

Kombinationseignung hinsichtlich der Wachstums-Ergebnisse eines Modellversuches mit *Antirrhinum majus* L.

Von KL. STERN

(Eingegangen am 22. 7. 1957)

Die Steigerung der Wachstumsleistung ist eines der Hauptziele, gleichzeitig aber auch eines der schwierigsten Probleme der Forstpflanzenzüchtung. Vor allem fehlt es noch weitgehend an experimentellen Untersuchungen und begründeten Vorstellungen über die möglichen Formen der Einwirkung bestimmter Erbanlagen auf den Wachstumsablauf. Definitionen des sortenweise unterschiedenen Wachstums wie etwa das „Wuchsvermögen“ MÜNCHS (MÜNCH 1949) werden dem Sachverhalt nicht voll gerecht, da sie keine Rücksicht auf die von Sorte zu Sorte möglicherweise unterschiedlichen Korrelationen zu den Messungsergebnissen jüngerer oder älterer Aufnahmetermine nehmen. Eine Beschreibung des Wachstums einer Sorte unter bestimmten Verhältnissen oder des relativen Verhaltens mehrerer Sorten eines Versuches setzt die Berücksichtigung dieser Korrelationen voraus, die ihren Ausdruck in der mittleren Wachstumskurve der betreffenden Sorten finden. Damit wird also notwendigerweise diese mittlere Wachstumskurve zum Gegenstand der Untersuchung, die allerdings zunächst rein deskriptiv verwendbar ist.

In praxi ist sie nicht allein eine Darstellung der mittleren Reaktionen aller Individuen der betreffenden Sorten auf ein bestimmtes konstantes Milieu (konstant während der Laufzeit des Versuches), sondern ebenso einer Vielfalt von wechselnden Umweltsbedingungen, Nachwirkungen und Interaktionen, die insgesamt die Umweltskomponente des Versuches darstellen. Diese Umweltskomponente ist zu untergliedern in Wirkungen, die für alle Sorten in etwa gemeinsame Wertigkeit haben — wie etwa ein während der Versuchsdauer konstanter Nährstoffgehalt des Bodens — und in andere, die für einzelne Sorten verschiedene Wertigkeit besitzen, wie z. B. Witterungsschwankungen während der Laufzeit des Versuches, die einzelne Sorten in verschiedenen Entwicklungsstadien treffen, Schäden durch Witterungsextreme, auf die einzelne Sorten unterschiedlich reagieren, Nachwirkungen und mehr oder weniger komplizierte Interaktionen. Von den Fluktuationen des Milieus werden selbstverständlich auch die vergleichsweise konstanten Faktoren nicht unberührt bleiben, und ihre Untersuchung bzw. die Kalkulation ihres Effektes als „Jahres-“ oder „Standortseinflüsse“ in Versuchsserien schließt die meist nicht näher aufzugliedernden fluktuierenden Milieuwirkungen, ihre Nachwirkungen und Interaktionen ein.

Will man also in der beobachteten Wachstumskurve mehr sehen als eine bloße Beschreibung des mittleren Wachstums, so sieht man sich gezwungen, einschränkende Voraussetzungen bezüglich des Grades der genannten fluktuierenden Milieukomponenten zu treffen (vgl. FABERGÉ 1936). Man kann freilich durch Konstanthalten bestimmter Umweltfaktoren wie Temperatur, Licht, Nährmedium und Feuchte, etwa in Klimaräumen, ihren Einfluß weitgehend einschränken, das war jedoch für den vorliegenden Versuch nicht möglich. Um so wichtiger ist es, wenigstens an-

nähernde und generelle Schätzwerte über das Ausmaß der Wirkungen all dieser Einflüsse zu finden. In unserem Falle sind sie zum guten Teil enthalten in der Interaktionskomponente der genetisch bedingten Variabilität, worauf noch zurückzukommen sein wird.

Die Messung des Höhenwachstums, die in den meisten Versuchen mit dem Ziele eines Wachstumsvergleichs als Grundlage dient und auch hier wieder herangezogen wurde, bietet selbstverständlich kein einwandfreies Bild des Zuwachses an organischer Substanz, doch ist die Feststellung des Trockengewichts der Pflanzen stets mit deren Vernichtung verbunden, so daß umfangreiche Versuche dieser Art auf das Höhenwachstum der Pflanzen eingestellt werden müssen, wenn man eine größere Zahl von Vergleichen durchzuführen gedenkt. Einschränkung des Versuchsumfanges durch Verwendung einer nur geringen Zahl von Prüfgliedern ist stets mit erheblichem Informationsverlust verbunden, so daß es relativ günstiger erschien, die Nachteile der Höhenwachstumsmessung in Kauf zu nehmen.

Unter diesen einschränkenden Voraussetzungen, die zusätzlich zu den für jeden Feldversuch gültigen getroffen werden mußten, mögen die Resultate des im folgenden beschriebenen Versuches verstanden werden.

Versuchsmaterial und Durchführung des Versuches

Durch die Wahl genetisch bekannten Ausgangsmaterials sollte erreicht werden, die beobachteten Änderungen des Wachstumsablaufes mit bestimmten genetischen Effekten in Beziehung setzen zu können, ohne neuerliche Prämissen über Gendistribution, Frequenzen, Wirkungsweise der beteiligten Erbanlagen etc. einführen zu müssen. Es handelt sich bei den insgesamt 14 verwendeten, Linien um die bekannte „Sippe 50 normal“ der Art *Antirrhinum majus* (Versuchsnummer 1) und folgende 13 Mutanten aus dieser Sippe:

Nr. 2	<i>heroina</i>
3	<i>matura</i>
4	<i>ramosa</i>
5	<i>repens</i>
6	<i>polymeris</i>
7	<i>sessilis</i>
8	<i>turriiformis</i>
9	<i>decipiens</i>
10	<i>lurida</i>
12	<i>olivacea</i>
13	<i>venae virides</i>
14	<i>vitellina</i>
15	<i>buxifolia</i>

Einige dieser Mutanten wurden bereits von STUBBE (1953) im Hinblick auf ihre Wachstumseigenschaften untersucht, und weiter wurden für die meisten dieser Mutanten in einem Feldversuch des Jahres 1955 Einwirkungen auf den Ablauf des Höhenwachstums sowohl bei Homozygotie als auch der Heterozygoten festgestellt (STERN 1956).

Die Versuchspflanzen wurden aus Samen erhalten, der Kreuzungen des Jahres 1955 entstammt. Er wurde im Februar 1956 im Gewächshaus ausgesät, die Keimpflanzen etwa 4 Wochen später in Handkästen pikiert — je Kreuzungsnachkommenschaft 2 Kästen — und nach kurzer Abhärtung zu Anfang Mai ins Freiland verpflanzt. Am 15. Mai wurden zum ersten Male die Höhen aller Pflanzen gemessen und von diesem Termin an regelmäßig alle 14 Tage, insgesamt 8mal.

Der unterlegte Versuchsplan ist ein 10×10 simple lattice mit 8 Wiederholungen und 10 Pflanzen je Kombination und Wiederholung in einer Reihe bei 20 cm Reihen- und 15 cm Pflanzenabstand. Bei Versuchsende waren in vielen Fällen 2, in einigen wenigen Fällen auch 3 Pflanzen je Teilstück ausgefallen, so daß mit mindestens 7 Pflanzen je Kombination und Wiederholung gerechnet werden konnte. Auf die hierdurch bedingten unterschiedlichen Gewichte der Mittel wurde keine Rücksicht genommen. Ausgangswerte der Rechnung bildeten also die ungewogenen Mittelhöhen der Sorten auf jedem Teilstück. Infolge eines Fehlers beim Auspflanzen wurde ein Sortenteilstück versehentlich im falschen Block angelegt, es mußte deshalb laufend rechnerisch ergänzt werden. 5 der 14 Elternlinien, von denen aus dem Vorjahresversuch bekannt war, daß sie eine vom Durchschnitt erheblich abweichende Fehlerstreuung aufweisen würden, waren von vornherein aus dem Gitterversuch herausgenommen und in ebenfalls 8 Wiederholungen zufallsmäßig über die gesamte Fläche verteilt worden. Die Bereinigung der Mittel dieser Sorten von Blockeffekten erfolgte im Anhalt an die Korrekturen der benachbarten Blocks oder wurde gänzlich unterlassen, wenn sie zu sehr von den Blockmitteln abweichen, um noch Additivität der Blockeffekte annehmen zu können. Das war der Fall z. B. bei den Linien 9 und 7. Die Herausnahme derartig vom Versuchsmittel abweichender Versuchsglieder aus Gitterversuchen erschien nach früher gemachten Erfahrungen auch deshalb notwendig, weil die Blockkorrekturen der unvollständigen Blocks in solchen Fällen kaum sinnvoll sind und darüber hinaus durch erhebliche Abweichungen von der Additivität auch die anderen Prüfglieder des betreffenden Blocks in Mitleidenschaft gezogen werden.

Zur Vermeidung von Randwirkungen war der Versuch seitlich durch je zwei Randreihen begrenzt.

Der zugrundeliegende Kreuzungsplan war ein Diallel ohne Reziproke. Die Vernachlässigung der Kreuzungsrichtung erschien zulässig, weil im Vorjahre für eine Reihe in beiden Richtungen durchgeführter Kombinationen Differenzen zwischen Reziproken nicht nachgewiesen werden konnten. Dies erscheint bei der Art des verwendeten Ausgangsmaterials erklärlich.

Außer den Höhenmessungen wurden in Intervallen von je 3 Tagen die ersten Blühtermine der Pflanzen bonitiert, wobei jeweils die erste, vollständig entfaltete Blüte gewertet wurde. Jede Einheit der Blühfolgedaten entspricht also einem Intervall von 3 Tagen.

Generelle und spezifische Kombinationseignung

Generelle und spezifische Kombinationseignung wurden in der neueren Literatur der Pflanzenzüchtung mehrfach definiert (HENDERSON 1952). Im Folgenden soll unter der generellen Kombinationseignung einer Linie deren Fähigkeit verstanden werden, unabhängig vom Kreuzungspartner den gleichen Effekt zu erzielen. Spezifische Kombinationseignung dagegen liegt dann vor, wenn ein beobach-

teter Effekt in einer bestimmten Kombination zweier Linien vom Erwartungswert abweicht, der durch die generelle Kombinationseignung beider Linien vorgegeben war. Generelle und spezifische Kombinationseignung können auf sehr verschiedenartige genetische Ursachen zurückzuführen sein, im vorliegenden Versuche jedoch sind die Möglichkeiten durch die Wahl des Versuchsmaterials begrenzt.

Nur bei genetisch bekanntem Material ist es möglich, eine einwandfreie Entscheidung über die Ursachen der Kombinationseignung zu fällen, bei nicht oder nur unvollständig bekanntem Material ist man gezwungen, durch bestimmte, einschränkende Voraussetzungen die Grundlage für Näherungslösungen zu schaffen. Diese Näherungslösungen betreffen stets nur durchschnittliche Effekte der beteiligten Gene, und in vielen Fällen wird durch die Wahl der Prämissen auch die Interpretation der Ergebnisse vorausbestimmt (JINKS 1954, KEMPTHORNE 1955, 1956), so vor allem durch Voraussetzungen über Distributionen und Frequenzen der an der Merkmalsbildung beteiligten Allele, durch Voraussetzung der Zahl der für jeden Locus möglichen Allele und schließlich durch Annahmen über die Genwirkungen selbst. Trotz des unbestreitbaren Wertes dieser Verfahren zur biometrischen Behandlung und Interpretation quantitativer Erbgänge für die praktische Züchtung, erschien es im vorliegenden Falle angebracht, die ihnen noch innewohnenden Schwächen zu vermeiden, um mit eindeutigen Resultaten aufwarten zu können. Es ist also eine direkte Schätzung nicht nur der Kombinationseignung, sondern auch der allelen und nicht-allelen Interaktionen möglich, soweit es ein Feldversuch zuläßt, dessen Besonderheiten eingangs diskutiert wurden. Es erschien dies auch im Hinblick auf die beabsichtigte Herleitung der Wachstumskurven und den Vergleich ihrer Parameter notwendig.

Die generelle Kombinationseignung einer Linie wollen wir als gegeben ansehen, wenn Additivität des durch sie hervorgerufenen Effektes auf das Höhenwachstum nachgewiesen werden kann. Es müßte sich selbstverständlich nicht um Additivität im strengen Sinne des Wortes handeln, vielmehr wäre auch darn generelle Kombinations-eignung anzunehmen, wenn Additivität erst nach irgendeiner Transformation der Beobachtungen nachzuweisen wäre (MATHER 1949). Im vorliegenden Versuch ist dies unnötig, man kann ohne weiteres von einfacher Additivität der Effekte ausgehen. Definitionsgemäß soll die spezifische Kombinationseignung durch Abweichung von der Additivität gemessen werden.

Um zugleich die Parallele zu den Möglichkeiten von Versuchen der Forstpflanzenzüchtung herzustellen sei darauf hingewiesen, daß es vorerst nur in wenigen Fällen gelingen dürfte, vollständige Eltern-Nachkommenschafts-vergleiche durchzuführen. Ausnahmen bestehen etwa bei Art- oder Herkunftskreuzungen, wenn man glaubt, die Innerart- oder Innerherkunftsvariabilität gegenüber der zweifellos größeren Zwischenart- oder Zwischenherkunfts-variabilität vernachlässigen zu können, wie es auch Voraussetzung bei der Verwendung von Inzuchtlinien ist, die wohl nur in seltensten Fällen „reine Linien“ im engen Sinne des Wortes darstellen (das trifft selbstverständlich auch für den vorliegenden Versuch zu, bei dem unterstellt wird, daß — gemessen an den Effekten der untersuchten Allele — etwa noch vorhandene Heterozygotie aus unvollständiger Inzucht oder neu hinzugekommenen Kleinmutationen vernachlässigt werden kann). In allen anderen Fällen jedoch muß die Herstellung von Inzuchtlinien der

Holzarten abgewartet werden, bevor man daran gehen kann, biometrisch-genetische Analysen auch an Forstpflanzen durchzuführen, die über die generelle Schätzung gewisser Effekte hinausgeht, wie sie etwa STRAND (1952) vorschlägt. Es soll dies nicht bedeuten, daß eine solche Analyse vollständig außerhalb aller theoretischen Möglichkeiten liegt: Die Grenzen sind hier vielmehr von den praktischen Gegebenheiten gezogen, m. a. W. von den schwerfälligen und kostspieligen Methoden der Forstpflanzenzüchtung.

Auch der Verwendung von Klonpflanzen zur Schätzung der elterlichen Merkmale anstelle von Parentallinien stehen in den meisten Fällen erhebliche praktische Schwierigkeiten entgegen, selbst dann, wenn man von den vermuteten Klonalterungserscheinungen absieht (SCHRÖCK 1956, ROHMEDE 1956).

Infolgedessen wird man sich in Versuchen der Forstpflanzenzüchtung vorerst beschränken müssen auf die generelle Analyse geeigneter Kreuzungspläne, im Idealfall des Diallels. Die Auswertung des vorliegenden Versuchsmodells wurde im wesentlichen auf diese Notwendigkeiten abgestellt. Ein Unterschied freilich ist gemacht worden: Als Bezugsgröße für die genetischen Effekte fungiert die von allen anderen Wirkungen befreite Sippe 50 normal, während man in forstlichen Versuchen selbstverständlich den Versuchsdurchschnitt für diesen Zweck wählen würde. Doch ist dies belanglos für das Resultat.

Schätzung der Kombinationseignung zu verschiedenen Aufnahmeterminen

Wie die relative Wachstumsleistung der Sorten eines Versuches müssen sich auch die zahlenmäßigen Werte der biometrischen Maßzahlen im Laufe von Wachstum und Entwicklung eines Versuches ändern. Die erste hieraus entstehende Frage ist die, ob auch die generelle und spezifische Kombinationseignung davon betroffen werden. Um sie beantworten zu können genügt es, die additive und nichtadditive Komponente der genetischen Varianz zu allen Aufnahmeterminen zu erheben und einander gegenüberzustellen. Das Verhältnis von additiver zu nichtadditiver Varianzkomponente ist selbstverständlich nicht konstant während der gesamten Versuchsdauer. Es muß ein Maximum erreichen, wenn die Summe der Abweichungsquadrate der einzelnen additiven Wirkungen ihren Höchstwert annimmt, falls nicht gleichzeitig auch die in der nicht additiven Komponente zusammengefaßten Interaktionen in ähnlichem Maße gewachsen sind. Das Maximum der Summe additiver Wirkungen muß nicht notwendig erst zu Versuchsende erreicht sein. Zu berücksichtigen bleibt auch die Entwicklung des Versuchsfehlers, der beiden Varianzkomponenten gemeinsamer Bestandteil ist.

Es genügt also der Nachweis, daß die Additivität im Prinzip erhalten bleibt, um eine allgemeine Kombinationseignung bezüglich des Wachstums annehmen zu können. Weiteren Aufschluß erhält man aus der Untersuchung der Regressionen von mittleren Linieneffekten zu den entsprechenden Beobachtungen in den Kreuzungsgruppen, auf die noch zurückzukommen sein wird.

Nun erlauben die Gruppierungen einer diallelen Tafel ohne Reziproke und Selbstungen keinen orthogonalen Vergleich. Eine Lösung auch für diesen Fall gibt jedoch YATES (1947). Bezeichnet man den für Sippe 50 anzunehmenden Durchschnittswert zum Zeitpunkt einer bestimmten Messung mit AA , diejenigen der anderen Parental-

linien mit $a_i a_j$ und der Kreuzungsnachkommenschaften mit $AA + a_i$ bzw. $AA + a_i + a_j$, so kann man die Summen über den Kreuzungsgruppen (= Summe der Mittelhöhen aller Kreuzungen mit einem bestimmten Elter) in algebraischer Form schreiben und erhält für jede einzelne Messung des Versuchs ein System von 14 Gleichungen, deren Koeffizientenmatrix symmetrisch ist (Tab. 1). Die 3. Gruppe z. B. besteht aus den Kombinationen 3×1 , 3×2 , 3×4 , , 3×15 (Selbstungen sind ausgeschlossen, um auf die Berücksichtigung der Dominanz verzichten zu können). Diese Kombinationen erhalten die Werte $AA + a_3$, $AA + a_2 + a_3$ usw. Bei Summieren dieser Ausdrücke erhält man die allen Kombinationen gemeinsamen Größen AA und a_3 je 13mal, alle anderen a_i je einmal, wie es in der 3. Zeile der Tabelle 1 zu ersehen ist.

Infolge der einfachen Struktur der symmetrischen Koeffizientenmatrix können AA und a_i trotz der großen Zahl von Unbekannten des Gleichungssystems relativ rasch ermittelt werden und man kann eine Streuungszerlegung der genetischen Varianz in additive und nichtadditive Komponente durchführen:

$$s_{\text{add.}}^2 = (N_{AA} \cdot AA + N_{a_2} \cdot a_2 + \dots + N_{a_{15}} \cdot a_{15}) - \frac{(AA + AAa_2 + \dots + AAa_{14} a_{15})^2}{M}$$

$$s_{\text{nicht add.}}^2 = (AA^2 + AAa_2^2 + \dots + AAa_{14} a_{15}^2) - (N_{AA} \cdot AA + N_{a_2} \cdot a_2 + \dots + N_{a_{15}} \cdot a_{15})$$

Die Zahl der in die Rechnung einzubeziehenden Kombinationen M beträgt in unserem Beispiel 92 (incl. Sippe 50 normal). Für die additive Komponente stehen 13, für den nichtadditiven Rest 78 FG zur Verfügung. In Tabelle 2 sind die numerischen Werte der Gruppensummen N_{AA} bzw. N_{a_i} zu den einzelnen Aufnahmeterminen zusammengestellt, Tabelle 3 enthält die daraus errechneten additiven Beträge a_i und die gemeinsame Größe AA . Außerdem sind für jede Messung in dieser Tabelle die Varianzkomponenten $s_{\text{add.}}^2$ und $s_{\text{nicht add.}}^2$ enthalten.¹⁾

Um beide Komponenten und ihr Verhältnis zueinander bzw. zum Versuchsfehler s_F^2 richtig zu beurteilen, muß berücksichtigt werden, daß die nicht additive genetische Varianz außer ihrem durch das Vorkommen nichtalleler Interaktionen erklärten Anteil auch alle diejenigen Umwelteinflüsse widerspiegelt, die einzelne Nachkommenschaften in anderer Weise betreffen, als ihre zugehörigen Gruppenmittel. Hierher gehören die zweifellos etwas unterschiedlichen Wachstumsbedingungen vor Versuchsbeginn, d. h. im Gewächshaus, die nicht eliminiert werden können. Weiter aber auch Interaktionen zum wechselnden Milieu, deren Bedeutung bereits hervorgehoben wurde, und die ebenfalls in einer Störung der Additivität der Geneffekte resultieren müssen, sowie andere, zum Komplex der eingangs erwähnten, nur unvollständig oder gar nicht erfaßten Wirkungen und Interaktionen gehörigen Einflüsse. Die nicht additive Komponente umfaßt also einen ganzen Komplex all jener Variationsursachen, die nicht näher zu analysieren sind, und sie ist deshalb als Maßzahl genetischer Effekte bedeutend weniger zuverlässig als die additive Komponente.

Ein Vergleich des Trends der beiden Komponenten sowie des Versuchsfehlers zeigt, daß Fluktuationen allein

¹⁾ Verf. ist Herrn Dipl.-Math. Dr. E. WALTER, Göttingen, für wertvolle Hilfe bei der Auswertung des Versuches zu Dank verpflichtet.

Tabelle 1: — Normalgleichungen zum Antirrhinumversuch 1956

$N_{AA} = 92 AA + 13a_2 + 13a_3 + 13a_4 + 13a_5 + 13a_6 + 13a_7 + 13a_8 + 13a_9 + 13a_{10} + 13a_{12} + 13a_{13} + 13a_{14} + 13a_{15}$
$Na_2 = 13 AA + 13a_2 + a_3 + a_4 + a_5 + a_6 + a_7 + a_8 + a_9 + a_{10} + a_{12} + a_{13} + a_{14} + a_{15}$
$Na_3 = 13 AA + a_2 + 13a_3 + a_4 + a_5 + a_6 + a_7 + a_8 + a_9 + a_{10} + a_{12} + a_{13} + a_{14} + a_{15}$
$Na_4 = 13 AA + a_2 + a_3 + 13a_4 + a_5 + a_6 + a_7 + a_8 + a_9 + a_{10} + a_{12} + a_{13} + a_{14} + a_{15}$
$Na_5 = 13 AA + a_2 + a_3 + a_4 + 13a_5 + a_6 + a_7 + a_8 + a_9 + a_{10} + a_{12} + a_{13} + a_{14} + a_{15}$
$Na_6 = 13 AA + a_2 + a_3 + a_4 + a_5 + 13a_6 + a_7 + a_8 + a_9 + a_{10} + a_{12} + a_{13} + a_{14} + a_{15}$
$Na_7 = 13 AA + a_2 + a_3 + a_4 + a_5 + a_6 + 13a_7 + a_8 + a_9 + a_{10} + a_{12} + a_{13} + a_{14} + a_{15}$
$Na_8 = 13 AA + a_2 + a_3 + a_4 + a_5 + a_6 + a_7 + 13a_8 + a_9 + a_{10} + a_{12} + a_{13} + a_{14} + a_{15}$
$Na_9 = 13 AA + a_2 + a_3 + a_4 + a_5 + a_6 + a_7 + a_8 + 13a_9 + a_{10} + a_{12} + a_{13} + a_{14} + a_{15}$
$Na_{10} = 13 AA + a_2 + a_3 + a_4 + a_5 + a_6 + a_7 + a_8 + a_9 + 13a_{10} + a_{12} + a_{13} + a_{14} + a_{15}$
$Na_{12} = 13 AA + a_2 + a_3 + a_4 + a_5 + a_6 + a_7 + a_8 + a_9 + a_{10} + 13a_{12} + a_{13} + a_{14} + a_{15}$
$Na_{13} = 13 AA + a_2 + a_3 + a_4 + a_5 + a_6 + a_7 + a_8 + a_9 + a_{10} + a_{12} + 13a_{13} + a_{14} + a_{15}$
$Na_{14} = 13 AA + a_2 + a_3 + a_4 + a_5 + a_6 + a_7 + a_8 + a_9 + a_{10} + a_{12} + a_{13} + 13a_{14} + a_{15}$
$Na_{15} = 13 AA + a_2 + a_3 + a_4 + a_5 + a_6 + a_7 + a_8 + a_9 + a_{10} + a_{12} + a_{13} + a_{14} + 13a_{15}$

Tabelle 2: — Numerische Werte der Normalgleichung

	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8. Messung
N_{AA}	4.402.8	6.256.5	12.127.6	21.255.2	32.940.4	38.192.1	40.426.8	41.117.6
Na_2	495.7	700.3	1.312.0	2.240.8	4.018.1	5.211.8	5.661.7	5.808.9
Na_3	627.3	866.3	1.594.4	2.811.7	4.370.4	5.031.3	5.318.6	5.500.7
Na_4	666.9	930.8	1.776.4	3.118.4	4.858.6	5.606.2	5.929.5	6.009.3
Na_5	684.5	936.2	1.810.2	3.199.2	4.745.8	5.312.0	5.599.1	5.685.9
Na_6	604.3	873.6	1.712.4	3.024.0	4.681.0	5.375.3	5.722.9	5.833.1
Na_7	679.3	945.1	1.832.7	3.058.7	4.602.9	5.354.7	5.720.4	5.822.9
Na_8	650.4	921.5	1.816.0	3.160.4	4.718.1	5.348.7	5.607.6	5.717.9
Na_9	570.6	837.1	1.706.3	3.114.3	4.895.0	5.638.6	5.957.3	6.012.6
Na_{10}	741.4	1.024.5	1.936.7	3.392.5	4.901.9	5.484.9	5.737.3	5.840.3
Na_{12}	625.2	918.3	1.828.8	3.241.4	4.995.0	5.705.2	5.975.4	6.008.9
Na_{13}	608.7	891.5	1.755.8	3.097.6	4.856.9	5.604.0	5.881.6	5.938.8
Na_{14}	693.8	985.9	1.849.2	3.159.4	4.625.6	5.334.3	5.636.2	5.726.5
Na_{15}	591.5	865.0	1.758.9	3.132.5	4.717.1	5.366.6	5.664.1	5.756.8
	8.776.8	12.465.8	24.156.8	42.336.8	65.560.0	75.977.0	80.418.8	81.792.3

Tabelle 3: — Additive Beträge, additive und nichtadditive Streuungskomponente

	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8. Messung
AA	3.59	5.29	9.98	17.74	37.24	48.48	52.46	53.79
a_2	-0.13	-0.33	-0.98	-2.45	-2.92	-0.24	+0.69	+1.01
a_3	+1.24	+1.40	+1.96	+3.50	+0.75	-2.12	-2.89	-2.20
a_4	+1.65	+2.07	+3.86	+6.69	+5.83	+3.87	+3.48	+3.10
a_5	+1.83	+2.13	+4.21	+7.54	+4.66	+0.80	+0.04	-0.27
a_6	+1.00	+1.47	+3.19	+5.71	+3.98	+1.46	+1.33	+1.26
a_7	+1.78	+2.22	+4.45	+6.07	+3.17	+1.25	+1.30	+1.16
a_8	+1.48	+1.97	+4.27	+7.13	+4.37	+1.19	+0.12	+0.06
a_9	+0.65	+1.09	+3.13	+6.65	+6.21	+4.21	+3.77	+3.13
a_{10}	+2.42	+3.05	+5.53	+9.55	+6.28	+2.60	+1.48	+1.35
a_{12}	+1.21	+1.94	+4.41	+7.98	+7.25	+4.90	+3.96	+3.09
a_{13}	+1.04	+1.66	+3.65	+6.48	+5.82	+3.85	+3.05	+2.36
a_{14}	+1.93	+2.64	+4.62	+7.12	+3.41	+1.04	+0.42	+0.15
a_{15}	+0.86	+1.38	+3.68	+6.84	+4.36	+1.37	+0.71	+0.47
s^2_{add}	54.85	85.20	340.63	1069.35	933.72	390.36	230.36	213.85
$s^2_{nicht\ add}$	5.29	6.81	17.55	43.17	13.50	24.98	49.07	26.52
s^2_{Fehler}	0.35	0.42	1.54	3.39	4.32	6.71	9.59	9.49
s^2_{add}	10.37	12.51	19.41	24.77	69.16	15.63	4.69	8.06
$s^2_{nicht\ add}$	15.11	16.21	11.40	12.73	3.13	3.72	5.12	2.79
s^2_{Fehler}	17.22	23.35	47.94	83.71	59.01	28.90	23.24	19.61
$\Sigma a_i $	+1.30	+1.75	+3.54	+6.06	+4.09	+1.86	+1.34	+1.13

für die nichtadditive Komponente vorhanden sind, während die beiden anderen eine regelmäßige Entwicklung durchmachen. Man kann aus diesen Fluktuationen wohl ablesen, daß in der Tat einzelne Nachkommenschaften Interaktionen zum wechselnden Milieu ausgesetzt waren, deren Einfluß recht bedeutend gewesen sein muß. Wir wollen daraus schließen, daß bei der genetischen Interpretation der nicht additiven Komponente Vorsicht angebracht ist. Dies gilt natürlich für alle Messungen dieses Versuchs und auch für alle ähnlichen Versuche, die zwar nur ein einziges Mal gemessen werden, deren zu beurteil-

ende Merkmale aber ähnlichen Einflüssen unterliegen. Hierher dürften fast alle Ertragsversuche zu zählen sein.

Auch der Trend einzelner Blockkorrekturen (Tab. 4) ist in ähnlicher Hinsicht interessant. Die Bodenunterschiede, deren Ausdruck die mittlere Blockkorrektur ist, haben zwar im ganzen einen zunehmenden Einfluß, wie die ständig wachsende Blockstreuung s^2_b anzeigt, in einzelnen Fällen jedoch erreichen sie ihren größten Wert schon vor Versuchsende, um dann wieder kleiner zu werden. Auch hier war offenbar der Boden nicht gleichwertig im Sinne strenger Additivität der Blockeffekte und bezogen auf die

Tabelle 4: — Blockkorrekturen, Blockstreuungen und Versuchsfehler 1956

Blocks	1	2	3	4	5	6	7	8
1 x	+0.8	+2.1	+0.9	+3.8	+ 8.2	+ 4.4	+ 5.2	+ 5.2
2 x	+0.5	+1.6	+0.8	+2.2	+ 3.8	+ 1.9	+ 3.6	+ 2.7
3 x	+0.2	+1.2	+0.9	+1.4	+ 1.6	+ 3.1	+ 0.3	+ 0.3
4 x	+0.0	+1.2	+1.5	+3.3	+ 4.8	+ 1.3	+ 2.2	+ 0.3
5 x	+0.7	+1.9	-2.6	-1.8	+ 4.6	+ 3.6	+ 2.8	+ 3.5
6 x	-0.4	+1.1	-2.7	-1.5	+ 6.5	+ 4.2	+ 3.3	+ 1.9
7 x	+0.1	+1.8	-0.1	+4.1	+15.0	+13.0	+11.3	+11.4
8 x	+0.6	+2.3	+0.1	+3.9	+13.7	+12.9	+14.8	+12.5
9 x	+0.7	+2.0	-0.7	+1.3	+ 9.8	+ 8.7	+ 7.7	+ 6.4
10 x	+1.4	+2.1	-1.5	+2.0	+10.9	+10.9	+11.8	+ 7.3
1 y	+1.3	-0.7	+0.7	-2.5	-10.5	-10.7	-11.0	- 8.9
2 y	+0.1	-1.1	+0.8	-0.3	- 6.1	- 1.8	- 2.5	- 0.9
3 y	-0.5	-2.3	-1.9	-3.5	- 9.5	- 3.0	- 4.7	- 2.0
4 y	-1.1	-2.0	+1.0	-1.4	- 6.1	- 5.2	- 7.4	- 6.1
5 y	-0.4	-1.7	+0.8	+0.9	- 3.2	- 4.0	- 2.7	- 2.0
6 y	-0.7	-1.4	+1.1	-1.0	- 6.9	- 8.0	- 5.2	- 4.8
7 y	-1.0	-1.8	+1.3	-1.7	- 6.5	- 7.1	-10.0	- 8.3
8 y	-0.7	-1.9	-0.4	-3.5	- 9.4	- 6.3	- 2.4	- 3.9
9 y	-0.8	-2.0	-0.4	-3.7	-11.1	-10.1	- 9.4	- 6.9
10 y	-0.5	-2.0	+0.4	-1.9	- 9.5	- 7.8	- 7.6	- 7.1
w	0.0721	0.0614	0.0769	0.0799	0.0905	0.883	0.0977	0.0862
s ² Blocks	1.93	1.59	10.51	26.96	76.73	99.67	110.80	113.23
s ² Fehler	0.35	0.42	1.54	3.39	4.32	6.71	9.59	9.49

Gesamtentwicklung des Versuchs, sondern muß in verschiedenen Entwicklungsstadien unterschiedliche Wertigkeit auf das relative Wachstum der Sorten gehabt haben. Noch deutlicher kommt dies zum Ausdruck bei den entsprechenden Daten des Versuches von 1955, der auf anderem Boden angelegt und einem gänzlichen anderen Witterungsverlauf ausgesetzt war. Bei diesem Versuch nimmt gegen Versuchsende die Blockstreuung deutlich geringere Werte an, es beginnen sich also die anfänglich vorhan-

denen größeren Bodenunterschiede auszugleichen (Tab. 5). Man kann diesem wechselnden Bodeneinfluß gleiche Wirkungen auf die Art des Wachstumsablaufes unterstellen, wie wechselnder Witterung.

Durchschnittliche Dominanz und nähere Analyse der Kombinationseignung

Bei der Herleitung des durchschnittlichen Dominanzgrades müssen die Elterlinien mit berücksichtigt werden (Tab. 6). Für die 7. Messung, auf die sich die Daten dieser Tabelle beziehen, ist die Summe aller Parentallinien

$$SP = 4.721,5 = 14 AA + 2S d_{a_1}$$

und die Summe aller F₁-Kombinationen

$$SF_1 = 39.992,0 = 91 AA + 13 S d_{a_1} + 13 S h_{a_1}$$

wenn man MATHERS (1949) Bezeichnungen für lineare und nichtlineare (Dominanz) Wirkung der Allele einführt und annimmt, daß die nichtallelen Interaktionen sich insgesamt kompensieren. Die beiden Gleichungen liefern zunächst die mittlere Dominanz zu

$$\bar{h}_{a_1} = + 6,88 \text{ cm}$$

Tabelle 3 liefert eine zuverlässige Schätzung für AA, und man kann aus den beiden Gleichungen auch \bar{d}_{a_1} errechnen:

$$\bar{d}_{a_1} = - 5,55 \text{ cm}$$

Daraus folgt:

$$\bar{d}_{a_1} + \bar{h}_{a_1} = + 1,33 \text{ cm}$$

eine Differenz, die bereits als Mittel der beobachteten

Tabelle 5: — Blockkorrekturen, Blockstreuungen und Versuchsfehler 1955

Blocks	1	2	3	4	5	6	7	8
1x	-0.04	-0.17	-0.28	-2.69	-4.75	-9.11	-9.51	-14.95
2x	-0.01	-0.03	+0.38	-0.60	-1.83	-5.32	-4.91	- 9.24
3x	+0.03	+0.19	+1.37	+3.31	+3.51	+2.35	+1.29	+ 2.62
4x	+0.04	+0.34	+1.29	+1.93	+2.28	+1.11	+0.80	+ 0.39
5x	+0.03	+0.07	+0.31	-1.98	-2.70	-4.85	-2.09	- 2.62
6x	+0.02	+0.00	+0.26	-2.52	-4.37	-4.08	-1.90	- 3.71
7x	-0.06	-0.30	+0.16	-1.34	-1.46	-1.67	-0.45	- 1.54
8x	-0.06	-0.10	+0.25	-0.14	-0.10	+0.64	+1.34	+ 1.19
1y	-0.02	-0.10	-0.52	+0.10	-0.73	+0.44	+0.88	+ 3.35
2y	-0.04	-0.18	-0.36	+1.38	+2.26	+3.69	+3.41	+ 5.01
3y	+0.02	+0.14	-0.34	+0.80	+3.60	+5.09	+3.84	+ 6.36
4y	-0.05	-0.12	-0.10	+2.25	+4.42	+5.42	+3.36	+ 5.00
5y	-0.01	-0.06	-0.62	-0.78	-1.58	-0.20	-0.05	+ 1.09
6y	+0.09	+0.10	-0.63	-0.45	+0.83	+2.23	+1.48	+ 3.00
7y	+0.06	+0.15	-0.46	-0.35	-1.45	+0.65	+0.29	+ 0.94
8y	-0.01	-0.03	-0.70	+1.08	+2.08	+3.63	+2.21	+ 3.10
w	0.0120	0.0379	0.0666	0.0953	0.0988	0.1035	0.0985	0.1608
s ² Blocks	0.4794	0.6879	1.5800	9.2782	22.4896	27.2986	22.2536	19.2764
s ² Fehler	0.4135	0.4160	0.583	1.5953	3.3814	3.3252	4.4962	5.2060

Tabelle 6: — Wachstumswerte (Summen aus 8 Wiederholungen) der 7. Messung

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	13	14	15
1	434.8	447.7	404.9	451.1	418.8	423.7	422.5	416.9	436.7	448.3	450.2	413.8	409.7	428.0
2		399.9	428.4	419.9	450.0	443.3	410.4	433.8	433.2	466.8	429.1	447.1	441.5	410.5
3			313.1	420.4	395.2	414.6	406.2	373.3	448.0	400.5	424.5	423.7	385.4	393.5
4				456.2	453.4	464.7	473.5	462.9	462.3	471.6	469.1	460.6	460.5	459.5
5					360.2	429.6	433.7	422.6	441.1	420.1	447.4	458.7	417.4	411.1
6						356.0	444.9	429.1	442.6	443.5	463.4	441.4	446.6	435.5
7							102.5	395.3	443.1	430.9	483.0	475.5	450.6	450.8
8								326.9	481.6	421.1	475.1	432.0	433.3	430.6
9									97.4	491.7	489.9	478.3	438.5	470.3
10										445.1	449.8	454.6	412.5	425.9
12											356.7	483.9	444.1	465.9
13												467.9	462.8	449.2
14													341.6	433.3
15														263.2

additiven Beträge in Tabelle 3 zu + 1,34 cm ermittelt wurde. Beide Größen stehen in ausreichender Übereinstimmung.²⁾

Diese Mittelwerte nun — sie bilden einen wesentlichen Bestandteil einiger Verfahren der „biometrischen Genetik“ quantitativer Merkmale — sind aus sehr heterogenem Zahlenmaterial berechnet worden. Für unseren Zweck sind sie nur von begrenztem Wert. Sie wurden lediglich deshalb berechnet, um zu zeigen, daß sie sehr oft als Zusammenfassung unterschiedlicher Einzelwirkungen aufzufassen und dementsprechend zu behandeln sind. Ein Vergleich von Parentallinien und Nachkommenschaften zeigt alle Dominanzgrade, von der fast intermediären, bis zur vollausgeprägten und Superdominanz.

Ein Vergleich mit den Vorjahresergebnissen führt bei einigen Linien zu Widersprüchen. Offenbar sind im Einzelfall erhebliche Interaktionen zum Milieu vorhanden. Es ist dies nicht unerwartet, weil gerade bei *Antirrhinum* derartige Interaktionen bezüglich des Wachstums und der „Heterosis“ bereits nachgewiesen wurden (HANEY et. al. 1953, GARTNER et. al. 1953). Möglicherweise sind diese Interaktionen weniger ausgeprägt, wenn man Versuchsmaterial benutzt, das zu hochgradiger Heterozygotie führt, weil in diesem Falle die Interaktionen einzelner Loci einander kompensieren dürften. So fand ALLARD (1956) keinen oder doch nur unbedeutenden Einfluß der Umweltkomponente beim Vergleich zweier in aufeinander folgenden Jahren mit gleichem Material durchgeführten Versuchen von JINKS mit *Nicotiana rustica*. Doch ist dieser Versuch nicht voll beweiskräftig, da er lediglich die Interaktion der Jahreswitterung am gleichen Anbauort und nur für 2 Jahre enthält. Leider war es nicht möglich, die Milieuinteraktionen in den Versuch mit einzubeziehen, so daß diese äußerst interessante Frage nicht entschieden werden kann, die für praktische Anwendung der Methoden der „Quantitativen Genetik“ auch in der Forstpflanzenzüchtung von entscheidender Bedeutung ist (SPRAGUE 1955).

Dementsprechend würde auch die Anwendung eines Verfahrens zur Schätzung genetischer Parameter in diallelen Tafeln, etwa desjenigen von HAYMAN-JINKS (1953) in unserem Falle züchterisch zu wenig sinnvollen Werten führen müssen (Tab. 6, Fig. 1). Es ist mit dieser Feststellung keineswegs eine negative Kritik des genannten Verfahrens oder ähnlicher Methoden verbunden, das bei Zutreffen der genetischen Voraussetzungen in eleganter Weise Aufschluß über durchschnittliche Werte von Dominanz und Epistasie gibt. Überdies hat JINKS (1956) seine früher erhaltenen Ergebnisse auf andere Art zu bestätigen vermocht, so daß Zweifel daran zunächst ausgeschlossen erscheinen. Vielmehr ist lediglich beabsichtigt, auf die Schwierigkeiten der Anwendung biometrischer Verfahren zur Schätzung genetischer Parameter überall dort hinzuweisen, wo keine begründeten Voraussetzungen über Gendistribution usw.

²⁾ Herr Dr. B. I. HAYMAN, Lincoln, New Zealand, hat freundlicherweise die diallele Tafel der 7. Messung, auf die sich die obigen Angaben beziehen, einer biometrischen Analyse unterzogen und findet aus den erhaltenen Statistiken sowie aus der Vr/Wr Regression ebenfalls Indikation geringer Superdominanz, wie sie aus unseren Zahlen ersichtlich ist.

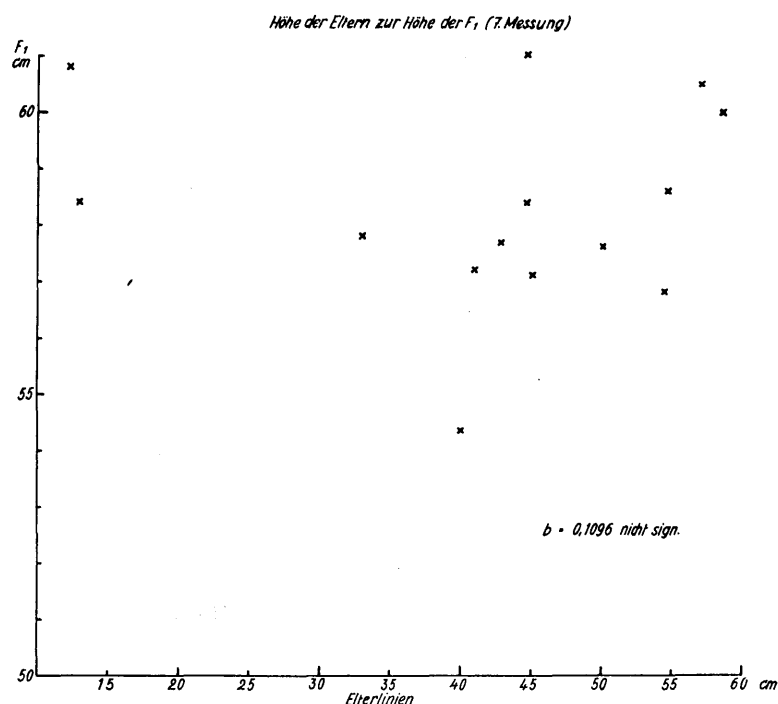


Fig. 1. — Regression der mittleren Höhe der Elterlinien und zugehörigen Kreuzungsgruppen. Der angegebene Regressionskoeffizient wurde unter Vernachlässigung der Extremabweicher Nr. 7 und 9 berechnet.

getroffen werden können, und das dürfte in der Praxis der Forstpflanzenzüchtung sehr häufig der Fall sein.

Erweist sich also die Regression zwischen Eltern und Nachkommenschaften unter diesen Umständen als ungeeignet, so ist es doch möglich, über die Regression der unter Vernachlässigung der Parentallinien errechneten Gruppenmittel zu den einzelnen Kreuzungsgruppen eine nähere Analyse der Versuchsergebnisse durchzuführen. Diese Regression muß — Additivität vorausgesetzt — stets der Einheit entsprechen, und überzufällige Abweichungen von der mittleren Gruppenregression zeigen nichtallele Interaktionen an. Signifikante Abweichungen der Gruppenregressionen untereinander deuten darüberhinaus auf Fälle gehäuftens Auftretens derartiger Interaktionen in den betroffenen Gruppen.

Die mittlere Regression aus allen Gruppen ist erwartungsgemäß $\bar{b} = 1,0358 \approx 1$ (Tab. 7, für die 7. Messung). Es

Tabelle 7: — Mittlere Gruppenregressionen für die 1., 3., 5. und 7. Messung. (Die Effekte der jeweils eigenen Gruppe sind nicht eliminiert.)

Gruppe	Regr. Koeffizient der Messung			
	1	3	5	7
1	+0.8047	+0.1811	+0.2491	+0.7466
2	+0.6039	+0.1629	+0.1267	−0.0813
3	+0.8697	+0.6500	+0.4044	+1.3662
4	+1.7487	+1.4222	+1.3858	+0.7867
5	+0.8971	+1.3776	+0.8242	+1.0994
6	+1.2173	+1.1104	+0.9142	+0.8360
7	+1.7571	+1.5299	+1.5360	+1.4596
8	+1.1071	+1.2865	+1.0327	+1.8065
9	+0.8063	+1.1693	+1.3694	+0.8097
10	+1.5463	+1.4352	+0.7615	+1.4061
12	+1.0514	+1.0944	+1.2237	+1.1813
13	+0.4236	+0.8827	+1.1362	+1.1568
14	+1.2425	+1.1896	+0.9814	+1.2194
15	+1.0109	+1.0547	+1.1554	+1.4615
\bar{b}	+1.0816	+1.0831	+0.9637	+1.0358

müssen jedoch signifikante Differenzen zwischen den Gruppenregressionen angenommen werden (Tab. 8), und

Tabelle 8: — Prüfung der Homogenität der Regressionen aus Tabelle 7

Streuungsursache	FG	s ²			
		1.	3.	5.	7. Messg.
Um Regr. Linien	154	40.25	106.24	321.91	217.61
Diff. zw. Regr.	13	53.42	346.68	903.20	750.39

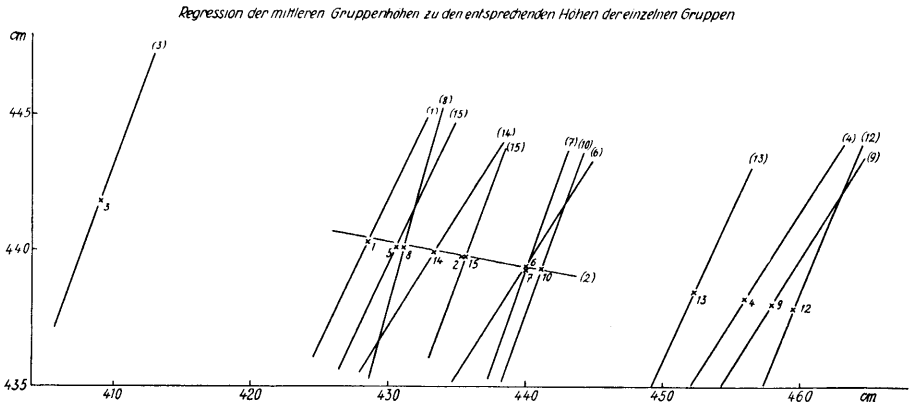


Fig. 2: — Regression der Kreuzungsgruppen zu den Gesamtmitteln der einzelnen Gruppen. Nr. 2 weist als einzige erhebliche Abweichungen von der mittleren Regression aus allen Gruppen auf (7. Messung).

der Überblick in Figur 2 zeigt, daß vor allem die Gruppe 2 hierfür verantwortlich ist. Der Trend der Regressions-schwerpunkte in Figur 2 ist eine Folge der noch vorhandenen Korrelation zwischen den einzelnen Regressionen. Weiter geht aus Figur 2 hervor, daß die Regressionskoeffizienten unabhängig von der Größe der Gruppenmittel zu sein scheinen.

Die gleiche Rechnung, auch für die vorhergehenden Messungen ausgeführt, liefert zwar im einzelnen abweichende Werte der Regressionskoeffizienten, das Vorhandensein der Regression aber ist von Anfang an ersichtlich. Es bestätigt dies die Resultate der Streuungserlegung, deren additive Komponente der genetisch bedingten Varianz auf die gleichen Ursachen zurückgeht, wie die Gruppenregressionen, und die ebenfalls zum Zeitpunkte der

Tabelle 9: — Mittlere Gruppenregression der 7. Messung unter Vernachlässigung der Gruppe 2 und nach Bereinigung der Gruppenmittel jeweils von ihren Eigenwerten

Gruppe	Regr. Koeffizient
1	+0.6653
3	+1.2600
4	+0.6226
5	+1.0290
6	+0.7456
7	+1.2365
8	+1.6414
9	+0.5402
10	+1.2619
12	+1.0305
13	+0.9913
14	+1.1206
15	+1.3377
\bar{b}	+1.0251

Prüfung der Homogenität der Regr.-Koeffizienten:

Streuungsursache	FG	s ²
Um Regressionslinien	130	214.44
Zwischen Regr.-Koeffizienten	12	275.08 (nicht signif.)

1. Messung bereits von entscheidendem Einfluß war. Am Zustandekommen der signifikanten Heterogenität der Regressions-Koeffizienten sind bezeichnenderweise stets die Gruppe 2 und anfänglich auch die Gruppe 1 maßgeblich beteiligt — eine Erklärung dafür soll später versucht werden.

Unabhängige Wertepaare für jede Gruppenregression erhält man, wenn die Nachkommenschaften der betreffenden Kreuzungsgruppe jeweils zur Berechnung der Gruppenmittel eliminiert werden. Die so berechneten Regressionskoeffizienten sind in Tabelle 9 zusammengestellt. Außerdem wurde hier die 2. Gruppe fortgelassen, die als hauptverantwortlich für die Heterogenität der Regressionskoeffizienten anzusehen ist. Der Varianzenquotient $F = 275,08 : 213,44 = 1,29$ zur Prüfung der Homogenität der Gruppenregressionen ist danach nicht mehr signifikant (für 12 bzw. 130 Freiheitsgrade), infolgedessen steht der Annahme sehr ähnlicher Verhältnisse für alle noch verbliebenen Gruppen nichts mehr im Wege.

Das bedeutet nun nicht, daß die Quelle aller nichtadditiven Wirkungen allein in der 2. Gruppe zu suchen war. Eine Prüfung der Streuungen um die Gruppenregressionen ergibt immer noch signifikante Heterogenität (Tab. 10),

Tabelle 10: — Prüfung der Streuungshomogenität (Streuung um die Gruppenregressionen nach Eliminierung der Gruppe 2), 7. Messung

Gruppe	s ²
1	155.42
3	179.63
4	107.41
5	87.21
6	71.23
7	374.29
8	368.99
9	413.19
10	298.88
12	164.86
13	259.21
14	226.12
15	68.26

$\chi^2 = 22,09690$ (Tafelwert für 12 Freiheitsgrade und $p = 0,05:21,026$) (Die beim Vergleich mit dem Versuchsfehler sich ergebenden Signifikanzen zu großer Streuungen um die Gruppenregression sind in Figur 3 angegeben)

doch sind es vor allem die „zu kleinen Varianzen“ der Gruppen 15, 6 und 5, die hierfür verantwortlich sind. Ein Vergleich der Streuungen in Figur 3 zeigt dies noch einmal recht anschaulich und die Gegenüberstellung dieser Streuungen mit dem Versuchsfehler weist für 9 der 13 Gruppen signifikante Abweichungen der Beobachtungen von der mittleren Regression nach. Es ist also ein erheblicher Rest nicht additiver Effekte verblieben. Der Signifikanztest in Tab. 10 ist nicht ganz einwandfrei.

Es liegt nahe, für das grundsätzlich abweichende Verhalten der 2. Gruppe und anfänglich auch der 1. Gruppe eine Erklärung zu suchen, da in allen anderen Fällen überraschend einheitliche Verhältnisse vorlagen. Diese beiden

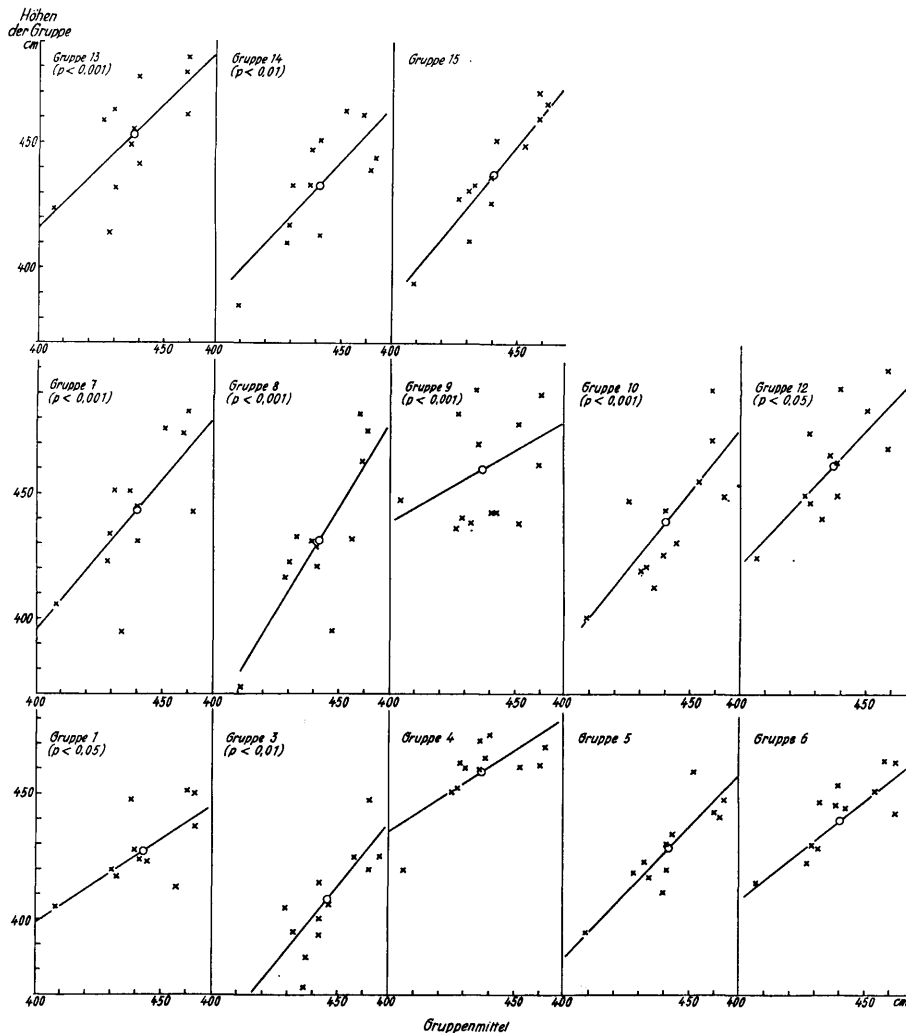


Fig. 3. — Von den Effekten jeweils der eigenen Gruppe befreite Gruppenregressionen. Die angegebenen Überschreitungswahrscheinlichkeiten beziehen sich auf das Verhältnis der Streuung um die Regression einer jeden Gruppe zur Fehlervarianz (7. Messung).

Gruppen besitzen im Vergleich zu allen anderen das langsamste Jugendwachstum, denn alle anderen den Gruppen gemeinsamen Gene bewirken ein rasches Wachstum während der ersten Versuchsabschnitte. Wahrscheinlich waren sie deshalb in der Lage, die oftmals kurzen Perioden guter Wachstumsbedingungen besser auszunutzen, als die in der Jugend trägwüchsigen Nachkommenschaften der 1. und 2. Gruppe. Für diese Annahme spricht auch das allmähliche Normalisieren der nicht ganz so trägwüchsigen Gruppe 1, während Gruppe 2 bis zum Versuchsende ihre Sonderstellung beibehält. Es würde sich dann also um den Ausdruck einer nicht rein genetisch bedingten Interaktion handeln, wobei natürlich sofort die Frage entsteht, inwieweit man überhaupt in der Lage ist, rein genetische Interaktionen (Epistasie) von derartigen „gemischten“ d. h. kompliziert genetisch- und milieubedingten zu trennen. Jedenfalls ist in Feldversuchen eine derartige Aufgliederung nicht möglich. Diese „gemischten“ Interaktionen müssen auch in Feldversuchen der Forstpflanzenzüchtung eine große Rolle spielen und zwar umsomehr, je ausgeprägter die Unterschiede der Sorten im Wachstumsrhythmus und je weniger sie untereinander verwandt sind.

Trotzdem kann aber gesagt werden, daß im Ganzen die allgemeine Kombinationseignung eine erhebliche Rolle spielte und in allen Lebensaltern nachzuweisen war. Dem-

nach wäre sie als züchterischer Wertmesser auch unter komplizierteren Versuchsbedingungen durchaus zu nutzen.

Vereinfachte Verfahren zur Abschätzung des Verhältnisses von allgemeiner und spezifischer Kombinationseignung

Durch diallele Kreuzung einer Anzahl von Zuchtstämmen, Inzuchtlinien oder — in der Forstpflanzenzüchtung wohl der häufigste Fall — von Klonen, wird man natürlich die sichersten Informationen sowohl über die allgemeine als auch über die spezifische Kombinationseignung des betreffenden Materials erhalten. Es gibt zur Feststellung der spezifischen Kombinationseignung in einem bestimmten Fall keine andere Möglichkeit, als die Prüfung gerade dieser Kombination. Für die allgemeine Kombinationseignung liegen die Dinge glücklicherweise etwas anders. Hier ist es — unter gewissen Einschränkungen — durchaus möglich, zu generellen Voraussagen zu kommen, d. h. es ist nicht nötig, alle nur möglichen Kombinationen des Diallels zu prüfen. Im Verlaufe dieser vereinfachten Prüfung der Kombinationseignung erhält man gleichzeitig Informationen auch über das Ausmaß der zu erwartenden nichtadditiven genetischen Variation und kann daraus ableiten, ob es angebracht ist, der

spezifischen Kombinationseignung größere Aufmerksamkeit zu widmen oder nicht.

Die bei der Anwendung vereinfachter Verfahren zur treffenden Voraussetzungen ergeben sich aus notwendig werdenden einschränkenden Prämissen über die Wirkungsweise, die Verteilung und Häufigkeiten der an der Merkmalsbildung beteiligten Erbanlagen. Eine unter bestimmten genetischen Voraussetzungen, d. h. in einer bestimmten Population festgestellte Kombinationseignung einer Linie o. ä. gilt zunächst ausschließlich für diese eine Population und mag durchaus eine andere Beurteilung erfahren können, wenn man sie gegen Angehörige anderer Populationen prüft. Für diesen Fall lassen sich keine bindenden Voraussagen machen, bevor man sich nicht durch das Experiment einige Aufklärung verschafft hat. Besonders bei der Anwendung vereinfachter Verfahren zur Feststellung der allgemeinen Kombinationseignung hat man diese Voraussetzungen von vornherein zu beachten, und es gilt dies uneingeschränkt auch für alle Versuche zur Abschätzung der additiven und der nichtadditiven genetischen Varianz zum Zwecke der Urteilsbildung über die künftigen Maßnahmen zur Selektion und Prüfung des Zuchtmaterials (LERNER 1950). In der forstlichen Züchtung, die noch auf längere Sicht vorwiegend mit Selektionen aus Wildpopulationen zu arbeiten gezwungen ist, bedeutet

dies die Beschränkung auf bestimmte Rassen oder Herkünfte. Vor allem hat man bei der Wahl der für manche Verfahren zur Feststellung der generellen Kombinationseignung notwendigen gemeinsamen Eltern, der „Tester“, hierauf Rücksicht zu nehmen. I. a. wird gefordert werden müssen, daß sie eine repräsentative Stichprobe der betreffenden Population darstellen. Bei starker rassischer Gliederung der Wildpopulation mag dies oft nur schwer zu realisieren sein. Es fehlen uns jedoch bis heute experimentelle Unterlagen für die Beantwortung all dieser Fragen, und die älteren Versuche der Forstpflanzenzüchtung liefern kaum Anhaltspunkte dafür, so daß wir sie unbeantwortet lassen müssen. Bei der Neuanlage von Versuchen werden Fragestellungen zum umschriebenen Problemkreis ohne besonderen Aufwand miteinzubeziehen sein, und es sollte versucht werden, dies in größerem Umfange zu tun, weil der Fortschritt der Züchtungsmethodik auch der Forstpflanzenzüchtung von Erfahrungswerten dieser Art abhängt.

Der am wenigsten beschwerliche Weg zur Gewinnung von Pflanzenmaterial für die Nachkommenschaftsprüfung ist die getrennte Absaat von Einzelbäumen nach freier Bestäubung. Die Nachteile dieses Verfahrens sind bekannt: Es müssen zusätzliche Unterstellungen über die Art der Zusammensetzung des befruchteten Pollengemisches getroffen werden, die sehr oft nicht zutreffen mögen und deshalb den Wert der Nachkommenschaftsvergleiche schmälern. Einen Fortschritt stellt demgegenüber wahrscheinlich das „Top-Cross“-Verfahren dar, bei dem alle zu testenden Eltern mit einem gemeinsamen Tester gekreuzt werden. Zwar wird in der Forstpflanzenzüchtung die hohe Heterozygotie des aus einer kreuzbefruchtenden Population stammenden Testers eine ausreichende Sicherheit gegen grobe Fehlbeurteilungen darstellen, doch dürfte es dringend erwünscht sein, auch in diesem ersten Stadium der Züchtung schon Anhaltspunkte über das zu erwartende Ausmaß an nichtadditiver genetischer Varianz zu gewinnen. Das aber ist bei diesem Verfahren ausgeschlossen. Außerdem birgt die Wahl eines vorher in keiner Weise geprüften Testers ein gewisses Risiko.

Diesen Nachteil vermeiden die Polycross-Verfahren, bei denen als Tester ein Pollengemisch verwendet wird, das stets von gleicher Zusammensetzung sein soll. Auch bei diesem Verfahren beschränkt man sich auf die Feststellung der allgemeinen Kombinationseignung, da auf eine Untergliederung der Nachkommenschaften der getesteten Eltern bewußt verzichtet wird. Die Polycross-Verfahren erfordern zwar bestimmte Voraussetzungen über die Art der Befruchtung, doch dürften diese nur unwesentliche Unsicherheiten bergen, wenn die Zahl der Pollenväter ausreichend groß ist (jeder der n Pollenväter ist am Zustandekommen des genotypischen Wertes der Nachkommenschaften jeweils mit einem Anteil von $\frac{1}{n}$ beteiligt, bei wachsendem n tritt also der Ausfall eines oder mehrerer Väter kaum in Erscheinung). Für größere n wurden diese Verfahren denn auch entwickelt. Sie liefern ausgezeichnete Schätzwerte der allgemeinen Kombinationseignung. In der Praxis der Forstpflanzenzüchtung dürfte die Herstellung des Pollengemisches oft recht mühsam sein und ebenso die Zusammenstellung eines kompletten Polycrosssatzes, etwa für sämtliche Klone einer Samenplantage. Unterschiedliche Blühwilligkeit der Klone, deren unregelmäßiger Blütenansatz in einzelnen Jahren und schließlich die Schwierigkeiten bei der Aufbewahrung von Pollen sind die Ursachen hierfür.

Aus praktischen Gründen wird deshalb meist eine Testkreuzungsserie aller zu testenden Eltern mit einer Reihe ausgewählter Tester vorzuziehen sein, über deren Auswahl bereits das wesentlichste gesagt wurde. Ein solcher $n_1 \times n_2$ Kreuzungsplan erlaubt zwar nicht das Auffinden aller Fälle spezifischer Kombinationseignung, er läßt aber doch eine Abschätzung ihres Einflusses gegenüber der allgemeinen Kombinationseignung zu und lieferte damit die Unterlagen für die weitere Züchtung, von denen oben die Rede war. Meist ist überdies die generelle Kombinationseignung von größerem Interesse, so bei der Prüfung der Klone einer Samenplantage, weil deren gesamte Konzeption auf der Annahme genereller Kombinationseignung aufgebaut ist.

Wählt man die ersten vier Linien des *Antirrhinum*-Versuches als Tester und die restlichen 10 Linien als zu testende, so erhält man einen 4×10 Kreuzungsplan, der eine Abschätzung der beiden genetischen Komponenten aus der Zweigegetafel zuläßt (die Verwendung einer $n_1 \times n_2$ Kreuzungsserie auch zu eingehenderer genetischer Analyse — Schätzung des Dominanzverhältnisses etc. — für den Fall, da ausreichend ingezüchtete Linien zur Verfügung stehen, gibt JINKS (1955). Das Zahlenmaterial für die 7. Messung wurde in Tabelle 7 bereits angegeben. Es liefert folgende Varianztabelle:

Streuungsursache	FG	MQ
Tester	3	709,07
Linien	9	44,70
Interaktion	27	27,22
Fehler	620	9,49

Dieses Resultat weicht verständlicherweise etwas von dem aus der diallelen Tafel erhaltenen ab, da sich unter den nur 4 Testern die Gruppe 2 mit nachgewiesenermaßen hoher Interaktion befindet. Entsprechend kann man auch die Regressionen der mittleren Gruppenhöhen zu den entsprechenden Höhen jeder einzelnen Gruppe finden:

Testgruppe 1	$b = + 0,7440$
„ 2	$+ 0,0112$
„ 3	$+ 0,7240$
„ 4	$+ 0,1310$

Signifikante Differenzen zwischen diesen Regressionskoeffizienten sind nicht nachzuweisen. Nach Eliminierung der 2. Gruppe wird selbstverständlich die Übereinstimmung besser.

Man ersieht aus diesem Ergebnis noch einmal, daß die Wahl der Tester von entscheidendem Einfluß ist; die $n_1 \times n_2$ Kreuzungsserie muß besonders dann empfindlich auf das Vorhandensein ungeeigneter Tester reagieren, wenn n_1 klein ist. Es läßt sich zeigen, daß auch im vorliegenden Modellversuch andere Tester zu besserer Übereinstimmung mit dem Diallel geführt hätten. Am empfindlichsten muß natürlich eine Top-cross-Serie reagieren, die bei Wahl eines ungeeigneten Testers völlig unbrauchbare Resultate liefern kann.

Der Plan einer $n_1 \times n_2$ Testserie enthält eine doppelte, orthogonale Gruppierung der Messungen. In manchen Fällen kann es zweckmäßig sein, d. h. zu weiterer Vereinfachung führen, wenn man statt dessen einen Plan mit unvollständiger Wiederholung der getesteten Linien in den Testgruppen und umgekehrt wählt, so z. B. bei Testkreuzungen mit dem Ziele der Feststellung der generellen Kombinationseignung diözischer Pflanzen. Aber auch bei monözischen Arten führt bei hoher Versuchsgliedzahl eine

solche Gruppierung zu vereinfachenden Verfahren, wenn man größeren Einfluß etwaiger "maternal effects" ausschließt. Es gibt unter den im Laufe der letzten Jahrzehnte entwickelten Plänen mit „unvollständigen Blocks“ eine ganze Reihe geeigneter Möglichkeiten. Wir wählen einen Versuchsplan aus, der von YODEN und CONNOR (1952) entwickelt und später von MANDEL (1954) in eine verallgemeinerte Form gebracht wurde. Im einfachsten Falle sind hier folgende Kombinationen möglich bzw. notwendig:

♀	1	2	3	4	N
♂ × a	× b	× c	× d	× n	
× b	× c	× d	× e	× a	

n und N sollen im einfachsten Falle geradzahlig sein und gleiche Werte besitzen, d. h. die Zahl der Väter und Mütter soll gleich groß sein. Man erhält aus den Diagonalreihen der diallelen Tafel unseres Versuches eine Folge derartiger „Kettenblocks“, wobei alle Linien je zweimal als Vater bzw. als Mutter zu fungieren haben. „Block“- und „Prüfglied“-Varianzen des Planes entsprechen nun den Vater- und Muttereffekten, also der additiven genetischen Varianz.

Bei diesem einfachsten Beispiel des "Chain-Block" Planes ist es allerdings nur möglich, die additive genetische Komponente zu schätzen. Man erhält für „Blocks“ (Zeilen des Diallels) und „Sorten“ (Spalten des Diallels) folgende Werte, die mit dem Versuchsfehler verglichen werden können:

	s ²	FG
Sorten (bereinigt von Blockeffekten)	44,14	13
Blocks (bereinigt von Sorteneffekten)	72,86	13
Fehler	9,59	620

Die Reihenfolgen sind untereinander und zum Diallel korreliert. Man erkennt aber aus den Schätzungen des „Chainblock“-Planes, daß die Wahl der Kreuzungspartner von erheblichem Einfluß auf das Resultat sein kann, wie

Tabelle 11: — Planung und Analyse einer diallelen Prüfung.
(Nach LERNER 1950, S. 158)

Plan:	♀ ♂	A	B
	a	n Nachkommen je Zelle	
	b		

L Sätze dieses Typs mit 2 ♂, 2 ♀ und 4n Nachkommen. — Jedes ♂ und ♀ hat also 2n Nachkommen.*)

	Streuungsursache	FG	Zusammensetzung d. MQ
Gepoolte Streuungszerlegung	Total	(4n-1) L	
	Zwischen ♂	L	Q+nl+2nS
	Zwischen ♀	L	Q+nl+2nD
	Interaction	L	Q+nl
	Rest	4 (n-1) L	Q
	Streuungsursache	Berechnet aus	Bemerkungen
Interpretation	Total	Q+I+D+S	
	Zwischen väterl. Halbgeschw.	S/(Q+I+D+S)	einschließl. geschlechtsgeb. Effekte
	Zwischen mütterl. Halbgeschw.	D/(Q+I+D+S)	einschl. mütterl. Effekte
	Interaktion	I/(Q+I+D+S)	Nicht add. Effekte
	Innerhalb d. Nachkommenschaft	Q/(Q+I+D+S)	

*) Statt der Individualvarianz wird in Experimenten der Pflanzenzüchtung die Streuung zwischen den Teilstücken der Sorten verwendet.

es bereits bei Besprechung des n₁ × n₂ Testkreuzungsplanes geschildert wurde.

LERNER (1950) gibt die Analyse eines Satzes kleinerer dialleler Tafeln für den gleichen Zweck an. In *Tabelle 11* ist eine Interpretation zusammengefaßt. Auf die Komposition der Varianzverhältnisse im unteren Teil der Tabelle kann hier nicht näher eingegangen werden. Über den Einschluß geschlechtsgebundener Effekte bei Forstpflanzen kann natürlich noch nichts ausgesagt werden, bevor die Geschlechtsvererbung im einzelnen noch nicht geklärt ist (Zeile 3 des unteren Teiles der Tabelle). In ähnlicher Weise kann natürlich auch ein größeres Diallel oder ein Satz größerer dialleler Tafeln untersucht werden.

Die Korrelation zwischen Wachstumsleistung und Blühbeginn

Auch bezüglich des Blühbeginns läßt sich das Vorhandensein der beiden genetischen Komponenten nachweisen (*Tab. 12*). Es liegt deshalb nahe, die ersten Blühtermine

Tabelle 12: — Blühfolge. (Ant. Versuch 1956.)
Varianztabelle:

Streuungsursache	SQ	FG	s ²
Add. Komponente	2.079.89	13	159.99
Nicht add. Komponente	445.34	78	5.71
Fehler		620	0.28
Additive Beträge: (Negatives Vorzeichen bedeutet Blühzeitverkürzung gegenüber der Sippe 50, jede Einheit = 3 Tage.)			
AA	12.59	a ₈ — 2.80	
a ₂	+0.99	a ₉ — 2.20	
a ₃	—2.45	a ₁₀ — 3.88	
a ₄	—2.31	a ₁₂ — 2.50	
a ₅	—3.03	a ₁₃ — 1.98	
a ₆	—2.19	a ₁₄ — 2.73	
a ₇	—2.50	a ₁₅ — 2.98	

und die Wachstumsleistungen der Nachkommenschaften einander gegenüberzustellen. In mehreren Versuchen mit einjährigen Pflanzen wurde nachgewiesen, daß eindeutige Beziehungen zwischen Blühbeginn und Wachstum nicht bestehen (BURDICK 1954, JINKS 1955 u. a.). In der Forstpflanzenzüchtung sieht man — vor allem seit den bekannten Untersuchungen MÜNCHS (1936) an Erlenrassen — einen frühzeitigen Eintritt ins „mannbare Alter“ nicht gern. SYRACH LARSEN (1956) beispielsweise warnt ausdrücklich vor ungewollter Selektion frühblühender Linien bei Inzuchtversuchen und unterstellt damit eine mögliche negative Korrelation zwischen frühem Eintritt der ersten Blüte und Wachstumsleistung. Andererseits fehlt es aber auch nicht an Stimmen, die zur Ausnutzung des Phänomens der Frühblüte für züchterische Zwecke raten (SCHRÖCK 1949). Wahrscheinlich gibt es auch bei Waldbäumen keine bindende Abhängigkeit der beiden Merkmale voneinander, und man wird von Fall zu Fall entscheiden müssen, Holzart, Herkunft und individuelle Veranlagung bieten vielfältige Möglichkeit zum Durchbrechen einer einmal beobachteten genetischen Korrelation dieser Art. Damit sei durchaus nicht bestritten, daß in einzelnen Fällen die genannte Korrelation nicht doch mehr oder weniger ausgeprägt in Erscheinung treten könnte, nur darf man eine generelle Aussage hierüber — wie bei den meisten Problemen, deren Lösung in den Aufgabenbereich der Populationsgenetik fällt — kaum als definitives „Entweder-oder“ treffen.

In dem vorliegenden Versuch ist es möglich, die mittleren ersten Blühtermine jeder Kreuzungsgruppe ins

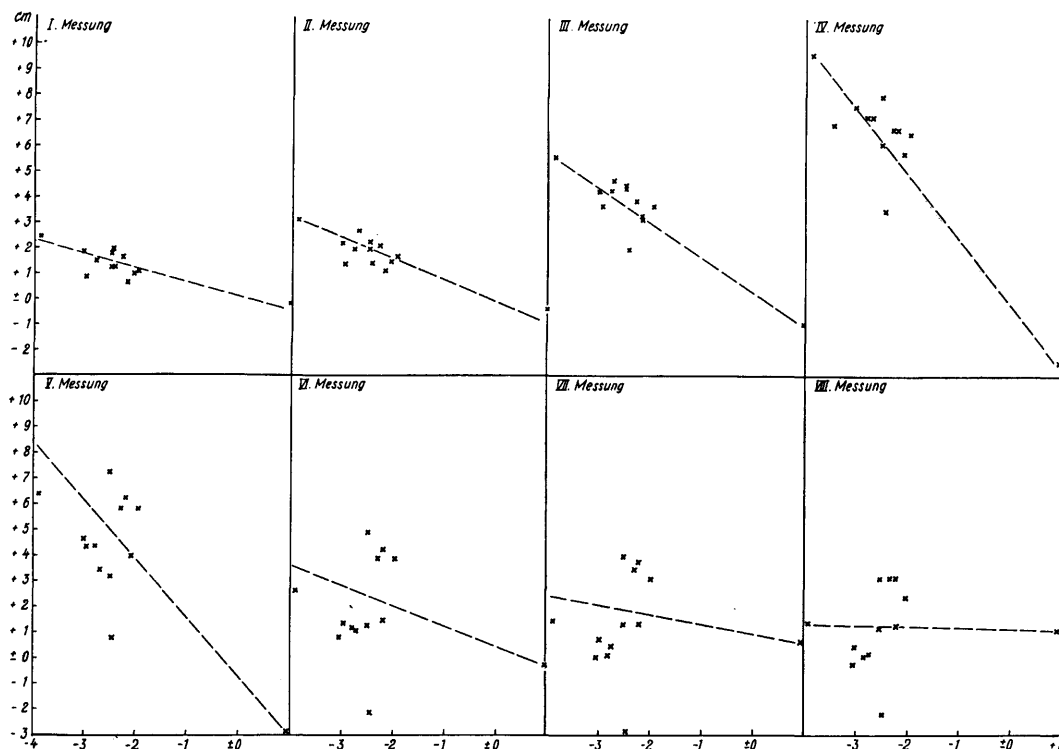


Fig. 4. — Regression der mittleren ersten Blühtermine jeder Gruppe zu den korrespondierenden Wachstumswerten der 1. — 8. Messung.

Verhältnis zu setzen zum durchschnittlichen Einfluß des den Nachkommenschaften der betr. Gruppe gemeinsamen Erbfaktors auf das Wachstum zum Zeitpunkte jeder einzelnen Messung. Figur 4 zeigt für die ersten Messungen eine klare Tendenz: Je früher die Blüte eintritt, um so stärker das Höhenwachstum. Die mittleren Regressionsgeraden werden zunehmend steiler, aber von der 6. Messung an nimmt ihr Neigungswinkel wieder ab, um schließlich — bei der 7. und 8. Messung — fast völlig zu verschwinden. Schon bei der 5. Messung erkennt man, daß eine einzige Gruppe, Nr. 2, fast allein verantwortlich für die ausgeprägte negative Korrelation ist. Wäre sie nicht im Versuch enthalten, so käme man zu einer wesentlich anderen Beurteilung des Sachverhaltes, und es zeigt sich, daß auch hier die Wahl des Versuchsmaterials von entscheidendem Einfluß auf das Ergebnis sein muß, wie es bereits oben angedeutet wurde: Die Frage der Korrelation zwischen Wachstumsleistung und Blühbeginn ist nur im Zusammenhang mit einer bestimmten Population zu stellen.

Von der 6. Messung an wird die Streuung der Beobachtungen um eine mittlere, ausgleichende Linie zunehmend größer. Es ist dies nicht allein auf die Zunahme des mittleren Fehlers der Beobachtungen zurückzuführen, dessen Einfluß hier nicht allzu hoch veranschlagt werden darf, da es sich um Durchschnittswerte aus vielen Nachkommenschaften handelt, vielmehr dürfte die genetische Komponente dieser Abweichungen von der mittleren Regression dominieren. Deutlich zeichnen sich bei den späteren Messungen Gruppen etwa gleichen Blühbeginns und ebenso etwa gleicher Wachstumsleistung ab. Auch das ist ein Hindernis für einen generellen Entscheid, vor allem bei Arten, die zu ausgeprägter rassialer Gliederung neigen, und das gilt wohl für alle forstlich genutzten Holzarten.

Abhängigkeiten zwischen Blühbeginn und Wachstumsleistung dürfen also keinesfalls verallgemeinert werden, wenn sie zu irgendeinem Termin vor Versuchsende und an beschränktem Material gewonnen werden. Diese Unmöglichkeit zur Verallgemeinerung betrifft sowohl die zeitliche Voraussage wie auch die Ausdehnung des Ergebnisses auf andere Populationen.

Vergleich der mittleren Wachstumskurven

Die für alle Messungen nachgewiesene additive genetische Varianz erlaubt es nun, die mittleren Wachstumswerte der einzelnen Gruppen zusammenfassend durch eine Ausgleichskurve zu beschreiben. Für das Höhenwachstum einjähriger Pflanzen wurde zu

diesem Zweck schon häufig die sog. „Logistische Funktion“ verwendet. Es erübrigt sich, auf die große Zahl der Veröffentlichungen zu diesem Thema hier einzugehen, zumal ein ähnliches Problem — die Unterscheidung und Beschreibung genetischer Effekte — nach Wissen Verf. bisher nicht behandelt wurde. Eine Zusammenstellung der gängigen Verfahren zur Schätzung der Parameter der Funktion anhand gegebenen Versuchsmaterials bringt NAIR (1954).

Man kann die „logistische Funktion“ in folgender Form schreiben:

$$y_i = \frac{k}{1 + be^{-at_i}} \quad (1)$$

y_i bezeichnet hierin den Wachstumswert zur Zeit t_i , die Größen k , a und b sind die Parameter der Funktion, e die Basis der natürlichen Logarithmen. Die erste und zweite Ableitung („Zuwachsfunktion“ und „Funktion der Zuwachsbeschleunigung“) werden in einfachster Form wie folgt geschrieben:

$$\frac{dy}{dt} = ay \left(1 - \frac{y}{k}\right) \quad (2)$$

$$\frac{d^2y}{dt^2} = a \left(1 - \frac{2y}{k}\right) \cdot \frac{dy}{dt} \quad (3)$$

Aus (2) ist ersichtlich, daß sie zwei Asymptoten bei 0 und k besitzt, der Wendepunkt der Kurve ist bei $k/2$ zu suchen. Schon allein hieraus ergibt sich, daß die Funktion für die Beschreibung des Wachstums von Waldbäumen keinerlei Bedeutung besitzen kann, weil dieses fast stets durch eine ausgeschwungene, S-förmige Kurve gekennzeichnet ist, deren Inflexion zu irgendeinem Zeitpunkte vor Erreichen des halben Wachstumsendwertes erwartet wird. Das spielt hier indessen keine Rolle, denn es gibt Funktionen grundsätzlich ähnlichen Typs, die den Ansprüchen auch nach dieser Richtung genügen, und es ist lediglich beabsichtigt,

eine Modelluntersuchung durchzuführen. Ein notwendig anderes Vorgehen bei Waldbäumen weist also keinen grundsätzlichen Unterschied zu den hier durchzuführenden Schätzungen auf.

Die Bedeutung der beiden Parameter a und b ergibt sich ebenfalls aus (2). b ist offenbar eine Integrationskonstante, die beim Differenzieren verschwindet. Sie bestimmt die zeitliche Lage des Hauptwachstums, während a die Form der Wachstumskurve festlegt und etwa dem Regressionskoeffizienten vergleichbar ist. Entsprechend würde b dann dem Abszissenmittel einer Regression zu vergleichen sein, deren Begrenzung in der Ordinate festliegt.

Die meisten Verfahren zur Schätzung der Parameter gehen von den reziproken Wachstumswerten aus. NAIR (1954) gibt fünf Verfahren an, bei denen aus der linearen Regression benachbarter reziproker Wachstumswerte die

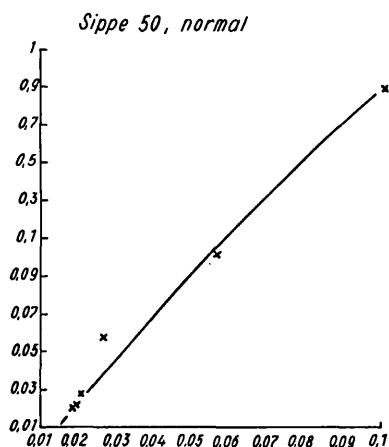


Fig. 5: — Regression $1/y_i$ zu $1/y_{i+1}$ für Sippe 50 normal (Verfahren von RHODES 1940, Erklärung im Text).

Parameter a und k bestimmt werden. Figur 5 zeigt für „Sippe 50 normal“ die von RHODES (1940) benutzte Regression:

$$\frac{1}{y_{i+1}} = \frac{1 - e^{-a}}{k} + \frac{e^{-a}}{y_i}$$

Es liegt auf der Hand, daß einerseits diese Regression linear sein muß und andererseits Größen ergibt, die eine Herleitung von a und k ermöglichen. Der Parameter b wird bei diesem Verfahren und allen ähnlichen am besten und unter Benutzung aller Beobachtungen ermittelt aus der Beziehung

$$\ln b = a \left(\frac{N-1}{2} \right) + \frac{1}{N} \sum_{t=0}^{N-1} \ln \left(\frac{k}{y_t} - 1 \right),$$

die ebenfalls auf RHODES zurückgeht.

Bei der Rechnung mit den 5 Verfahren des genannten Typs stellte sich heraus, daß sie sehr empfindlich gegen Abweichungen einzelner Werte zu sein scheinen, wenn die Gesamtzahl der Beobachtungen nicht groß ist. In unserem Versuch stehen nur 8 Messungen zur Verfügung, von denen sich noch dazu die erste auf das Wachstum im Gewächshaus bezieht und deshalb unbrauchbar für die Schätzung der Parameter ist. Auch die ausreichende Anpassung der Beobachtungen an die mittlere Regression (Fig. 5) scheint kein Maß für die Möglichkeit der Anwendung dieser im übrigen sehr eleganten Verfahren zu sein, und es wurde empirisch ermittelt, daß eine ganze Anzahl anderer Funktionen ebenfalls annähernd lineare Regressionen diesen

Typs liefern können. Daraus mögen sich die Unstimmigkeiten u. a. erklären.

Bessere Ergebnisse erbrachte ein Verfahren von YULE (1925), das in mehr summarischer Weise Schätzungen aller drei Parameter liefert. Es wird als „Methode der Reziprokensummen“ bezeichnet und arbeitet also ebenfalls mit den reziproken Wachstumswerten. Voraussetzung für seine Anwendung ist es, daß die Zahl der in gleichen Zeitabständen durchgeführten Wachstumsmessungen ein Vielfaches von 3 ist. Die Summen der Reziproken von dreimal r aufeinanderfolgenden Wachstumsgrößen, S_1 , S_2 und S_3 , sowie die Differenz $D_1 = S_1 - S_2$ und $D_2 = S_2 - S_3$ bilden die Ausgangswerte. Die Differenzen bieten folgende Beziehungen:

$$D_1 = \frac{bc}{k} (1 - e^{-ra})$$

$$D_2 = \frac{bc}{k} e^{-ra} (1 - e^{-ra})$$

Folglich ist $D_2/D_1 = e^{-ra}$, eine Gleichung, aus der man den Parameter a bestimmen kann. Die Hilfsgröße c ist ebenfalls aus den beiden Gleichungen für die Differenzen zu errechnen, und man erhält dann den Parameter b aus

$$b = \frac{k}{c} \cdot \frac{D_1^2}{D_1 - D_2}$$

während die Asymptote k bestimmt wird durch:

$$\frac{r}{k} = S_1 - \frac{D_1^2}{D_1 - D_2}$$

Es mag dies zum Verständnis der nachfolgenden Ausführungen genügen, die auf Rechnungen mit Hilfe der beschriebenen Methode aufbauen. Auf Fehlerrechnungen wurde kein Wert gelegt, zumal die auf andere Art durchgeführte Schätzung der genetischen Varianz bereits deren wesentlichste Schlußfolgerungen vorweggenommen hat. Das Verfahren lieferte im Gegensatz zu den eleganten des erstgenannten Typs in keinem Falle sinnwidrige Resultate. Zur Rechnung wurden die Messungen 3–8 verwendet ($r = 2$).

Tabelle 13 zeigt für Sippe 50 normal die ausreichende Übereinstimmung berechneter und beobachteter Werte.

Tabelle 13: — Beobachtete und aus der Wachstumsfunktion erhaltene Werte für „Sippe 50 normal“ der sechs zur Rechnung verwendeten Messungen

	3.	4.	5.	6.	7.	8. Mess.
Beob.	9.98	17.74	37.24	48.48	52.46	53.79 cm
Theor.	9.05	21.73	37.52	48.00	52.39	53.87 cm

Soweit möglich, wurden die durchschnittlichen Wachstumskurven der Kreuzungsgruppen zugrundegelegt, wie sie aus Tabelle 3 zu erhalten sind. Es ist anzunehmen, daß auf diese Art ein Teil der Fehlermöglichkeiten ausgeschaltet ist, die in Störungen des regelmäßigen Wachstumsverlaufes resultieren. Bei den Elterlinien mußten selbstverständlich die beobachteten Werte verwendet werden.

Die berechneten Parameter k spiegeln im wesentlichen die schon aus der 8. und letzten Messung ersichtlichen Verhältnisse wider. Ein Vergleich der für diese Messung erhaltenen additiven Beträge der einzelnen Genwirkungen mit den Parametern k zeigt weiter, daß die Tendenz zur weiteren Verminderung dieser Beträge anhält in allen Fällen, wo sie schon vorher zu beobachten war. Lediglich die Elterlinie 2 (*heroína*) macht eine Ausnahme: Die mit

der Berechnung von k verbundene rechnerische Extrapolation führt zu einem Endwert des Wachstums, der um etwa 30% über dem letztbeobachteten Wert liegt. Es ist dies deshalb nicht unwahrscheinlich, weil einerseits in früheren Versuchen eine derartige Überlegenheit des Höhenwachstums tatsächlich erhalten wurde, und weil andererseits die laufenden Zuwächse dieser Linie bei den letzten beiden Messungen noch erheblich waren, während bei allen anderen Nachkommenschaften das Höhenwachstum bereits abgeklungen war.

Den Parametern a messen wir keine besondere Bedeutung zu. Sie unterscheiden sich kaum, wenn man das mittlere Gruppenwachstum vergleicht, und die erheblichen Differenzen zwischen den Elterlinien bezüglich dieses Parameters erklären sich vor allem daraus, daß einige dieser Linien unter den Bedingungen des Versuchs im Wachstum gestört sind und infolge mangelnder Vitalität zu ausgeprägten Interaktionen neigen.

Tabelle 14: — Zusammenstellung der Parameter der Wachstumsfunktion (berechnet nach YULE, 1925, *Sums of reciprocals*) des Versuches 1956

Kombination	k	(letzte Messung)	a	b
AA	54.33	(53,8)	1.20338	5.02831
Aa ₂	56.18	(54,8)	1.14556	6.00604
Aa ₃	51.81	(51,6)	1.14853	3.62794
Aa ₄	57.57	(56,9)	1.16751	3.44412
Aa ₅	54.02	(53,5)	1.16336	3.00509
Aa ₆	55.68	(55,1)	1.14528	3.49167
Aa ₇	55.93	(55,0)	1.05469	3.13354
Aa ₈	54.33	(53,9)	1.15530	3.04009
Aa ₉	57.65	(56,9)	1.21412	3.67111
Aa ₁₀	55.57	(55,1)	1.14917	3.74789
Aa ₁₂	57.57	(56,9)	1.21522	3.26910
Aa ₁₃	56.82	(56,2)	1.20396	3.47307
Aa ₁₄	54.87	(53,9)	1.08222	2.96181
Aa ₁₅	54.79	(54,3)	1.15990	3.22809
a ₂ a ₂	74.57	(56,3)	0.69043	8.63401
a ₃ a ₃	42.15	(41,7)	0.85317	1.82486
a ₄ a ₄	58.09	(57,7)	1.15680	2.41552
a ₅ a ₅	45.42	(45,3)	1.38822	1.75028
a ₆ a ₆	46.88	(47,0)	1.27269	6.52978
a ₇ a ₇	13.79	(13,2)	0.42470	0.39443
a ₈ a ₈	44.12	(41,2)	0.81773	2.76695
a ₉ a ₉	15.95	(13,1)	0.65390	4.71456
a ₁₀ a ₁₀	56.55	(56,2)	1.22378	2.52614
a ₁₂ a ₁₂	44.88	(44,5)	1.34749	2.99008
a ₁₃ a ₁₃	59.12	(58,1)	1.22478	2.71240
a ₁₄ a ₁₄	46.61	(44,1)	0.96344	4.57789
a ₁₅ a ₁₅	34.53	(34,1)	0.86989	1.34102

Umso interessanter ist ein Vergleich der Parameter b (Tab. 14): Mit Ausnahme der Gruppen 6, 9 und 14 liegen alle b -Werte der Nachkommenschaften zwischen denen der Eltern (Sippe 50 normal als gemeinsamer Elter). Die Ursache für die z. T. erheblich gesteigerte Wüchsigkeit vieler Kreuzungsgruppen zum Zeitpunkt etwa der Messung 2—6 ist demnach eine Folge von allem des früheren Einsetzens der Hauptwachstumsperiode bei diesen Gruppen gegenüber der Sippe 50 normal, denn weder die Form der Wachstumskurve ist einschneidend verändert (gegenüber Sippe 50 normal), noch können die relativ geringen Unterschiede der Asymptoten für den enormen Wachstumsvorsprung der Hybriden in dieser Periode verantwortlich gemacht werden.

Diese „Wachstumsgene“⁽³⁾ stellen also kein über den gesamten Wachstumsablauf wirksames Stimulanz der Wuchskraft dar, sondern bewirken vor allem ein frühzeitiges Einsetzen der Hauptwachstumsperiode. Gegenüber dieser Wirkung treten Einflüsse auf die Endgröße und die Form

der Wachstumskurve zurück. Es liegt auf der Hand, daß bei einjährigen Pflanzen sich allein hieraus Differenzen auch der Wachstumsendwerte ergeben können. Leider war es nicht möglich nachzuprüfen, bis zu welchem Umfang diese Annahme berechtigt ist, da hierfür Untersuchungen in konstantem Milieu erforderlich gewesen wären.

Ähnliche Ergebnisse wurden auch an anderen Objekten erhalten (vgl. HÄGERBERG 1952), und es liegt die Vermutung nahe, daß die oft enormen Jugendunterschiede des Wachstums in manchen Experimenten der Forstpflanzenzüchtung eine ähnliche Erklärung zulassen.

Da bei Auswertung des Versuches überwiegende Additivität der Genwirkungen festgestellt wurde, dürfte auch hinsichtlich der Parameter der Wachstumsfunktion nun zwar nicht Additivität im engeren Sinne, wohl aber eine gegenseitige Verstärkung der Effekte ähnlich wirkender Gene zu erwarten sein. In Tabelle 15 sind für drei dihybride Nachkommenschaften die Parameter der Funktion angegeben. Die für die Rechnung verwendeten Zahlen wurden unter Verwendung aller Beobachtungen gewonnen (Tab. 3), sie sind in Tabelle 16 den tatsächlich beobachteten Werten gegenübergestellt. Teilweise ergeben sich überzufällige Differenzen, die als Folge rein genetischer oder gemischt genetischer und Milieuiinteraktionen aufzu-

Tabelle 15: — Parameter dreier dihybrider Nachkommenschaften

Kombination	k	(letzte Messg.)	a	b
a ₂ a ₃	53.56	(52,6)	1.06156	4.26217
a ₉ a ₁₂	60.75	(60,0)	1.29210	2.62359
a ₁₀ a ₁₄	55.42	(55,3)	1.12756	1.78544

Tabelle 16: — Beobachtete und aus Tabelle 3 hergeleitete Werte der drei dihybriden Nachkommenschaften

Kombi- nation		3.	4.	5.	6.	7.	8. Messg.
a ₂ a ₃	Beob.	12,9	23,1	40,9	50,5	53,6	55,8
	Ber.	11,0	18,8	35,1	46,1	50,3	52,6
a ₉ a ₁₂	Beob.	18,2	33,0	51,6	59,1	61,2	60,8
	Ber.	17,5	32,4	50,7	57,6	60,2	60,0
a ₁₀ a ₁₄	Beob.	20,9	35,2	45,9	50,3	51,6	52,4
	Ber.	20,1	34,4	46,9	52,1	54,4	55,3

³⁾ STEBBINS, C. L. (*Variation and evolution in plants*, New York 1950, S. 7): „Your understanding of . . . hypotheses will be sound only, if you select the best methods for obtaining facts relating to these hypotheses and are fully aware at all times of the weaknesses and the strong points of the methods you have adopted.“ — Unglücklicherweise ist es nicht in jedem Fall möglich, „the weaknesses and the strong points“ in jeder Richtung zu prüfen und — zu diskutieren. Letzteres aus Raumgründen. Hier ist es der letzte Nachweis, daß in allen untersuchten Fällen tatsächlich und allein das eine mutierte Gen Ursache des beschriebenen Effekts ist. Wir mußten uns darauf beschränken, durch die Planung der Kreuzungen (s. o.) und den Vergleich einzelner, durch Rekombination aus Kreuzungen mit anderen Mutanten wiedergewonnener Homozygoter mit ihren aus Weiterführung der Inzucht erhaltenen Pendanten auf direktem Wege die Voraussetzungen zu prüfen. In beiden Fällen war die Übereinstimmung mit der „Hypothese“ gut, insbesondere waren die aus Rekombination erhaltenen Homozygoten weder im Wachstum noch in ihrer Variabilität von den Inzuchtlinien unterschieden. Als indirekter Beweis wurde das Ergebnis der Analyse des Diallels mittels des von JINKS und HAYMAN entwickelten Verfahrens angesehen. Offenbar ist unter Berücksichtigung aller drei Befunde sowohl die von STUBBE (1953) für einige der hier verwendeten Mutanten gefolgerte monogene „Heterosis“ real, als auch die Erklärung der Effekte durch eben die bezeichneten Gene — real in dem Sinne, daß alle anderen genetischen Effekte demgegenüber von vergleichsweise untergeordneter Bedeutung sein müssen und unter der Voraussetzung, daß die drei genannten und nach voneinander unabhängigen Verfahren erhaltenen Befunde als ausreichend beweiskräftig angesehen werden (vgl. C. HARTE in *Fortschritte der Botanik*, Bd. 19, S. 335, 1957, deren Kritik erst während der Drucklegung dieser Arbeit bekannt wurde).

fassen sind. Trotzdem geben wir den unter Verwendung aller Beobachtungen gewonnenen Werten für den vorliegenden Zweck den Vorzug, weil sie weitgehend von Elementen der Fehlerstreuung befreit sind.

Bei der Nachkommenschaft a_2a_3 handelt es sich um die Kombination zweier entgegengesetzter Effekte: a_2 bewirkt eine Verzögerung des Wachstumsablaufes durch Verspätung des Eintrittes der Hauptwachstumsperiode und gleichzeitig eine erhöhte Endgröße, während a_3 den entgegengesetzten Effekt erkennen läßt. Ein Vergleich mit Tabelle 15 zeigt, daß der Doppelhybrid intermediär zwischen den beiden Einfachhybriden einzuordnen ist, und zwar sowohl im Hinblick auf den Wachstumsendwert als auf den Parameter b . Die Nachkommenschaft a_2a_{12} ist die Kombination zweier Effekte, die beide in Richtung auf eine größere Endhöhe und einen raschen Wachstumsablauf wirken. Gegenüberstellung der Parameter mit den entsprechenden Einfachhybriden zeigt, daß eine Summierung der Effekte eingetreten ist. Die dritte Nachkommenschaft schließlich kombiniert zwei Wirkungen, die zwar die Endhöhe im wesentlichen unverändert lassen, aber eine erhebliche Beschleunigung des Wachstumsablaufes bedingen. Auch hier ist die gegenseitige Verstärkung beider Wirkungen zu erkennen. Wir schließen daraus, daß die Parameter ein brauchbares Maß für die interessierenden Eigenschaften der Wachstumskurven und damit der Kombinationseignung der Eltern sind.

Schließlich mag ein Vergleich zu einer kleinen diallelen Tafel des Vorjahresversuches gebracht werden, in der die Linien 1, 2 und 3 enthalten sind (Tab. 17). Es zeigt sich, daß

Tabelle 17: Diallele Kreuzungen der Linien 1, 2 und 3, Parameter b und k aus den Versuchen der Jahre 1955 und 1956

1955				1956		
Parameter k:						
	1	2	3	1	2	3
1	37.51	38.34	32.13	54.53	56.18	51.81
2	—	67.61	36.46	—	74.57	53.56
3	—	—	25.56	—	—	42.15
Parameter b:						
1	2.54557	3.79048	2.85443	5.02831	6.00604	3.62794
2	—	9.66874	2.31947	—	8.63401	4.26217
3	—	—	2.45525	—	—	1.82486

im Jahre 1955 der Faktor a_2 vor allem oder fast ausschließlich die Endhöhen beeinflußt hat, auf den Wachstumsablauf selbst aber kaum einen Einfluß ausübte. Der Faktor a_3 dagegen wirkte in den Versuchen beider Jahre — die extrem unterschiedenen Endhöhen mögen eine Vorstellung von den Milieuunterschieden geben — gleichsinnig: Erhöhung des Wachstumswertes und Verzögerung des Eintrittes der Hauptwachstumsperiode. Selbstverständlich wären auch noch andere Möglichkeiten derartiger Interaktionen denkbar, doch mag dieser Hinweis auf ein Problem genügen, das eines der schwerwiegendsten der Feldversuchsmethodik der Forstpflanzenzüchtung ist.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die Parameter der Wachstumsfunktion im vorliegenden Versuch eine ausgezeichnete Grundlage der Kennzeichnung genetisch bedingter Eigenschaften von Wachstumsabläufen sind und damit ebenso zur Beschreibung der Kombinationseignung der Eltern bezüglich des Wachstums. Vielleicht sind sie auch geeignet, als Grundlage der quantitativ genetischen Analyse in der Forstpflanzenzüchtung zu dienen, die zu groben Fehlschlüssen bezüglich der Gen-

wirkung führen kann, wenn sie mit den üblichen Methoden zu irgendeinem Zeitpunkte vor Wachstumsabschluß durchgeführt wird und die Wirkungsweise der untersuchten „Wuchsgene“ eine ähnliche ist, wie der im vorliegenden Versuch. Sie würde in diesen Fällen sehr oft Superdominanz angezeigt haben, obwohl in Wirklichkeit intermediäre Dominanzgrade vorlagen. Die Grenzen der Anwendung von Wachstumsfunktionen ergeben sich aus den Diskussionen über die möglichen Ursachen der Abweichungen vom „normalen“ Wachstumsablauf, die in den ersten Abschnitten dieser Arbeit zu finden sind.

Folgerungen

Die aufgefundenen Fälle der Wirkungsweise von „Wachstumsgenen“ sind auch an anderem Material beschrieben worden. HAGBERGS (1952) Wachstumskurven von Kreuzungen und Linien einiger Arten der Gattung *Galeopsis* weisen schon bei okulärem Vergleich in vielen Fällen auf Parallelfälle hin. Kreuzungen JOHNSSENS mit Birkenarten (1951) deuten auf das Vorkommen intermediärer Dominanzgrade sowohl des Wachstumsablaufes als auch der Endhöhen. Andererseits könnte man die Ergebnisse einer vom gleichen Verfasser (1956) durchgeführten Kreuzungsserie mit Aspenherkünften und die Wachstumsvergleiche SCAMONIS (1950) an Kiefernerkünftenkreuzungen DENGLERS in gleicher Richtung deuten, wie die meisten Genwirkungen unseres Versuches: Vorverlegtes Hauptwachstum bei im wesentlichen unveränderter oder intermediärer Endhöhe. Die Auswertung der Kiefernerkünftenkreuzungen v. WETTSTEINS (1948) durch Verf. (STERN 1953) schließlich deutet auf eine negative Korrelation zwischen Jugend- und Alterswachstum, wie sie für die Gruppe 3 kennzeichnend ist.

Es ist selbstverständlich schwer, die vorhandenen forstlichen Versuche in dieser Weise einwandfrei zu interpretieren, einmal wegen ihrer notwendig langen Laufzeit — keiner der bisher angelegten Versuche dürfte in absehbarer Zeit voll auswertbar sein —, dann aber auch wegen der bei älteren Versuchen oftmals vorhandenen methodischen Schwächen der Versuchsanlage. Es ist deshalb erforderlich, neuerliche Versuche anzulegen, die eine volle Auswertung gewährleisten. Hierzu ist es erforderlich, nicht nur adäquate Versuchsanordnungen zu wählen, sondern auch einen Kreuzungsplan zugrunde zu legen, der eine Abschätzung der genetischen Komponenten erlaubt. Weiterhin ist es erforderlich, Inzuchtlinien herzustellen, die einen Vergleich auch von Eltern und Nachkommen zulassen. Von den europäischen Baumarten scheinen vor allem Birke und Erle hervorragend für derartige Untersuchungen geeignet zu sein, weil sie bei der züchterischen Bearbeitung relativ geringe Schwierigkeiten bereiten und darüber hinaus rasches Wachstum mit relativ kurzen Umtriebszeiten verbinden. Insbesondere gilt dies für die Birke, und es sind deshalb Versuche mit dieser Holzart eingeleitet worden, deren erste Ergebnisse in 10 bis 15 Jahren erwartet werden.

Um so mehr erscheint es wünschenswert, in der Zwischenzeit durch Versuche mit kurzlebigen Pflanzen einen Überblick der Möglichkeiten zu erarbeiten, mit denen man schließlich auch bei forstlichen Objekten zu rechnen hat, denn Versuche mit Forstpflanzen sind nicht nur langwierig, sondern auch mit ungewöhnlich hohem Kostenaufwand verknüpft, so daß die Möglichkeiten experimenteller Arbeit hier außerordentlich beschränkt sind. Die Forderungen von PEARCE (1956), Versuchen mit langlebigen Objekten möglichst vielseitige Fragestellungen zu unter-

legen, hat auch für die Forstpflanzenzüchtung volle Gültigkeit. Man sollte deshalb jede Möglichkeit ausschöpfen, durch Versuche mit anderen Objekten zu Präzisierung der Fragestellungen und befriedigenden Methoden der Forstpflanzenzüchtung zu kommen. Man darf daraus selbstverständlich keine bindenden Analogien erwarten, sondern wird sich auf die Erarbeitung allgemeiner Prinzipien beschränken müssen, wie sie etwa die Populationsgenetik aus ihren gelenkten Experimenten für die Interpretation der in natürlichen Populationen beobachteten Erscheinungen erhält. Es ist dies oftmals die einzige Möglichkeit, die Voraussetzungen für eine fruchtbare Arbeit zu schaffen, wenn das zu bearbeitende Objekt oder Wissensgebiet einer anderen Behandlung zu große Schwierigkeiten bereitet.

Aus diesen Arbeiten sind auch Hinweise für die Lösung anderer Aufgaben der Forstgenetik zu erhalten: SCHÖNBACH (1949) u. a. haben darauf aufmerksam gemacht, daß die Art der Bestandesbehandlung, Durchforstungsart, Durchforstungsgrad, plenterartige Wirtschaft usw. — selektive Eingriffe in die jeweils vorhandenen Populationen der Holzart darstellen. Extrem unterschiedene Entwicklungsbedingungen findet SCHÖNBACH (1949) für den Aufwuchs in „vorratspfleglich“ bewirtschafteten Beständen und der Baumindividuen eines gleichaltrigen Reinbestandes. Diese unterschiedlichen Entwicklungsbedingungen müssen zur Folge haben, daß bestimmte Genotypen für Kahlschlag bzw. vorratspflegliche Wirtschaft unterschiedliche Werte besitzen. Voraussetzung hierfür ist das Vorkommen von Genotypen mit unterschiedlichen Wachstums- und Entwicklungsrhythmen, wie sie in dem Modellversuch durch die einbezogenen Mutanten gegeben waren.

Nun wird der Selektionswert, der in jedem Falle eine außerordentlich komplexe Größe ist, bei bestandesweise aufwachsenden Baumarten durch Hinzutreten einer ganzen Anzahl von Komponenten kompliziert, die aus der Langlebigkeit der Waldbestände, ihrer Verjüngungsart, soziologischen Struktur u. a. resultieren. Unter diesen Umständen ist man gezwungen, sehr weitgehende Vereinfachungen hinsichtlich der betr. Mendelpopulation einzuführen, wenn man überhaupt zu einer Modellvorstellung kommen will. Es ist nicht einmal nötig, die von MARQUARDT (1956) für bestimmte Eigenschaften unterstellte polygene Merkmalsbildung anzunehmen, vielmehr zeigt unser Modellversuch, daß bei so kompliziertem biologischen Geschehen schon das Zusammenwirken nur einer relativ geringen Anzahl von Majorgenen genügt, um einfache Modelle ausscheiden zu lassen. Daß in praxi sehr häufig Majorgene für Wachstumsunterschiede verantwortlich sein werden, oder doch Genkombinationen usw. von Majorgencharakter, beweisen die älteren und jüngeren Versuche mit Einzelstammbaasaten von Waldbäumen, die stets einen relativ hohen Anteil von Nachkommenschaften mit erheblichen Unterschieden des Jugendwachstums liefern, wie es offenbar auch Voraussetzung für die Annahme SCHÖNBACHS ist. Es ist überdies eine alte züchterische Erfahrung, daß Wuchstyp und Wuchsform oft durch einfache genetische Zusammenhänge erklärt sind.

Neben den genannten Voraussetzungen liegen allen Hypothesen über den Einfluß von Wirtschaftsmaßnahmen usw. auf die genetische Konstitution der betr. Populationen einige weitere zugrunde: Der — bewußt oder unbewußt — herbeigeführte Selektionseffekt soll in einer oder doch in nur wenigen Generationen erhalten werden (über die Bedingungen, unter denen eine „rasche Evolution“ möglich ist, vgl. FORD 1955) und weiter soll er trotz

einmaliger oder nur einige Male wiederholter Selektion nachhaltig sein, m. a. W. es soll ein neuer „adaptiver Wert“ erreicht worden sein (vgl. WRIGHT 1955). Es nützt also nichts, wenn von bestimmten Eltern die Nachkommenschaften einen Selektionsvorteil im gegebenen Milieu besitzen, diese aber ihrerseits nicht in der Lage sind, den Selektionsvorteil entsprechend zu reproduzieren. Auch durch diese beiden Voraussetzungen wird selbstverständlich eine Einschränkung der genetischen und physiologischen Möglichkeiten bewirkt.

In dem vorliegenden Versuch zeichnen sich vor allem folgende Schwierigkeiten ab, die einer solchen Vereinfachung im Wege stehen: Bei „Kahlschlagbedingungen“ mit extremer Begünstigung jugendwüchsiger Formen würde in den meisten Fällen den Heterozygoten ein Selektionsvorteil zuzusprechen sein, im Alter dagegen sind vielfach auch die Homozygoten im Vorteil (ganz extrem z. B. bei Nr. 2, *heroína*). Anders dagegen ist es bei „vorratspfleglichem“ Betrieb. Hier darf den raschwüchsigen Heterozygoten nur dort auch ein Selektionsvorteil zugesprochen werden, wo sie ihre Wachstumsüberlegenheit auch beibehalten und diese mit einer gewissen Langlebigkeit kombinieren. Die Selektionswerte eines jeden Gens können also aus widersprechenden Komponenten bestehen. Es soll deshalb lediglich das Problem klar herausgearbeitet werden, zumal die theoretischen Untersuchungen derartiger Modelle noch im Anfangsstadium stehen: Der Selektionswert der Genotypen wechselt im Laufe des Bestandeslebens, das demnach als zeitlich fluktuierendes Milieu aufzufassen ist. Der Wechsel des Selektionswertes betrifft Homozygote und Heterozygote des gleichen Gens oft nicht nur in verschiedener Stärke, sondern auch in entgegengesetzter Richtung.

Daß bei der Beurteilung des Selektionswertes nicht allein die Aussicht zu überleben, sondern auch die Reproduktionsfähigkeit — manchmal von Bedeutung nur in bestimmten Lebensabschnitten des Bestandes — eine Rolle spielt, trägt zu weiterer Komplizierung bei. Ebenso müssen nichtallele Interaktionen die Beurteilung des Selektionswertes einzelner Gene beeinträchtigen. Sie waren bei den vorstehenden Erörterungen außer Betracht geblieben, dürfen aber zweifellos nicht vollständig vernachlässigt werden. Wahrscheinlich ist insgesamt ein sehr viel höherer Anteil der nichtallelen Interaktionen anzunehmen, als er in der *Tabelle 3* erschien, denn hier sind lediglich die möglichen mono- und dihybriden Fälle zugrundegelegt. Ein kleiner und noch unvollständiger Versuch mit den Mutanten 2 und 14 zeigte, daß der Genotyp $a_2a_2a_{14}a_{14}$ in Entwicklung (Blühtermin) und Wachstum durch die Effekte $a_2a_2A_{14}A_{14}$ und $A_2A_2a_{14}a_{14}$ nicht zu erklären war. Auch die Annahme zeitlich fluktuierenden Milieus durch die vom Bestand selbst vorgegebenen selektiven Wirkungen ist unvollständig, denn sowohl die wechselnde Jahreswitterung als auch wechselnde Bodenverhältnisse tragen dazu bei, das Milieu in Zeit und Raum als äußerst variable Größe erscheinen zu lassen, selbst dann, wenn man nur einen einzigen Bestand in einer einzigen Generation in Rechnung stellt.

Aus allen diesen Gründen sollte man daher bei populationsgenetischen Erwägungen im Zusammenhang mit kurzfristigen Maßnahmen — seien es bewußte oder unbewußte Eingriffe in das Gefüge einer Mendelpopulation — keine allzugroßen Änderungen der durchschnittlichen Zusammensetzung der Population erwarten, zumindest dann nicht, wenn es sich um Merkmale handelt, deren genetische Bedingtheit unbekannt und kompliziert ist. Außer-

dem spielt eine erhebliche Rolle natürlich auch die Selektionsintensität, die im vorliegenden Falle abzuschätzen doch recht schwierig ist. Die bisherigen Versuche, in Beständen, die als Mendelpopulationen im Sinne der Populationsgenetik gelten könnten, genetische Unterschiede zwischen Individuen nachzuweisen, die zu verschiedenen soziologischen Baumklassen gehören, sind denn auch bisher noch nicht von Erfolg gewesen (MÜNCH 1949). Vielleicht darf man Hinweise dieser Art eher aus einem Vergleich der in Nachkommenschaftsprüfungen als Extremfälle erkannten Nachkommenschaften mit den zugehörigen Altbäumen im Verhältnis zu deren umgebenden Bestand erwarten (STERN 1953), doch gilt auch hier die einschränkende Voraussetzung, derzufolge ein solches Resultat nur im Zusammenhang mit der jeweiligen Population zu verstehen ist. Gerade Wachstum und Entwicklung sind Merkmale, deren Verhältnisse in Mendelpopulationen unter dem Gesichtspunkt der WRIGHTschen Balancetheorie sehr viel eher zu verstehen sind, als aus der „klassischen“ Theorie der Evolution. Unser Modellversuch bietet ein anschauliches Material hierfür.

Die Folgerungen für die praktische Züchtungsarbeit mit Forstpflanzen sind bereits weitgehend besprochen worden, und es bleibt nur noch wenig nachzutragen. So ist vor allem auf den eingeschränkten Wert des Verhältnisses beider genetischer Varianzkomponenten für die Vorausplanung züchterischer Maßnahmen hinzuweisen: Ihr mit dem Alter wechselndes Verhältnis läßt eine nur sehr überschlägige Bestimmung etwa der „Heritabilität“ zu (vgl. LERNER 1950) und liefert damit Unterlagen für die Vorausplanung weiterer Zuchtmaßnahmen, die von recht begrenztem Wert sein dürften, es sei denn, man beschränkt sich auf bestimmte Altersstufen. Von dieser Einschränkung sind vor allem die Planung der weiteren Selektionsschritte (Art der Selektion) und die Schätzung des zu erwartenden Selektionserfolges kommender Generationen betroffen. Auch die Verwendung der nicht additiven genetischen Varianz zur Abschätzung der Erfolgsaussichten eines auf die Ausnutzung spezifischer Kombinationseignung abgestellten Züchtungsplanes ist nur mit großer Vorsicht möglich, denn es wurde gezeigt, daß in dieser Komponente eine Anzahl unbestimmbarer Größen zusammengefaßt ist, die eine saubere Schätzung der rein genetischen, nichtadditiven Varianz unmöglich machen. So dürfte vorerst nur ein summarisches Verfahren möglich sein, das auf rohen Schätzungen basiert und erst dann verfeinert werden kann, wenn es auf einen Vergleich der Wachstumskurven auszudehnen ist. Auch dieses summarische Verfahren jedoch bietet gegenüber den bisher geübten Methoden des Nachkommenschaftsvergleiches erhebliche Vorteile, und es erlaubt vor allem auch trotz aller Schwächen einen tieferen Einblick in die genetische Struktur des Versuchsmaterials. Vielleicht wird in nicht allzu ferner Zeit durch Einführung geeigneter Wachstumsfunktionen auch der Weg frei für biometrisch-genetische Analysen der Erbllichkeit des Wachstums in bestimmten Fällen.

Zusammenfassung

13 Wuchsmutanten aus der Sippe 50 von *Ant. majus* L. sowie die Sippe 50 normal wurden diallel gekreuzt und das Wachstum der Nachkommenschaften im Versuchsgarten verglichen. Folgende Hauptergebnisse wurden erhalten:

1. Die von Dominanzeffekten befreite genetische Varianz war zu allen Zeiten vorwiegend additiv.

2. Die nichtadditive genetische Restvarianz machte als einzige Varianzkomponente keine einheitliche Entwicklung durch, was auf die Wirkung der verschiedenen Komponenten zurückgeführt wird, die in ihr zusammengefaßt sind.

3. Die Dominanzgrade der beteiligten Gene waren sehr unterschiedlich. Im Durchschnitt ergab sich gegen Versuchsende noch leichte Superdominanz.

4. Ein Vergleich der Wachstumskurven erklärte in vielen Fällen die „Jugendheterosis“ der Kombinationen aus unterschiedlichen Dominanzverhältnissen für Wachstumsendwert und Wachstumsrhythmus.

5. Die Wirkung der Wachstumsgene auf die Form der Wachstumskurve kann alle nur denkbaren Formen dieser Kurve realisieren: Jugendbeschleunigung bei späterer Unterlegenheit und umgekehrt sowie dauernd über- bzw. unterlegene Wachstumswerte.

6. Das Additivitätsprinzip gilt folgerichtig auch für den Gesamtablauf des Wachstums, ausgedrückt durch die Parameter einer geeigneten Wachstumsfunktion.

7. Verschiedene Möglichkeiten zur Prüfung der Kombinationseignung hinsichtlich des Wachstums werden diskutiert.

8. Eine Korrelation zwischen Blühtermin und Gesamtwachstumsleistung war nicht vorhanden, jedoch bestand eine solche Korrelation zu früheren Wachstumswerten.

9. Die Voraussetzungen für die Anwendung biometrisch-genetischer Prüfverfahren auf Populationen gleichalter, wachsender Individuen werden diskutiert und eine Lösung bei geeigneter Versuchsmethodik und Anwendung adäquater Wachstumsfunktionen für möglich erachtet.

10. Es wird auf die Schlußfolgerungen verwiesen, die sich aus der im Experiment gefundenen Wirkungsweise der „Wuchsgene“ für die Untersuchung der soziologischen Struktur von Waldbeständen und für die Vorstellungen von der Mikroevolution im Bestand ergeben.

Summary

Title of the paper: *On Combining Ability with Respect to Growth. — Results of a Model Trial with Antirrhinum majus* L.

Diallel crossings were made with 13 growth mutants of the inbred line 50. The growth of the progenies were compared in the experimental garden. The following are the main results obtained:

1. The genetical variance, free from dominance, was almost always additive.

2. The non-additive genetical variance was the only component of the variance which had no uniform evolution; this is attributed to the action of the different components summarized in it.

3. The degree of dominance of the genes varied greatly. On average there was a slight superdominance at the end of the experiment.

4. In many cases a comparison of the growth curves showed that the „youth heterosis“ of some combinations is related to the different proportions of dominance in the final value of growth and growth rhythm.

5. The effect of the growth genes on the shape of growth curve can produce all possible forms of this curve: fast growth in youth followed by poor growth and vice versa; as well as permanently superior or inferior growth values.

6. The principle of additivity applies also to the whole course of growth, expressed by the parameter of a suitable growth function.

7. Different possibilities are discussed for the examination of combining ability in relation to growth.

8. There was no correlation between flowering time and total growth power, but such a correlation did exist with former growth values.

9. The conditions for using diverse biometric-genetical tests for populations of growing individuals of the same age are discussed. It is concluded that it may be possible to find a solution by suitable experimental methods and the use of adequate growth functions.

10. Reference is made to the conclusions drawn from the mode of action of the „growth genes“ found in this experiment for the investigation of the sociological structure of forest stands and for the idea of micro-evolution in stands.

Résumé

Titre de l'article: *L'aptitude à la combinaison étudiée en ce qui concerne la croissance. — Expérience-type sur *Antirrhinum majus* L.* —

Des croisements diallèles furent faits avec 13 mutants pour la croissance de la lignée inbred 50. La croissance des ascendances fut étudiée en place d'expérience. Les principaux résultats sont les suivants:

1. La variance génétique, dominance exclue, est presque toujours additive.

2. La variance génétique non additive est le seul élément de la variance qui ne présente pas une variation uniforme; cela fut attribué à l'action des divers facteurs dont elle est la résultante.

3. Le degré de dominance des gènes varie beaucoup. En moyenne, on constate une légère superdominance à la fin de l'expérience.

4. Dans beaucoup de cas, la comparaison des courbes de croissance montre que l'«hétérosis juvénile» de certains croisements est lié aux différents degrés de la dominance dans la valeur finale de la croissance et du rythme de croissance.

5. L'effet des gènes commandant la croissance sur la forme de la courbe peut produire tous les types de courbes possibles: croissance juvénile rapide suivie par une croissance faible et vice-versa; de même des valeurs de la croissance constamment supérieures ou constamment inférieures.

6. Le principe de l'additivité s'applique aussi au cours total de la croissance, exprimé par le paramètre d'une fonction de croissance.

7. On discute les diverses possibilités de l'étude de l'aptitude à la combinaison en ce qui concerne la croissance.

8. Il n'y a pas de corrélation entre la date de floraison et la croissance totale, mais une telle corrélation existe avec les premières valeurs de la croissance.

9. On examine les conditions pour l'emploi de divers tests biométriques — génétiques sur des individus du même âge. On conclut qu'une solution est possible par l'emploi de méthodes et de fonctions de croissance bien choisies.

10. Le mode d'action des «gènes de croissance» mis en évidence par cette expérience peut être utilisé pour les recherches sur la structure génétique des peuplements forestiers, sous l'angle de l'idée de la «microévolution» dans ces peuplements.

Literatur

- ALLARD, R. W.: The analysis of genetic-environmental interaction by means of diallel crosses. *Genetics* 41, 305—318 (1956). — BURDICK, A. B.: Genetics of heterosis for earliness in tomato. *Genetics* 39, 488—505 (1954). — FABERGÉ, A. C.: The physiological consequences of polyploidy. *Journ. Gen.* 27, 365—399 (1936). — FISHER, R. A.: The correlation between relatives on the supposition of mendelian inheritance. *Trans. Roy. Soc. Edinb.* 52, 399—433 (1918). — FORD, E. B.: Rapid evolution and the conditions which make it possible. *Cold Spring Harbor Symposia of Qu. Biol.* 20, 230—238 (1955). — GARTNER, J. B., HANEY, W. J., and HAMNER, L.: The effect of indolacetic and amount of solar radiation of heterosis in the snapdragon (*Ant. majus* L.). *Science* 117, 593—595 (1953). — HAGERBERG, A.: Heterosis in F_1 combinations in *Galeopsis*. *Hereditas* 38, 33—82, 221—245 (1952). — HANEY, W. J., GARTNER, J. B., and WILSON, G. B.: The effect of light on the expression of heterosis in *Antirrhinum majus* L. *Jour. Heredity* 44, 10—12 (1953). — HENDERSON, C. R.: Specific and general combining ability. *Heterosis*. Iowa State College Press 1952, 352—370. — JINKS, J. L.: A survey of the genetical basis of heterosis in an variety of diallel crosses. *Heredity* 9, 223—238 (1955). — JINKS, J. L., and HAYMAN, B. J.: Analysis of diallel crosses. *Maize genetics Cooperation News letters* 27, 48—54 (1953). — JOHNSON, H.: Avkommeprövning av björk preliminära resultat av unga försöksplanteringar. *Sv. Papperstidning* 54, 412—426 (1951). — JOHNSON, H.: Heterosisererscheinungen bei Hybriden zwischen Breitengradrassen von *Populus tremula*. *Z. Forstgenetik* 2, 156—160 (1956). — KEMPTHORNE, O.: The theory of diallel crosses. *Genetics* 41, 451—459 (1956). — LERNER, I. M.: Population genetics and animal improvement. Cambridge Univ. Press, 1950. — MANDEL, J.: Chain Block designs with two-way elimination of heterogeneity. *Biometrics* 10, 251—272 (1954). — MARQUARDT, H.: Theoretische Grundlagen der Samenplantagen. I. Die Selektion der Ausleseebäume. II. Prüfverfahren zur Aufklärung der gen. Situation der Ausleseebäume. III. Die Typen der Samenplantagen und ihre züchterischen Möglichkeiten. *Forstarchiv* 27, 1—7, 25—30, 77—84 (1956). — MATHER, K.: *Biometrical Genetics*. Methuen & Co., London 1949. — MÜNCH, E.: Das Erlensterben. *Forstwiss. Cbl.* 58, 173—248 (1936). — MÜNCH, E.: Beiträge zur Forstpflanzenzüchtung. (Versuche einer Auslesezüchtung durch Einzelstammabsaaten bei Fichte.) *Bayer. Landw. Verlag, München* 1949. — NAIR, K. R.: The fitting of growth curves. *Statistics and mathematics in biology*. Iowa State College Press 1954, 119—133. — PEARCE, S. C.: Some problems of experimental technique with perennial crops. *Biometrics* 12, 330—337 (1956). — RHODES, E. C.: *Population mathematics*. J. of the Roy. Stat. Soc. 103, 61—89 (1940). — ROHMEDE, E.: Das Problem der Alterung langfristig vegetativ vermehrter Pappelklone. *Forstwiss. Cbl.* 75, 380—406 (1956). — SCAMONI, A.: Über die weitere Entwicklung künstlicher Kiefernkreuzungen in Eberswalde. *Züchter* 20, 39—42 (1950). — SCHÖNBACH, H.: Beiträge zur Forstpflanzenzüchtung. *Forstw. Holzw.* 3, 331—337 (1949). — SCHRÖCK, O.: Die Vererbung der Frühblüte bei der Kiefer. *Der Züchter* 19, 1949. — SCHRÖCK, O.: Das physiologische Alter und seine Bedeutung für die Wuchsleistung und Abgrenzung von Pappelklonen. *Mitt. Pappelkollektiv* Nr. 16, 1956. — SPRAGUE, G. F.: Problems in genetic variability. *Cold Spring Harbor Symp. on quant. biol.* 20, 1955. — STERN, K.: Methodik der vergleichenden Beurteilung von nach der Langparzellenmethode angelegten Kieferneinzelsamabsaaten. *Züchter* 23, 1—16 (1953). — STERN, K.: Über die Erblichkeit des Wachstums (vorläufige Ergebnisse eines Versuches mit Mutanten von *Antirrhinum majus*. *Züchter* 26, 121—127 (1956). — STRAND, L.: Progeny tests with forest trees. *Hereditas* 38, 152—162 (1952). — STUBBE, H.: Über mono- und digen bedingte Heterosis bei *Antirrhinum majus* L. *Zeitschr. Abstammungs- u. Vererbungslehre* 85, 450—478 (1953). — SYRACH LARSEN, C.: *Genetics in silviculture*. Oliver and Boyd, Edinburgh and London 1956. — WETTSTEIN, W.: Selektion von Kiefern nach 4 Jahren. *Züchter* 19, 205—206 (1948). — WRIGHT, S.: Classification of the factors of evolution. *Cold Spring Harbor Symposia of Qu. Biol.* 20, 16—24 (1955). — YATES, F.: Analysis of data from all possible reciprocal crosses between a set of parental lines. *Heredity* 1, 287—301 (1947). — YOUNG, W. J., and CONNOR, W. S.: The Chain Block Design. *Biometrics* 9, 127—140 (1953). — YULE, G. U.: The growth of populations and the factors which control it. *J. Roy. Stat. Soc.* 88, 1—58 (1925).