeine Grundlösung

auf 100 ml dest. H₂O kommen
800 mg Tris;

mit 1n HCl auf pH 7,5 titrieren

speziell bei Fichte:

auf 20 ml Grundlösung kommen: 500 mg PVP (lösl.)
1 g Saccharose

Tris HCl

Homogenatpuffer (Grundlösung)

auf 250 ml demi H₂O 2,5 g Tris

mit 1n HCl auf pH 7,0 - 7,5 titrieren (+ 30mg PVP/ml)

PMS-Lösung: 200 mg PMS auf 200 ml demi H₂O

NAD bzw. NADP - Lösung: 200 mg NAD bzw. NADP
auf 100ml demi H₂O

MgCl₂ 10%ig Lösung: 10 g MgCl₂ auf 100 ml H₂O

Für Gel- und Elektrodenpuffer immer destilliertes Wasser verwenden!

Zum Reinigen der Elektrophoresekammern und der übrigen Werkzeuge reicht demineralisiertes Wasser.

Tris-HCl-Farb- und Vorpuffer pH 8,0 bzw. 9,0

auf 1 l demi H₂O ... 10 g Tris

mit 1n HCl-Lösung auf pH 8,0 bzw. 9,0 titrieren

Tris-Citronensäure-System pH 7,4

Elektrodenpuffer pH 7,4 auf 5 l 90 g Tris und
50 g Citronensäure

Gelpuffer pH 7,4

Elektrodenpuffer mit dest H₂O im Verhältnis 1:3, 1:4 oder 1:5 mischen

Ashton und Bradon-Puffer-System pH 8,1

Elektrodenpuffer pH 8,1 auf 5 l 59 g Borsäure,
5 g LiOH oder
6,5 g LiOH-Monohydrat

(falls pH-Wert etwas über pH 8,1 liegt, dann nur 58g Borsäure)

Gelpuffer pH 8,1 auf 2 l 12,4 g Tris und
4,0 g Citronensäure

Anhang H

Isoenzym-Genotypen der Klone

Tabelle H.1: Genotypen der Klone; 9 polymorphe Enzymgenloci

lfd-Nr	Klon-Nr	GOT-C	PGI	LAP	NDH	6-PGDH-B	6-PGDH-C	MDH-B	MDH-C	G-6-PDH
1	187703	12	22	33	22	11	22	22	22	22
2	206703	22	33	33	22	12	12	22	22	22
3	387703	12	33	33	12	11	22	22	22	22
4	965703	22	33	33	22	22	11	22	22	23
5	120870	12	23	33	12	11	22	22	22	22
6	122470	12	22	33	11	12	11	22	22	22
7	169170	23	23	33	11	11	13	22	22	22
8	179770	22	33	23	11	12	12	22	22	22
9	180670	22	23	33	12	22	12	22	22	22
10	182370	12	23	33	12	11	12	22	33	22
11	183670	12	33	13	12	11	12	22	22	23
12	213473	12	22	13	12	11	12	22	22	23
13	219973	12	33	33	22	22	22	22	22	22
14	221670	12	33	23	11	22	11	22	22	22
15	225370	11	33	33	11	12	12	22	22	22
16	228070	12	22	33	12	22	22	22	22	22
17	252570	11	23	33	11	11	12	12	23	22
18	257373	22	23	33	11	12	12	22	22	23
19	257773	22	23	33	12	22	12	22	22	22
20	261773	12	33	33	12	11	12	22	22	23
21	269073	11	33	23	22	11	12	22	22	22
22	271270	12	33	13	12	12	12	22	22	22
23	279373	12	33	23	11	11	11	22	22	22
24	279973	12	33	35	11	22	12	22	23	22
25	289670	11	33	33	12	12	11	22	22	22
26	290270	12	33	33	22	22	11	22	22	22
27	290970	12	33	33	22	22	11	22	22	12

Fortsetzung nächste Seite

Tabelle H.1: (Fortsetzung)

lfd-Nr	Klon-Nr	GOT-C	PGI	LAP	NDH	6-PGDH-B	6-PGDH-C	MDH-B	MDH-C	G-6-PDH
28	292773	22	33	33	12	11	11	22	22	22
29	295670	12	22	13	22	11	22	22	22	23
30	298473	12	23	23	12	11	12	22	22	22
31	304073	11	33	13	12	12	22	22	22	22
32	304173	11	33	13	12	12	22	22	22	22
33	305270	22	33	33	12	11	12	22	23	22
34	305770	12	33	23	12	12	22	22	22	22
35	306170	22	23	33	22	11	12	22	22	22
36	306370	12	33	33	12	11	11	22	22	22
37	307870	23	33	33	11	11	12	22	22	23
38	308573	12	23	33	22	12	11	22	22	22
39	310073	11	23	22	12	22	22	22	22	22
40	310173	12	23	23	12	22	12	22	22	22
41	310370	12	23	33	12	12	12	22	22	22
42	316770	23	33	33	12	11	11	22	23	22
43	318970	22	33	14	12	11	12	22	23	23
44	322270	12	22	13	11	11	11	22	22	22
45	323070	22	33	13	12	11	22	22	22	23
46	324170	11	23	13	12	11	12	22	22	22
47	324870	22	23	33	22	12	22	22	22	22
48	326070	23	23	33	12	11	22	12	23	22
49	329770	12	23	22	12	12	22	22	22	22
50	331270	12	23	33	12	22	11	22	22	22
51	331370	12	23	33	22	12	12	22	22	22
52	334270	11	33	33	12	12	22	22	22	22
53	336770	23	23	33	12	11	12	22	22	22
54	338070	12	33	13	11	11	12	22	22	20
55	338270	13	22	33	12	11	11	22	23	22
56	339070	23	33	33	12	12	22	12	23	22
57	339570	12	33	23	22	12	12	22	22	22
58	340970	22	33	23	12	22	11	22	22	22
59	343570	12	23	14	22	12	22	22	22	22
60	347273	12	22	23	22	12	12	22	22	22
61	347570	22	23	13	11	22	11	22	23	22
62	349170	23	23	33	22	11	11	22	22	22
63	349873	12	23	13	12	11	12	22	22	22
64	349970	12	23	33	12	11	11	12	23	22
65	351370	12	23	23	12	12	12	22	22	22
66	351470	12	23	13	12	12	12	22	33	12
67	351673	12	33	33	12	22	11	22	22	22
68	353473	12	33	13	12	12	12	22	22	22

Fortsetzung nächste Seite

Tabelle H.1: (Fortsetzung)

lfid-Nr	Klon-Nr	GOT-C	PGI	LAP	NDH	6-PGDH-B	6-PGDH-C	MDH-B	MDH-C	G-6-PDH
69	355770	22	23	33	11	11	12	22	22	22
70	356070	12	23	33	22	11	22	22	22	22
71	357570	22	23	13	12	22	11	22	22	12
72	359070	11	23	14	12	11	11	22	22	22
73	360873	12	33	33	11	22	12	22	22	22
74	361170	12	33	33	12	11	11	22	22	22
75	362370	22	33	13	12	12	11	22	22	22
76	363070	12	33	33	22	11	12	22	22	22
77	363270	22	33	23	22	22	12	22	22	22
78	365970	12	33	23	12	11	13	22	22	22
79	368570	11	33	33	22	12	12	22	23	22
80	369770	11	33	33	11	11	11	22	22	22
81	370670	22	23	33	12	11	22	22	22	22
82	371770	11	34	33	12	11	12	22	22	22
83	373470	11	23	13	12	12	12	22	22	22
84	374670	12	23	12	12	12	22	22	22	22
85	376870	11	23	23	12	12	22	22	23	22
86	377770	22	23	33	11	22	11	22	22	22
87	380370	22	23	33	12	12	12	22	22	22
88	381270	22	33	33	12	12	22	22	22	22
89	394670	12	22	33	12	11	12	22	22	22
90	401273	12	23	13	12	11	12	22	22	23
91	403773	22	23	13	12	12	22	22	22	22
92	404173	12	23	33	12	11	12	22	22	22
93	407573	12	33	13	22	11	12	22	22	12
94	407673	22	33	33	22	12	11	22	23	22
95	407773	12	33	33	12	11	11	22	22	22
96	408270	12	23	13	12	12	22	22	22	12
97	413073	22	33	13	11	11	12	22	22	22
98	414473	12	23	33	11	11	12	22	22	22
99	423673	12	23	33	12	12	12	22	22	22
100	425973	22	33	23	11	12	12	22	22	22
101	426273	12	33	33	12	11	22	22	22	22
102	443273	12	33	23	12	12	12	22	22	22
103	445673	22	33	33	22	11	12	22	22	22
104	447673	22	23	33	11	12	22	22	22	22
105	448273	13	33	33	12	11	11	22	22	22
106	448473	12	33	12	22	12	12	22	22	22
107	449173	11	33	23	11	11	22	22	22	22
108	449373	12	23	33	22	12	11	22	22	22
109	455173	12	22	12	11	12	22	22	22	22

Fortsetzung nächste Seite

Tabelle H.1: (Fortsetzung)

lfd-Nr	Klon-Nr	GOT-C	PGI	LAP	NDH	6-PGDH-B	6-PGDH-C	MDH-B	MDH-C	G-6-PDH
110	457170	11	33	35	11	22	12	22	22	23
111	460073	12	23	33	22	12	22	22	22	12
112	461373	12	23	33	11	12	12	22	22	23
113	467873	12	22	33	22	22	12	22	22	22
114	468073	11	33	33	12	12	11	22	22	22
115	469770	12	23	33	11	11	22	22	23	12
116	478473	22	23	33	11	22	11	22	23	12
117	479770	11	33	33	12	11	12	22	22	23
118	480573	22	23	33	12	11	22	22	22	23
119	493070	13	23	23	22	22	11	22	22	22
120	494370	12	33	33	12	11	12	22	22	22
121	494670	11	33	33	12	22	11	22	22	22
122	495570	11	33	35	11	12	11	22	22	22
123	496070	22	23	23	12	22	22	22	22	22
124	496770	23	23	23	22	12	22	22	22	22
125	499770	22	23	33	11	11	22	22	23	12
126	501170	12	33	13	11	12	12	22	22	22
127	501370	12	23	33	12	12	11	22	22	22
128	502370	22	23	13	22	12	22	22	22	22
129	505670	11	33	13	22	11	22	22	22	22
130	506370	12	33	33	12	22	11	22	22	22
131	506770	23	23	23	22	12	22	22	23	12
132	507270	22	23	23	12	12	22	22	22	22
133	507370	22	33	23	11	11	12	22	22	12
134	508370	12	33	23	22	22	12	22	22	22
135	509870	12	33	13	11	12	22	22	22	22
136	516470	22	23	23	12	11	11	22	22	22
137	518470	12	23	33	11	11	22	22	22	22
138	521270	11	23	33	22	11	22	22	22	22
139	522470	22	33	35	11	22	22	22	23	22
140	525570	12	33	23	12	22	11	22	22	23
141	526870	22	33	14	12	22	11	22	23	23
142	529770	22	24	33	12	11	11	22	22	22
143	536670	22	33	13	22	11	11	22	22	22
144	537270	12	23	35	12	11	11	22	22	22
145	537470	11	33	13	12	11	11	22	22	22
146	549070	22	23	14	12	11	11	22	22	22
147	549170	11	33	34	11	11	12	22	22	22
148	550070	11	23	13	22	11	11	22	22	22
149	553870	12	33	13	12	11	13	22	22	22
150	555570	12	22	13	12	11	12	22	22	23

Fortsetzung nächste Seite

Lebenslauf

		Jörg Kleinschmit
Geburtsort		Hannover
Geburtstag		25.07.1969
Staatsangehörigkeit		deutsch
Familienstand		verheiratet
Schulbildung	1976-1980	Grundschule Uschlag
	1980-1982	Orientierungsstufe in Hann.-Münden
	1982-1989	Grotefeld-Gymnasium Hann.-Münden
Wehrdienst	Juni 1989 - August 1990	
Studium	WS 1990/91 - SS 1995	Studium der Forstwissenschaften an der Universität Göttingen mit Abschluss Diplom-Forstwirt
Beschäftigung	April 1995-Dez. 1995	Werkvertrag für die Niedersächsische Forstliche Versuchsanstalt
	Dez. 1995 - Mai 1999	Doktorand am Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Georg-August Universität Göttingen
	Juni 1999 - Mai 2001	Referendariat für den höheren Forstdienst in der Niedersächsischen Landesforstverwaltung
	Mai 2001	Staatsexamen
	Sept. 2001 - Dez. 2003	Wissenschaftlicher Mitarbeiter, Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung, Universität Göttingen
	Jan. 2004 - Dez. 2004	Referent, Niedersächsisches Ministerium für den ländlichen Raum, Ernährung, Landwirtschaft und Verbraucherschutz
	seit Jan. 2005	Sachgebietsleiter Waldbau, Niedersächsische Landesforsten

