(Aus dem Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Schmalenbeck)

Kreuzungspläne zur Selektionszüchtung bei Waldbäumen

Von K. HINKELMANN, mit einer Einleitung von K. STERN

(Eingegangen am 6. 2. 1960)

Einleitung

In den nächsten Jahren werden in zunehmendem Maße Nachkommenschaftsprüfungen zur forstlichen Auslesezüchtung ausgelegt werden, nachdem an vielen Stellen „Plusbäume“ in großer Zahl ausgewählt und vegetativ vermehrt worden sind. Damit wird die Frage akut, nach welchem Plan man die zu vergleichenden Nachkommenschaften herstellen soll.

Prinzipiell ist das Ziel der Nachkommenschaftsprüfungen zur forstlichen Auslesezüchtung durch das allgemein anerkannte Verfahren der Samenplantage aus m Klonen bereits festgelegt; m soll eine größere Zahl sein und dürfte etwa zwischen 20 und 50 liegen (STERN 1959). Daraus folgt, daß jeder der m-Klone in Kombination mit möglichst vielen anderen, im Idealfall mit allen anderen, einen positiv zu beurteilenden Effekt zeitigen soll: Er soll eine hohe Kombinationseignung aufweisen, die man in Analogie zum Sprachgebrauch in anderen Züchtungszweigen als „allgemeine Kombinationseignung" bezeichnen kann (KEMPTHORNE 1957, STERN 1958).

Aus ökonomischen Gründen ist es unmöglich, alle $\frac{n(n-1)}{2}$ denkbaren Kombinationen der n Klone untereinander herzustellen und im Feldversuch zu prüfen (Selbstungen seien ausgeschlossen). n bezeichnet hier die Zahl der als Anwärter für die Nachkommenschaftsprüfung in Frage kommenden Klone. Es müssen daher Wege gefunden werden, die Zahl der Kombinationen einzuschränken, ohne daß damit ein erheblicher Verlust an Informationen verbunden wäre, die der Züchter aus seinen Nachkommenschaftsprüfungen erwartet, hier offenbar über den Anteil der allgemeinen Kombinationseignung an der genetischen Varianz einer Nachkommenschaftsprüfung und ihre Erklärung aus einzelnen Kloneffekten.

Im Modell

$$y_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij}, \qquad (1)$$

das jedem Kreuzungsplan zugrundeliegen muß, der in Anbetracht des Versuchszieles der forstlichen Auslesezüchtung genügen soll, bezeichnen g_i und g_j die linearen Effekte des i-ten und j-ten Klons und s_{ij} die spezifische Komponente gerade dieser Kombination, bezogen auf das Versuchsmittel μ. Anhand dieses Modells muß die Brauchbarkeit jedes Kreuzungsplans zu beurteilen sein, und es wird sofort klar, daß z. B. ein Polycross-Plan (GUSTAFSSON 1949) oder ein Topcross-Plan (SCHRÖCK 1956) nur begrenzt oder unter bestimmten, vielleicht einschneidenden Voraussetzungen genügen. Nur die „diallelen“ Pläne liefern Schätzungen aller interessierenden Größen.

YATES (1947) hat gezeigt, wie man aus einem vollständigen Diallel — Kreuzungen aller n Klone untereinander — die drei Parameter schätzen kann. Dieser Plan ist nicht orthogonal. GILBERT (1958) und STERN (1958) haben Möglichkeiten zur Konstruktion unvollständiger Pläne erörtert, die man aus dem Diallel ableiten kann. Ihre Beurteilung des praktischen Wertes dieser Pläne geht jedoch auseinander, da sie von unterschiedlichen Voraussetzungen über die Versuchspopulation und die Ziele der Nachkommenschaftsprüfungen ausgehen. Für die Nachkommenschaftsprüfungen zur forstlichen Auslesezüchtung dürften aus mehreren Gründen unvollständige, diallele Kreuzungspläne am besten geeignet sein.

Grundsätzlich können zwei Typen dialleler Pläne unterschieden werden. Beim ersten werden n_1 Väter mit n_2 Müttern gekreuzt, während beim zweiten n Eltern untereinander gekreuzt werden. Für diesen Plan ist es offenbar notwendig, daß man es mit zweigeschlechtigen Arten zu tun hat, wie es bei den forstlichen Hauptholzarten die Regel ist.

Beim Diallel 2 ist nur der vollständige Plan ausgewogen. Alle unvollständigen Pläne können allenfalls teilweise ausgewogen werden. Es entstehen infolgedessen bei ihrer Konstruktion die gleichen oder ähnliche Probleme, wie bei teilweise ausgewogenen Feldversuchsplänen mit unvollständigen Blocks, deren Modell dem hier verwendeten im Prinzip ähnlich ist. Das Diallel vom Typ 1 hingegen liefert, wenn vollständig ausgeführt, einen orthogonalen Plan, und seine unvollständigen Formen können ausgewogen werden.

Offenbar ist es bei Verwendung des Modells (I) gleichgültig, welche Annahmen über die Art der Vererbung des oder der in den Nachkommenschaftsprüfungen zu vergleichenden Merkmale gemacht werden. Es könnte sich ebenso gut um ,,gemischte“ wie um Mendelvererbung handeln. SPRAGUE und Mitarbeiter (1942, 1952, 1953 u. a.) haben zeigen können, daß es trotz dieser rein formalen oder empirischen Grundlagen wertvolle Aufschlüsse liefert. STERN (1959) konnte an einem Diallel mit Birken seine Verwendbarkeit auch für Nachkommenschaftsprüfungen der forstlichen Auslesezüchtung wahrscheinlich machen.

Es wäre indessen erwünscht, aus den Nachkommenschaftsprüfungen weitergehende Informationen zu erhalten, die man bei Mendelscher und Polygenvererbung erwarten darf. Informationen dieser Art liefern wertvolle Hinweise auf die Erfolgsaussicht weiterer Züchtungsschritte, deren Planung usw., auf die hier nicht näher eingegangen werden kann. COMSTOCK, ROBINSON und Mitarbeiter (1948, 1949, 1952, 1958 u. a.) haben eine Reihe von Versuchsplänen hierzu entwickelt und zur Klärung bestimmter Fragen der Maiszüchtung eingesetzt. Natürlich kommen für unsere Zwecke zunächst nur solche Pläne in Frage, die mit der F_1 auskommen. Daher erschien es angebracht, auch die hierher gehörenden Fragen in die Untersuchungen einzubeziehen.

Im Gegensatz zur Versuchsauswertung bei Unterstellung nur des Modells (I) ist es hier erforderlich, einengende Voraussetzungen hinsichtlich der Struktur der Ausgangspopulation zu machen. Vor allem sind random-mating-Bedingung und Zufälligkeit der Probenahme anzunehmen. Wir wissen, daß ersteres nur mit Annäherung unterstellt werden darf. Aber wahrscheinlich ist der hier entstehende Fehler nicht sehr groß. KEMPTHORNE und MATZINGER (1956) haben eine Auswertung des Diallels gegeben, bei der unter bestimmten Voraussetzungen auch der Inzuchtgrad der Eltern berücksicht ist. Die Zufallsmäßigkeit der Probenahme kann ebenfalls nur mit grober Annäherung unterstellt werden, da man es in der Regel mit „Plusbäumen“ zu tun haben wird. Weitere Voraussetzungen sind: Keine Konkurrenzeffekte (nur teilweise und insoweit schon in der Forderung nach random mating enthalten, als es sich um selektive Bevor- oder Benachteiligung einzelner Genotypen handelt, nicht aber in Hinblick auf Veränderungen der Merkmalsprägungen infolge Konkurrenz) und, in engem Zusammenhang damit stehend, positive Korrelation von Bestandes- und Individualleistung.

Es ist nicht möglich, an dieser Stelle eine eingehende Erörterung aller hier entstehenden Fragen zu bringen, und es wird daher auf die einschlägige Literatur verwiesen (vor allem KEMPTHORNE 1957). Die speziell forstliche Seite aller dieser Fragen ist von den zuständigen Autoren kaum beachtet worden.[1]) Der Leser mag sich selbst darüber klar werden, wie hoch oder wie gering er die Effekte etwaiger Abweichungen von den notwendig vereinfachenden Voraussetzungen einschätzen will.

I. Allgemeines

Die Streuungszerlegung einer Nachkommenschaftsprüfung hat die Zerlegung der Gesamtvarianz (phänotypische Varianz) in eine genetische und eine Umweltskomponente zum Ziel. Erstere kann dabei noch weiter aufgegliedert werden, wenn der dem Versuch zugrundeliegende Kreuzungsplan entsprechend eingerichtet war. In der Forstpflanzenzüchtung wird es sich meist um irgendeine Form des Diallels handeln.

Auf dieser Varianzanalyse beruht die Konstruktion von Schätzfunktionen für allgemeine und spezifische Kombinationseignung. Für bestimmte vollständige Pläne dieser Art findet man in der Literatur derartige Konstruktionen (KEMPTHORNE 1957). Wir wollen in einer ersten Verallgemeinerung zu unvollständigen diallelen Plänen übergehen und deren mathematische Grundlagen untersuchen. Die Verallgemeinerung ist darin zu sehen, daß jedes vollständige Diallel als ein Sonderfall in einer Reihe möglicher unvollständiger beschrieben werden kann, worauf jeweils hingewiesen werden wird. Sie ist nicht nur aus mathematisch-theoretischer Sicht interessant; durch sie erhält auch der Züchter die Möglichkeit, seine Kreuzungspläne den jeweiligen Gegebenheiten entsprechend unter Wahrung der züchterischen Ziele wie der ökonomischen Voraussetzungen zu variieren. Als Grundlage der Varianzanalyse dient das faktorielle Modell *(1)*, das noch erweitert und den Gegebenheiten des unvollständigen Diallels angepaßt wird.

II. Beschreibung der faktoriellen Modelle

Wir unterscheiden im folgenden zwei Fälle, die auch getrennt behandelt werden:

Fall I: n_1 Väter und n_2 Mütter werden in geeigneter Weise untereinander gekreuzt.

Fall II: n zweigeschlechtliche Individuen werden untereinander gekreuzt, dabei soll Selbstung ausgeschlossen werden.

Der Kürze halber werden später diese Fälle mit *(I)* bzw. *(II)* bezeichnet und die erwähnten Spezialfälle mit *(Is)* und *(IIs)*.

[1]) Auf die Notwendigkeit des Einsatzes von Polygenmodellen bei einer Planung und Ausführung der forstlichen Auslesezüchtung weist MARQUARDT (1957) hin.

In beiden Fällen werden die Eltern als Stichproben aus einer random-mating-Population aufgefaßt, die das Hardy-Weinberg-Gleichgewicht erreicht hat.

Aus jeder hergestellten biparentalen Nachkommenschaft werden r Individuen zufallsmäßig ausgewählt und im vergleichenden Feldversuch in r Wiederholungen ausgepflanzt. Ein solches Individuum aus der Kreuzung des Vaters i mit der Mutter j der k-ten Wiederholung bezeichnen wir mit y_{ijk}. Für unsere Untersuchungen läßt sich dann jedes y_{ijk} als faktorielles Modell wie folgt beschreiben:

(I)

Es ist

$$i = 1, 2, \ldots . n_1; \quad j = 1, 2, \ldots n_2$$

und

$$y_{ijk} = \delta_{ij} (\mu + g_i + g_j + p_k + s_{ij} + e_{ijk}), \quad (k = 1, \ldots, r) \qquad (2)$$

Dabei ist im einzelnen

μ das Mittel aus allen beobachteten Werten y_{ijk}
g_i der Beitrag des Vaters i hinsichtlich μ
g_j der Beitrag der Mutter j hinsichtlich μ
p_k der Bodeneffekt der k-ten Wiederholung
s_{ij} die Interaktion zwischen dem Vater $_i$ und der Mutter $_j$
e_{ijk} der zufällige Fehler und

$$\delta_{ij} = \delta^d_{ij} = \begin{cases} 1 \text{ für } j = \varrho\, d + i \bmod d \\ \qquad (i = 1, 2, \ldots n_1;\ \varrho = 0, 1, 2, \ldots \left[\frac{n_2}{d}\right] - 1 \\ 0 \text{ sonst.} \end{cases}$$

d ist eine beliebige, für jedes Diallel aber feste, natürliche Zahl ($1 \leq d \leq n_2 - 1$), die neben n_1 und n_2 Form und Umfang des Diallels bestimmt. Anschaulich bedeutet d den Abstand zwischen je zwei benachbarten Kombinationen des gleichen Vaters oder der gleichen Mutter. Für $d = 1$ erhalten wir insbesondere *(Is)*.

Damit in die späteren Berechnungen jeder Elter mit dem gleichen Gewicht eingeht, d. h. damit in jedem durch d charakterisierten Diallel für jedes i oder j gleich viele Kombinationen auftreten, sehen wir voraus:

$$n_1 \equiv n_2 \equiv 0 \bmod d,$$

also

$$\left[\frac{n_2}{d}\right] = \frac{n_2}{d}.$$

($\left[\frac{n_2}{d}\right]$ ist die kleinste ganze Zahl $\geq \frac{n_2}{d}$)

Die Gesamtzahl der Kombinationen beträgt dann

$$N_I = \frac{n_1 n_2}{d}$$

Wir veranschaulichen uns das so beschriebene unvollständige Diallel an einem Beispiel *(Tab. 1)*.

Tab. 1
Beispiel: $n_1 = 6$, $n_2 = 9$, $d = 3$

i \ j	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	x			x			x		
2		x			x			x	
3			x			x			x
4	x			x			x		
5		x			x			x	
6			x			x			x

(II):

Es ist $i = 1, 2, \ldots n$; $j = 1, 2, \ldots n$. Gleiche Ziffern bedeuten in diesem Fall gleiche Individuen. Das faktorielle Modell ist wieder das folgende:

$$y_{ijk} = \varepsilon_{ij} (\mu + g_i + g_j + p_k + s_{ij} + e_{ijk}) \qquad (3)$$

Die Parameter μ, g_i, g_j, p_k, s_{ij}, e_{ijk} haben dieselbe Bedeutung wie bei (I), und

$$\varepsilon_i = \varepsilon_{ij}^{d} = \begin{cases} 1 \text{ für } j = i + 1 + \varrho d \\ \qquad (i = 1, 2, \ldots n;\ \varrho = 0, 1, 2, \ldots \\ \qquad \text{mit } i + 1 + \varrho d \leqq n) \\ 0 \text{ sonst.} \end{cases}$$

d ist wie bei *(I)* eine für das Diallel charakteristische ungerade Zahl ($d = 1, 3, \ldots$). Das Diallel wird weiter durch die Forderung nach Ausschluß der Selbstungen bestimmt und durch die Annahme, es seien keine Muttereffekte vorhanden, die reziproke Kreuzungen überflüssig werden läßt.

Die Forderung nach gleicher Gewichtung jedes Elters führt zu der Voraussetzung

$$n - 2 \equiv 0 \mod d.$$

Bezeichnen wir die Anzahl der Kombinationen mit dem Individuum i als $\left\{\begin{matrix}\text{Vater mit } q_i{}^{*)} \\ \text{Mutter mit } p_i\end{matrix}\right\}$, so beträgt die Gesamtzahl der Kombinationen

$$N_{II} = \sum_{i=1}^{n} q_i = \sum_{j=1}^{n} p_j = \sum_{s=0}^{(n-2)/d} (n - 1 - sd) = \left(\frac{n-2}{d} + 1\right) \frac{n}{2}.$$

Für $d = 1$ erhält man *(II_s)* mit

$$N_{IIs} = \frac{n(n-1)}{2}.$$

Zur Veranschaulichung dieser Art des unvollständigen Dialles dient das Beispiel der *Tabelle 2.*

Tab. 2

Beispiel: $n = 8$, $d = 3$

i \ j	1	2	3	4	5	6	7	8
1	—	x			x			x
2		—	x			x		
3			—	x			x	
4				—	x			x
5					—	x		
6						—	x	
7							—	x
8								—

III. Varianzanalyse

Uns kommt es hier zunächst weniger auf einen Test der verschiedenen Effekte an, als auf eine direkte Zerlegung der Streuung und auf eine wahrscheinlichkeitstheoretische Untersuchung der einzelnen Komponenten (für den erstgenannten Zweck würde man den Maximum-Likelihood-Quotiententest benutzen, der zum Testen zusammengesetzter Hypothesen sehr handlich und „gut" ist, siehe SCHMETTERER, 1956). Dazu bedienen wir uns in der üblichen Weise der Methode der kleinsten Quadrate.

*) $q_i = \left[\frac{n-i}{d}\right]$, $p_i + q_i = \frac{n-2}{d} + 1$, $p_{n-i} = q_{i+1}$

Die y_{ijk} werden als zufällige Variable aufgefaßt. Sie haben den Erwartungswert $\mu + g_i + g_j + p_k + s_{ij}$; e_{ijk} sei verteilt nach $N(0, \sigma^2)$. Zur Bestimmung der Parameter μ, g_i, g_j, p_k und s_{ij} machen wir

$$\Sigma\ (y_{ijk} - g_i - g_j - p_k - s_{ij})^2 \qquad (4)$$

zum Minimum. Das führt für *(I)* auf die folgenden Normalgleichungen *(Tab. 3)*.

Tab. 3. — Normalgleichungen (I).

$$\frac{n_1 n_2}{d} r\mu + \frac{n_2}{d} r \sum_i g_i + \frac{n_i}{d} r \sum_j g_j + \frac{n_1 n_2}{d} \sum_k p_k + r \sum_{ij} s_{ij} = Y_{\cdot\cdot\cdot}$$

$$\frac{n_2}{d} r\mu + \frac{n_2}{d} r g_{i'} + r \sum_{\varrho=0}^{n_2/d-1} g_{1+\varrho d} + \frac{n_2}{d} \sum_k p_k + r \sum_{\varrho=0}^{n_2/d-1} s_{i', 1+\varrho d} = Y_{i'\cdot\cdot}$$

$$\left(i' = 1, 1 + d, \ldots, 1 + \left(\frac{n_1}{d} - 1\right) d\right)$$

$$\frac{n_2}{d} r\mu + \frac{n_2}{d} r g_{i''} + r \sum_{\varrho} g_{2+\varrho d} + \frac{n_2}{d} \sum_k p_k + r \sum_{\varrho} s_{i'', 2+\varrho d} = Y_{i''\cdot\cdot}$$

$$\left(i'' = 2, 2 + d, \ldots, 2 + \left(\frac{n_1}{d} - 1\right) d\right)$$

. . . .

$$\frac{n_2}{d} r\mu + \frac{n_2}{d} r g_{i(d)} + r \sum_{\varrho} g_{(\varrho+1)d} + \frac{n_2}{d} \sum_k p_k + r \sum_{\varrho} s_{i(d), (\varrho+1)d}$$

$$= Y_{i(d)\cdot\cdot} \quad (i(d) = d, 2d, \ldots, n_1)$$

$$\frac{n_1}{d} r\mu + r \sum_{\varrho=0}^{n_1/d-1} g_{1+\varrho d} + \frac{n_1}{d} r g_{j'} + \frac{n_1}{d} \sum_k p_k + r \sum_{\varrho=0}^{n_1/d-1} s_{1+\varrho d, j'} = Y_{\cdot j'\cdot}$$

$$\left(j' = 1, 1 + d, \ldots, 1 + \left(\frac{n_1}{d} - 1\right) d\right)$$

$$\frac{n_1}{d} r\mu + r \sum_{\varrho} g_{2+\varrho d} + \frac{n_1}{d} r g_{j''} + \frac{n_1}{d} \sum_k p_k + r \sum_{\varrho} s_{2+\varrho d, j'} = Y_{\cdot j''\cdot}$$

$$\left(j'' = 2, 2 + d, \ldots, 2 + \left(\frac{n_2}{d} - 1\right) d\right)$$

. . . .

$$\frac{n_1}{d} r\mu + r \sum_{\varrho} g_{(\varrho+1)d} + \frac{n_1}{d} r g_{j(d)} + \frac{n_1}{d} \sum_k p_k + r \sum_{\varrho} s_{(\varrho+1)d, j(d)}$$

$$= Y_{\cdot j(d)\cdot} \quad (j(d) = d, 2d, \ldots, n_2)$$

$$\frac{n_1 n_2}{d} \mu + \frac{n_2}{d} \sum_i g_i + \frac{n_1}{d} \sum_j g_j + \frac{n_1 n_2}{d} p_k + \sum_{ij} s_{ij} = Y_{\cdot\cdot k}$$

$$(k = 1, 2, \ldots, r)$$

$$r\mu + r g_i + r g_j + \sum_k p_k + s_{ij} = Y_{ij\cdot}$$

$$(i = 1, 2, \ldots, n_1 \ \ j = 1, 2, \ldots, n_2).$$

In *Tabelle 3* bedeuten

$$Y_{i\cdot\cdot} = \sum_{jk} y_{ijk}, \ Y_{\cdot j\cdot} = \sum_{ik} y_{ijk}, \ Y_{\cdot\cdot k} = \sum_{ij} y_{ijk},$$

$$Y_{ji\cdot} = \sum_{k} y_{ijk}, \ Y_{\cdot\cdot\cdot} = \sum_{ijk}{}_{ijk}.$$

Zur Lösung des Gleichungssystems setzen wir

$$(V_I) \begin{cases} \sum_{\varrho} g_{\nu+\varrho d} = 0 & (\nu = 1, 2, \ldots d) \\ \sum_{j} \delta_{ij} s_{ij} = 0 & (i = 1, 2, \ldots n_1) \\ \sum_{i} \delta_{ij} s_{ij} = 0 & (j = 1, 2, \ldots n_2) \\ \sum_{k} p_k = 0. & \end{cases}$$

Damit werden im Sinne dieser Bedingungen (V_I) für die Parameter folgende „Pseudoschätzungen" erhalten:

$$(S_I^1) \quad \mu = \frac{Y_{\cdot\cdot\cdot}}{r n_1 n_2/d}$$

$$(S_I^2) \quad g_i = \frac{Y_{i\cdot\cdot}}{r n_2/d} - \frac{Y_{\cdot\cdot\cdot}}{r n_1 n_2/d} \qquad (i = 1, 2, \ldots, n_1)$$

$$(S_I^{2'}) \quad g_j = \frac{Y_{\cdot j\cdot}}{r n_1/d} - \frac{Y_{\cdot\cdot\cdot}}{r n_1 n_2/d} \qquad (j = 1, 2, \ldots, n_2)$$

$$(S_I^3) \quad p_k = \frac{Y_{\cdot\cdot k}}{n_1 n_1/d} - \frac{Y_{\cdot\cdot\cdot}}{r n_1 n_2/d} \qquad (k = 1, 2, \ldots, r)$$

$$(S_I^4) \quad s_{ij} = \frac{Y_{ij\cdot}}{r} - \frac{Y_{i\cdot\cdot}}{r n_2/d} - \frac{Y_{\cdot j\cdot}}{r n_1/d} + \frac{Y_{\cdot\cdot\cdot}}{r n_1 n_2/d}$$

(für alle i, j mit $\delta_{ij} = 1$).

Die reduzierte Quadratsumme R (μ, g, p, s) lautet dann R (μ, g, p, s) =

$$= \mu\, Y_{\cdots} + \sum_i g_i Y_{i\cdot\cdot} + \sum_j g_j Y_{\cdot j \cdot} + \sum_k p_k Y_{\cdot\cdot k} + \sum_{ij} s_{ij} Y_{ij\cdot}$$

$$= \frac{Y^2_{\cdots}}{r\, n_1 n_2/d} + \left(\sum_i \frac{Y^2_{i\cdot\cdot}}{r\, n_2/d} - \frac{Y^2_{\cdots}}{r\, n_1 n_2/d}\right)$$

$$+ \left(\sum_j \frac{Y^2_{\cdot j\cdot}}{r\, n_1/d} - \frac{Y^2_{\cdots}}{r\, n_1 n_2/d}\right) + \left(\sum_k \frac{Y^2_{\cdot\cdot k}}{n_1 n_2/d} - \frac{Y^2_{\cdots}}{r\, n_1 n_2/d}\right)$$

$$+ \left(\sum_{ij} \frac{Y^2_{ij\cdot}}{r} - \sum_i \frac{Y^2_{i\cdot\cdot}}{r\, n_2/d} - \sum_j \frac{Y^2_{\cdot j\cdot}}{r\, n_1/d} + \frac{Y^2_{\cdots}}{r\, n_1 n_2/d}\right).$$

Hiernach ergibt sich das in *Tabelle 4* angegebene Schema für die Varianzanalyse *(Tab. 4)*. Die mittleren Quadratsummen (MQS) der Tabelle ergeben sich nach Division der Quadratsummen durch die zugehörigen Freiheitsgrade. Sie werden die gewünschten Schätzfunktionen liefern.

Tab. 4. — Varianzanalyse (I).

Ursache	Freiheitsgrade	Quadratsumme	MQS
Wiederh.	$r - 1$	$\sum_k \frac{Y^2_{\cdot\cdot k}}{N_I} - \frac{Y^2_{\cdots}}{r N_I}$	A_I
Väter	$n_1 - d$	$\sum_i \frac{Y^2_{i\cdot\cdot}}{r n_2/d} - \frac{Y^2_{\cdots}}{r N_I}$	B_I
Mütter	$n_2 - d$	$\sum_j \frac{Y^2_{\cdot j\cdot}}{r n_2/d} - \frac{Y_{\cdots}}{r N_I}$	C_I
Väter × Mütter	$N_I - n_1 - n_2 + 1$	$\sum_{ij} \frac{Y^2_{ij\cdot}}{r} - \sum_i \frac{Y^2_{i\cdot\cdot}}{r n_2/d} - \sum_j \frac{Y^2_{\cdot j\cdot}}{r n_1/d} + \frac{Y^2_{\cdots}}{r N_I}$	D_I
(Vater-Mutter-Komb.) × Wiederh.	$(N_I - 1)(r - 1)$	$\sum_{ijk} y^2_{ijk} - \sum_{ij} \frac{Y^2_{ij\cdot}}{r} - \sum_k \frac{Y^2_{\cdot\cdot k}}{N_I} + \frac{Y^2_{\cdots}}{r N_I}$	F_I
Gesamt	$N_I r - 1$	$\sum_{ijk} y^2_{ijk} - \frac{Y^2_{\cdots}}{r N_I}$	

Zusatz:

Für den Fall, daß aus jeder Kombination (i×j) n_{ij} Nachkommen hervorgehen, von denen n_{ijk} in der k-ten Wiederholung (Parzelle) ausgepflanzt werden, derart, daß

$$\sum_k n_{ijk} = n_{ij},$$

muß die Varianzanalyse infolge Nichtorthogonalität des Kreuzungsplanes durch eine zweite ergänzt werden. Bezeichnet man das l-te Individuum der Kombination (i×j) in der k-ten Parzelle mit z_{ijkl}, dann erhält man y_{ijk} als Parzellenmittel:

$$y_{ijk} = \frac{1}{n_{ijk}} \sum_l z_{ijkl}.$$

Die Varianzanalyse der *Tabelle 4* ist also eine Varianzanalyse der Parzellenmittel. Sie wird hier ergänzt durch eine Varianzanalyse „zwischen den Parzellen und innerhalb der Parzellen" *(Tab. 5)*.

(II):

Bei der Beschreibung des Diallels *(II)* wurde darauf aufmerksam gemacht, daß eventuell vorhandene Muttereffekte unberücksichtigt bleiben. Deshalb kann bei Herleitung der Normalgleichungen aus *(4)*

$$s_{ij} = s_{ji}$$

gesetzt werden. Die Normalgleichungen sind in *Tabelle 6* angegeben.

Tab. 5. — Varianzanalyse „Zusatz".

Ursache	Freiheitsgrade	Quadratsummen	MQS
Zwischen den Parzellen	$N_I r - 1$	$\sum_{ijk} \frac{Z^2_{ijk\cdot}}{n_{ijk}} - \frac{Z^2_{\cdots\cdot}}{N_{\cdots}}$	
Innerh. der Parzellen	$N_{\cdots} - N_I r$	Differenz	E_I
Gesamt	$N_{\cdots} - 1$	$\sum_{ijkl} z^2_{ijkl} - \frac{Z^2_{\cdots\cdot}}{N_{\cdots}}$	

mit $N_{\cdots} = \sum_{ijk} n_{ijk}$.

Tab. 6. — Normalgleichungen (II).

$$r\, N_{II}\, \mu + r \sum_{ij} (g_i + g_j) + N_{II} \sum_k p_k + r \sum_{ij} s_{ij} = Y_{\cdots}$$

$$r\left(\frac{n-2}{d} + 1\right)\mu + r\left(\frac{n-2}{d} + 1\right) g_i + r \sum_{l=0}^{(n-2)/d} g_{\{i+1+ld\}}$$

$$+ \left(\frac{n-2}{d} + 1\right) \sum_k p_k + r \sum_{l=0}^{(n-2)/d} s_{i,\{i+1+ld\}} = Q_i \qquad (i = 1, 2, \ldots, n)$$

$$N_{II}\, \mu + \sum_{ij} (g_i + g_j) + N_{II}\, p_k + \sum_{ij} s_{ij} = Y_{\cdot\cdot k} \qquad (k = 1, 2, \ldots, r)$$

$$r\mu + r g_i + r g_j + \sum_k p_k + r\, s_{ij} = Y_{ij\cdot} \qquad (\text{für alle } i, j, \text{ mit } \varepsilon_{ij} = 1).$$

Hierbei gilt

$$\{i + 1 + \varrho d\} = (i + 1 + \varrho d) \bmod n$$
$$Q_i = Y_{i\cdot\cdot} + Y_{\cdot i \cdot}.$$

Zur Lösung setzen wir wie bei *(I)*

$$(V_{II}) \quad \begin{cases} \sum_i g_i = \sum_j g_j = 0 \\ \sum_{\varrho=0}^{(n-2)/d} s_{i,\{i+1+\varrho d\}} = 0 \qquad (i = 1, 2, \ldots, n) \\ \sum_k p_k = 0 \end{cases}$$

Danach erhalten wir für die Parameter des Modells *(3)* folgende „Pseudoschätzungen":

$$(S)^1_{II} \qquad \mu = \frac{Y_{\cdots}}{r\, N_{II}}$$

Zu (S^2_{II}) sei

$$\begin{pmatrix} g_1 \\ g_2 \\ \cdot \\ g_n \end{pmatrix} = g, \quad \begin{pmatrix} Q_1 \\ Q_2 \\ \cdot \\ Q_n \end{pmatrix} = Q,$$

dann ist — unter Benutzung von (V_{II}) — das folgende Gleichungssystem zu lösen:

$$(*) \qquad A\begin{pmatrix} g \\ \xi \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \dfrac{Q}{r\left(\dfrac{n-2}{d} + 1\right)} - \dfrac{Y_{\cdots}}{r\, N_{II}} \\ 0 \end{pmatrix},$$

wobei

$$A = (a_{ij})^{1,\, n+1}_{1,\, n+1}$$

mit den Elementen

$$a_{ij} = a^d_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{für } i = j \ (i = 1, 2, \ldots, n) \\ \dfrac{1}{\dfrac{n-2}{d} + 1} & \text{für } j = \{i + 1 + \varrho\, d\} \begin{pmatrix} \varrho = 0, 1, 2, \ldots, \dfrac{n-2}{d} \\ i = 1, 2, \ldots n \end{pmatrix} \\ 1 & \text{für} \begin{cases} j = n + 1 \ (i = 1, 2, \ldots, n) \\ i = n + 1 \ (j = 1, 2, \ldots, n) \end{cases} \\ 0 & \text{sonst} \end{cases}$$

Die nach Streichen der letzten Zeile und Spalte von A entstehende Matrix ist zyklisch. Wir nennen sie A*. Sie entsteht, wenn man die Elemente einer Zeile in der folgenden jeweils um eine Stelle nach rechts rückt. A* ist also bereits durch Angabe nur der ersten Zeile ($a_{11}\, a_{12} \dots a_{1n}$) eindeutig bestimmt. Sowohl A* wie A sind symmetrisch und reell. Die Lösung von (*) ist gegeben durch

$$(S^2_{II}) \qquad \binom{g}{\xi} = C \begin{pmatrix} \dfrac{Q}{r\left(\frac{n-2}{d}+1\right)} - \dfrac{Y_{\cdot\cdot\cdot}}{r\, N_{II}} \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Dabei ist C die (existierende) Inverse von A,

$$C = (c_{ij})_{1,\, n+1}^{1,\, n+1}$$

Auch C ist symmetrisch und reell, und man zeigt leicht, daß

$$c_{i,\, n+1} = \frac{1}{n} \qquad (i = 1, 2, \dots n).$$

Außerdem ist die durch Streichen der letzten Zeile und Spalte von C entstehende Matrix C* im obigen Sinne zyklisch, und zwar ist (KEMPTHORNE 1953), wenn man setzt

$$\theta = \frac{2\pi}{n},$$

und wenn wir mit λ_ϱ ($\varrho = 1, \dots, n$) die Eigenwerte von A* bezeichnen:

(5)
$$c_{1,1} = \frac{1}{n} \sum_{\nu=2}^{n} \frac{1}{\lambda_\nu}$$
$$c_{1,j} = \frac{1}{n} \sum_{\varrho=2}^{n} \frac{\cos(\varrho-1)(j-1)\theta}{\lambda_\varrho} \qquad (j = 2, 3, \dots, n)$$

Da A* zyklisch und symmetrisch ist, lassen sich die Eigenwerte leicht berechnen, nämlich aus

(6)
$$\lambda_{\varrho+1} = 1 + \frac{1}{\frac{n-2}{d}+1} \sum_{l=0}^{(n-2)/d} \cos(1 + l\alpha)\, \varrho\theta \qquad (\varrho = 1, \dots, n-1).$$

$$(S^3_{II}) \qquad p_k = \frac{Y_{\cdot\cdot k}}{N_{II}} - \frac{Y_{\cdot\cdot\cdot}}{r\, N_{II}} \qquad (k = 1, 2, \dots, r)$$

$$(S^4_{II}) \qquad s_{ij} = \frac{Y_{ij\cdot}}{r} - \frac{Y_{\cdot\cdot\cdot}}{r\, N_{II}} - [(c_{i1} \dots c_{in}) + (c_{j1} \dots c_{jn})] \cdot \left(\frac{Q}{r\left(\frac{n-2}{d}+1\right)} - \frac{Y_{\cdot\cdot\cdot}}{r\, N_{II}} \right) \text{ für alle } i, j \text{ mit } \varepsilon_{ij} = 1.$$

Die reduzierte Quadratsumme R (μ, g, p, s) ist wieder gegeben durch

(7)
$$\begin{aligned} & R(\mu, g, p, s) \\ & = \mu Y_{\cdot\cdot\cdot} + \sum_i g_i Q_i + \sum_k p_k Y_{\cdot\cdot k} + \sum_{ij} s_{ij} Y_{ij\cdot} \\ & = \frac{Y^2_{\cdot\cdot\cdot}}{r\, N_{II}} + \left(\sum_{ij} c_{ij} \frac{Q_i Q_j}{r\left(\frac{n-2}{d}+1\right)} - c \frac{2\, Y^2_{\cdot\cdot\cdot}}{r\, N_{II}} \right) \\ & + \left(\sum_k \frac{Y^2_{\cdot\cdot k}}{N_{II}} - \frac{Y^2_{\cdot\cdot\cdot}}{r\, N_{II}} \right) \\ & + \left(\sum_{ij} \frac{Y^2_{ij\cdot}}{r} + (2c-1) \frac{Y^2_{\cdot\cdot\cdot}}{r\, N_{II}} - \sum_{ij\nu} (c_{i\nu} + c_{j\nu}) \frac{Q_\nu}{r\left(\frac{n-2}{d}+1\right)} Y_{ij\cdot} \right) \end{aligned}$$

mit $c = \Sigma\, c_{ij}$ für alle i.

Bevor wir eine schematische Darstellung der Varianzanalyse geben, soll das eben abgeleitete Ergebnis noch für den Sonderfall *(IIs)* gezeigt werden:

(8)
$$\begin{aligned} & R(\mu, g, p, s) = \\ & = \frac{Y^2_{\cdot\cdot\cdot}}{r\, N_{IIs}} + \left(\sum_i \frac{Q_i^2}{r(n-2)} - \frac{2\, Y^2_{\cdot\cdot\cdot}}{r\, n\, (n-2)/2} \right) \\ & + \left(\sum_k \frac{Y^2_{\cdot\cdot k}}{N_{IIs}} - \frac{Y^2_{\cdot\cdot\cdot}}{r\, N_{IIs}} \right) + \left(\sum_{ij} \frac{Y^2_{ij\cdot}}{r} - \sum_i \frac{Q_i^2}{r(n-2)} \right. \\ & \left. + \frac{Y^2_{\cdot\cdot\cdot}}{r\,(n-1)(n-2)/2} \right) \end{aligned}$$

denn für diesen Fall ist

$$\lambda_i = \frac{(n-2)}{n-1} \text{ für } i = 2, \dots n$$

und damit

$$c_{1,1} = \frac{(n-1)^2}{n(n-2)},$$

$$c_{1j} = -\frac{n-1}{n(n-2)} \quad (j = 2, 3, \dots n).$$

Für den allgemeinen Fall *(II)* ergibt sich jetzt eine zu *(I)* analoge schematische Darstellung der Varianzanalyse, die in *Tabelle 7* wiedergegeben ist.

Tab. 7. — Varianzanalyse (II).

Ursache	Freiheitsgrade	Quadratsummen	MQS
Wiederh.	$r - 1$	$\sum_k \frac{Y^2_{\cdot\cdot k}}{N_{II}} - \frac{Y^2_{\cdot\cdot\cdot}}{r\, N_{II}}$	A_{II}
Väter (bzw. Mütter)	$n - 1$	$\sum_{ij} c_{ij} \frac{Q_i Q_j}{r\left(\frac{n-2}{d}+1\right)} - c \frac{2\, Y^2_{\cdot\cdot\cdot}}{r\, N_{II}}$	B_{II}
Väter × Mütter	$N_{II} - n$	$\sum_{ij} \frac{Y^2_{ij\cdot}}{r} + (2c-1) \frac{Y^2_{\cdot\cdot\cdot}}{r\, N_{II}} - \sum_{ij\nu} (c_{i\nu} + c_{j\nu}) \cdot \frac{Q_\nu}{r\left(\frac{n-2}{d}+1\right)} Y_{ij\cdot}$	D_{II}
(Vater-Mutter-Komb.) × Wiederh.	$(N_{II} - 1)(r - 1)$	$\sum_{ijk} y^2_{ijk} - \sum_{ij} \frac{Y^2_{ij\cdot}}{r} - \sum \frac{Y^2_{\cdot\cdot k}}{N_{II}} + \frac{Y^2_{\cdot\cdot\cdot}}{r\, N_{II}}$	F_{II}
Gesamt	$N_{II}\, r - 1$	$\sum_{ijk} y^2_{ijk} - \frac{Y^2_{\cdot\cdot\cdot}}{r\, N_{II}}$	
Zwischen den Parzellen	$N_{II}\, r - 1$	$\sum_{ijk} \frac{Z^2_{ijk\cdot}}{n_{ijk}} - \frac{Z^2_{\cdot\cdot\cdot\cdot}}{N_{\cdot\cdot\cdot}}$	
Innerhalb der Parzellen	$N_{\cdot\cdot\cdot} - N_{II}\, r$	Differenz	E_{II}
Gesamt	$N_{\cdot\cdot\cdot} - 1$	$\sum_{ijkl} z^2_{ijkl} - \frac{Z^2_{\cdot\cdot\cdot\cdot}}{N_{\cdot\cdot\cdot}}$	

IV. Wahrscheinlichkeitstheoretische Auswertung der mittleren Quadratsummen: Konstruktion von Schätzfunktionen

Den folgenden Untersuchungen ist die durch den „Zusatz“ verallgemeinerte Nachkommenschaftsprüfung zugrunde gelegt.

Wir setzen voraus, daß jedes Individuum als Zufallsvariable mit zweierlei zufälligen Fehlern behaftet ist:

1. einem Fehler f_{ijkl}, unkorreliert zwischen den einzelnen Individuen, mit dem Mittelwert 0 und der Streuung δ_0^2,

2. einem Fehler e_{ijk}, unkorreliert zwischen den einzelnen Parzellen mit dem Mittelwert 0 und der Streuung σ^2.

Die genetische Varianz sei mit σ_G^2 bezeichnet, d. h. es sei (bis auf den erwähnten Fehler)

$$E\,(z_{ijkl})^2 = \sigma_G^2.$$

Berücksichtigt man weiter, daß die n_{ijk} Individuen einer Parzelle Vollgeschwister sind, für die die Beziehung

$$E(z_{ijkl} z_{ijkl'}) = \text{Kov}(F.S) \qquad (l \neq l')$$

gilt (die Bezeichnungsweise wurde in Anlehnung an das anglo-amerikanische Schrifttum gewählt), so erhalten wir für die Varianz eines Parzellenmittels (in nicht ganz korrekter aber verständlicher Schreibweise)

$$\begin{aligned} E(y_{ijk})^2 &= \frac{1}{n_{ijk}^2} E\left(\sum_l z_{ijkl}\right)^2 \\ &= \frac{1}{n_{ijk}^2}[n_{ijk}\sigma_G^2 + n_{ijk}(n_{ijk}-1)\,\text{Kov}(F.S) + n_{ijk}\sigma_0^2] + \sigma^2 \\ &= \frac{1}{n_{ijk}}[(\sigma_G^2 - \text{Kov}(F.S)) + \sigma_0^2] + \text{Kov}(F.S) + \sigma^2 \\ &= \frac{1}{n_{ijk}}\sigma_1^2 + \sigma_2^2 \end{aligned}$$

mit $\sigma_1^2 = (\sigma_G^2 - \text{Kov}(F.S)) + \sigma_0^2$, $\sigma_2^2 = \text{Kov}(F.S) + \sigma^2$.

Mit Hilfe dieses Ergebnisses sollen die Erwartungswerte der Quadratsummen von *(I)* und *(II)* bestimmt werden.

(I):

Außer der schon genannten Vollgeschwister- tritt auch eine Halbgeschwister-Relation (H.S) auf, wenn Individuen aus der gleichen oder aus verschiedenen Wiederholungen einen gemeinsamen Elter haben. Für sie gilt:

$$E(z_{ijkl} z_{ij'k'l'}) = \text{Kov}(H.S) \qquad (j \neq j')$$
$$E(z_{ijkl} z_{i'jk'l'}) = \text{Kov}(H.S) \qquad (i \neq i')$$

natürlich ist auch

$$E(y_{ijk} y_{ijk'}) = \text{Kov}(F.S) \qquad (k \neq k')$$
$$E(y_{.jk} y_{ij'k'}) = \text{Kov}(H.S) \qquad (j \neq j')$$
$$E(y_{ijk} y_{i'jk'}) = \text{Kov}(H.S) \qquad (i \neq i')$$

Wegen der linearen Operatoreigenschaft des Erwartungswertes erhält man dann im einzelnen unter Beachtung der obigen Beziehungen die Erwartungswerte der *Tabelle 8.*

Tab. 8. — Erwartungswerte der MQS (I).

$$\begin{aligned} E(B_I) &= \frac{1}{n_1 - d} E\left(\sum_i \frac{Y_{i..}^2}{r\,n_2/d} - \frac{Y_{...}^2}{r\,N_I}\right) \\ &= \frac{n_1-1}{n_1-d}\sigma^2 + \frac{n_1-1}{n_1-d}\cdot\frac{1}{r\,N_I}\sum_{ijk}\frac{1}{n_{ijk}}\sigma_1^2 \\ &\quad + r\frac{n_1-1}{n_1-d}[\text{Kov}(F.S) - 2\,\text{Kov}(H.S)] + \frac{r\,n_2}{d}\text{Kov}(H.S) \\ E(C_I) &= \frac{1}{n_2-d} E\left(\sum_j \frac{Y_{.j.}^2}{r\,n_1/d} - \frac{Y_{...}^2}{r\,N_I}\right) \\ &= \frac{n_2-1}{n_2-d}\sigma^2 + \frac{n_2-1}{n_2-d}\cdot\frac{1}{r\,N_I}\sum_{ijk}\frac{1}{n_{ijk}}\sigma_1^2 \\ &\quad + r\frac{n_2-1}{n_2-d}[\text{Kov}(F.S) - 2\,\text{Kov}(H.S)] + \frac{r\,n_1}{d}\text{Kov}(H.S) \\ E(D_I) &= \frac{1}{N_I - n_1 - n_2 + 1} E\left(\sum_{ij}\frac{Y_{ij.}^2}{r} - \sum_i \frac{Y_{i..}^2}{r\,n_2/d} \right. \\ &\quad \left. - \sum_j \frac{Y_{.j.}^2}{r\,n_1/d} + \frac{Y_{...}^2}{r\,N_I}\right) = \sigma^2 + \frac{1}{r\,N_I}\sum_{ijk}\frac{1}{n_{ijk}}\sigma_1^2 \\ &\quad + r[\text{Kov}(F.S) - 2\,\text{Kov}(H.S)] \\ E(F_I) &= \frac{1}{(N_I - 1)(r-1)} E\left(\sum_{ijk} y_{ijk}^2 - \sum_{ij}\frac{Y_{ij.}^2}{r} - \sum_k \frac{Y_{..k}^2}{N_I} \right. \\ &\quad \left. + \frac{Y_{...}^2}{r\,N_I}\right) = \sigma^2 + \frac{1}{r\,N_I}\sum_{ijk}\frac{1}{n_{ijk}}\sigma_1^2 \end{aligned}$$

und

$$E(E_I) = \frac{1}{N_{...} - r\,N_I} E\left(\sum_{ijkl} z_{ijkl}^2 - \sum_{ijk}\frac{Z_{ijk.}^2}{n_{ijk}}\right) = \sigma_1^2$$

Die MQS B_I, C_I, D_I F_I und E_I sind danach erwartungstreue (verzerrungsfreie) Schätzfunktionen der entsprechenden rechten Seiten der Gleichungen aus *Tabelle 8.* Durch Gleichsetzen der Schätzungsfunktionen mit ihren Erwartungswerten erhält man die in *Tabelle 9* angegebenen Beziehungen.

Tab. 9. — Gleichungssystem zur Berechnung der Schätzfunktionen (I).

$$\begin{aligned} B_I &= \frac{n_1-1}{n_1-d}[\sigma^2 + n_h'\sigma_1^2 + r(\text{Kov}(F.S) - 2\,\text{Kov}(H.S))] \\ &\quad + \frac{r\,n_2}{d}\text{Kov}(H.S) \\ C_I &= \frac{n_2-1}{n_2-d}[\sigma^2 + n_h'\sigma_1^2 + r(\text{Kov}(F.S) - 2\,\text{Kov}(H.S))] \\ &\quad + \frac{r\,n_1}{d}\text{Kov}(H.S) \\ D_I &= \sigma^2 + n_h'\sigma_1^2 + r(\text{Kov}(F.S) - 2\,\text{Kov}(H.S)) \\ F_I &= \sigma^2 + n_h'\sigma_1^2 \\ E_I &= \qquad \sigma_1^2 \end{aligned}$$

$$\left(n_h' = \frac{1}{r\,N_I}\sum_{ijk}\frac{1}{n_{ijk}}\right)$$

Die Auflösung dieses Gleichungssystems liefert nun erwartungstreue Schätzfunktionen der Varianzkomponenten in Form von Linearkombinationen der MQS, wie sie in *Tabelle 10* wiedergegeben sind.

Tab. 10. — Schätzfunktionen (I).

Varianzkomponente	Schätzfunktion
σ_1^2	E_I
σ^2	$F_I - n_h' E_I$
Kov (F. S) — 2 Kov (H. S)	$\frac{1}{r}[D_I - F_I]$
Kov (H. S)	$\frac{d}{r\,n_2}\left[B_I - \frac{n_1-1}{n_1-d}D_I\right]$ oder
	$\frac{d}{r\,n_1}\left[C_I - \frac{n_2-1}{n_2-d}D_I\right]$.

Bei Vernachlässigung der epistatischen Komponenten der genetischen Varianz (COCKERHAM 1954, ANDERSON und KEMPTHORNE 1954) ist dann gerade

$$\text{Kov}(H.S) = \frac{1}{4}\sigma_A^2,$$

und
$$\text{Kov}(F.S) - 2\,\text{Kov}(H.S) = \frac{1}{4}\sigma_D^2,$$

wobei σ_A^2 additive genetische Varianz (Varianz der allgemeinen Kombinationseignung) und σ_D^2 Dominanzvarianz (Varianz der spezifischen Kombinationseignung) bedeuten und — da epistatische Effekte ausgeschlossen wurden — die genetische Gesamtvarianz durch

$$\sigma_A^2 + \sigma_D^2 = \sigma_G^2$$

gegeben ist.

(II):

Im Diallel *(II)* tritt neben dem schon bei *(I)* genannten Voll- und Halbgeschwisterrelationen noch eine weitere Halbgeschwisterrelation auf, und zwar zwischen Nachkommen, die dasselbe Individuum der Eltergeneration entweder zum Vater oder zur Mutter haben; d. h., übertragen auf die Parzellenmittel,

$$E(y_{ijk} y_{j'ik'}) = \text{Kov}(H.S) \qquad (j \neq j'),$$

bzw. $$E(y_{.jk} y_{ji'k'}) = \text{Kov}(H.S) \qquad (i \neq i').$$

Daher werden die Berechnungen der Erwartungswerte etwas komplizierter als bei *(I)*.

Zur Abkürzung der Schreibweise setzen wir noch

$$\frac{n-2}{d}+1=v_{n,d}=v.$$

Aus diesem Grunde wollen wir einige in den MQS vorkommende Ausdrücke und ihre Erwartungswerte bezüglich des Kov (H.S)-Anteils etwas näher betrachten:

a) $E(Q_i\,Q_j)$:

Wegen der linearen Operatoreigenschaft des Erwartungswertes ist

$$\begin{aligned} E(Q_i\,Q_j) &= E(Y_{i\cdot\cdot}\,Y_{j\cdot\cdot})+E(Y_{i\cdot\cdot}\,Y_{\cdot j\cdot})\\ &\quad+E(Y_{\cdot i\cdot}\,Y_{i\cdot\cdot})+E(Y_{\cdot i\cdot}\,Y_{\cdot j\cdot}) \end{aligned}$$

Als Kov (H.S)-Anteile dieser Erwartungswerte erhält man bei bestimmten Kongruenzrelationen zwischen i und j bezüglich d die folgenden Werte in Form einer Hilfstabelle:

Kongruenzrelation	Kov (H.S)-Anteile
$i=j$	$r^2[q_i(q_i-1)+p_i(p_i-1)+2\,p_i\,q_i]$
$j-i\equiv 0 \bmod d\ (i\neq j)$	$r^2[q_j+p_i]$
$j-i\equiv 1 \bmod d$	$r^2[q_j+p_i+(p_i-1)+(q_j-1)+(q_j-1)+(p_i-1)] = r^2[2(v-2)+q_j+p_i]$
$j-i\equiv 2 \bmod d$	$2r^2(\varrho+1)$ für $j-i=2+\varrho d$

b) $E(Q_\nu Y_{ij})$:

Hierfür können wir ausführlich schreiben

$$E(Q_\nu Y_{ij\cdot})=E\Big(\sum_{\mu k'} y_{\nu\mu k'}\cdot\sum_{k} y_{ijk}\Big)+E\Big(\sum_{\mu k'} y_{\mu\nu k'}\sum_{k} y_{ijk}\Big).$$

Aus dieser Schreibweise kann man ersehen, daß diese Ausdrücke bei den folgenden Beziehungen zwischen i, j und ν Anteile zur Kov (H.S) liefern:

Kongruenzrelation	Kov (H.S)-Anteil
$\nu=i$	$r^2[(q_i-1)+p_i]=r^2[v-1]$
$\nu=j$	$r^2[(p_i-1)+q_i]=r^2[v-1]$
$i-\nu\equiv 0 \bmod d\quad (i\neq\nu)$	r^2
$\nu-i\equiv 0 \bmod d\quad (i\neq\nu)$	r^2
$i-\nu\equiv 1 \bmod d$	r^2
$\nu-i\equiv 1 \bmod d$	$r^2\cdot q_\nu$
$\nu-j\equiv 0 \bmod d\quad (j\neq\nu)$	r^2
$j-\nu\equiv 1 \bmod d\quad (j\neq\nu)$	r^2
$\nu-j\equiv 1 \bmod d$	r^2
$j-\nu\equiv 1 \bmod d$	$r^2\cdot p_\nu$

Zwei häufig auftretende Größen bei der Berechnung der Erwartungswerte sind noch

$$\begin{aligned}\sum_i q_i(q_i-1)&=\sum_j p_j(p_j-1)\\ &=(v-1)^2-v\frac{n}{2}+d(v-2)\left[v+\frac{v-1}{3}\left(v-\frac{3}{2}\right)\right]+d+1\end{aligned}$$

und $$\sum_i p_i\,q_i=(v-1)\cdot\left[d\,\frac{v}{6}(v+1)+2\right].$$

Die Erwartungswerte der MQS lassen sich in der allgemeinen Form schreiben:

$$\text{Gl. 1}\begin{cases} E(B_{II})=\alpha_1(\sigma^2+n_h''\sigma_1^2)+\alpha_1\,r\,\mathrm{Kov\,(F.S)}+\alpha_2\,r\,\mathrm{Kov\,(H.S)}\\ E(D_{II})=\alpha_3(\sigma^2+n_h''\sigma_1^2)+\alpha_3\,r\,\mathrm{Kov\,(F.S)}+\alpha_4\,r\,\mathrm{Kov\,(H.S)}\\ E(F_{II})=\qquad \sigma^2+n_h''\sigma_1^2\\ E(E_{II})=\qquad\qquad \sigma_1^2\end{cases}$$

mit $n_h''=\dfrac{1}{r\,N_{II}}\sum\limits_{ijk}\dfrac{1}{n_{ijk}}$.

Zu bestimmen sind also die Konstanten α_ν ($\nu=1,2,3,4$). Hierfür erhält man unter Berücksichtigung der gegebenen Verwandtschaftsverhältnisse, der oben abgeleiteten Kov-(H.S)-Anteile bei bestimmten Kongruenzrelationen und der Zyklizität der Matrix C* die in *Tabelle 11* angegebenen Werte.

Tab. 11. — Konstanten α_ν ($\nu=1,2,3,4$).

$$\alpha_1=\frac{1}{n-1}\left[n\,c_{1,1}-2c+\frac{2}{v}\sum_{\varrho=0}^{(n-2)/d}c_{1,2+\varrho d}\,(n-1-\varrho d)\right]$$

$$\begin{aligned}\alpha_2=\frac{2}{n-1}&\Bigg[\frac{1}{v}\Bigg\{c_{1,1}\Bigg((v-1)(v+1)\left(d\,\frac{v}{6}+1\right)-v\frac{n}{2}\\ &+d(v-2)\left(v+\frac{v-1}{3}\left(v-\frac{3}{2}\right)\right)+d+1\Bigg)+(v-1)\,c_{1,n}\\ &+\sum_{\varrho=0}^{(n-2)/d-1}c_{1,2+\varrho d}\Bigg(3N-v(1+\varrho d)-1-\frac{d}{2}\,\varrho(\varrho+1)\\ &-2(n-1-\varrho d)\Bigg)+\sum_{\varrho=0}^{(n-2)/d-1}c_{1,1+(\varrho+1)d}\Bigg(N-\varrho-d(\varrho+1)\\ &\cdot\left(v-\frac{\varrho+2}{2}\right)\Bigg)+\sum_{\varrho=0}^{(n-2)/d-1}c_{1,3+\varrho d}\,(\varrho+1)(n-2-\varrho d)\Bigg\}\\ &-\frac{2c}{N}\Bigg\{(v-1)(v+1)\left(d\frac{v}{6}+1\right)-v\frac{n}{2}+d(v-2)\\ &\cdot\left(v+\frac{v-1}{3}\left(v-\frac{3}{2}\right)\right)+d+1\Bigg\}\Bigg]\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\alpha_3=\frac{1}{N-n}&\Bigg[N+2c-1-\frac{1}{v}\Bigg(2N\,c_{1,1}+2n\sum_{\varrho=0}^{[(n-2)/2d]-1}c_{1,2+\varrho d}\\ &+n\,c_{1,\frac{n}{2}+1}\Bigg)\Bigg]\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\alpha_4=\frac{1}{N-n}&\Bigg\{2\,\frac{2c-1}{N}\Bigg[(v-1)(v+1)\left(d\,\frac{v}{6}+1\right)-v\frac{n}{2}\\ &+d(v-2)\left(+v\,\frac{v-1}{3}\left(v-\frac{3}{2}\right)\right)+d+1\Bigg]-\frac{2}{v}\Bigg[N\,c_{1,1}\\ &+n\sum_{\varrho=0}^{(n-2)/2d-1}c_{1,2+\varrho d}+\frac{n}{2}\,c_{1,\frac{n}{2}+1}\Bigg](v-1)-\frac{1}{v}\Bigg[\sum_{\varrho=1}^{(n-2)/d}\\ &\left(N-\varrho\left(d\,v-\frac{d}{2}(\varrho+1)+1\right)\right)c_{1,1+\varrho d}\\ &+\sum_{\varrho=1}^{(n-2)/d}\left(N-\varrho(n-1)+\frac{\varrho-1}{2}\,\varrho\,d\right)(c_{1,1+\varrho d}+c_{1,2+(\varrho-1)d})\\ &+2\sum_{\varrho=1}^{(n-2)/d}\varrho(n-1-\varrho d)\,c_{1,2+\varrho d}+2\sum_{\varrho=1}^{(n-2)/d}\Bigg[\frac{1}{2}d(v-\varrho)(v-\varrho-1)\\ &+(v-\varrho)\Bigg]c_{n-\varrho d,n}+\sum_{\varrho=0}^{(n-2)/d-1}\Bigg[\frac{1}{2}\,d\,(v-\varrho-1)(v-\varrho-2)\\ &+(v-\varrho-1)\Bigg]c_{n-1-\varrho d,n}+4\sum_{\varrho=0}^{(n-2)/d-1}\Bigg[N-v-\varrho d\,v\\ &+\frac{d}{2}\,\varrho(\varrho+1)\Bigg]c_{1,2+\varrho d}+2\sum_{\varrho=1}^{(n-2)/d}\varrho\,(n-2-(\varrho-1)d)\\ &\cdot c_{1,3+(\varrho-1)d}+c_{1,1}(v-1)(v+1)\left(d\frac{v}{6}\right)\Bigg]\Bigg\}.\end{aligned}$$

Insbesondere folgt hieraus für den Fall *(II*$_s$*)*

$$\begin{aligned}\alpha_1^s&\equiv 1\\ \alpha_2^s&=n-4\\ \alpha_3^s&\equiv 1\\ \alpha_4^s&\equiv -2\,.\end{aligned}$$

Durch Gleichsetzen der Schätzfunktionen B_{II}, D_{II}, F_{II} und E_{II} mit den ihnen entsprechenden, soeben in der Form von Gl. 1 bestimmten Erwartungswerten erhält man zur Bestimmung der Varianzkomponenten das folgende Gleichungssystem:

$$\text{Gl. 2}\begin{cases} B_{II}=\alpha_1(\sigma^2+n_h''\sigma_1^2)+\alpha_1\,r\,\mathrm{Kov\,(F.S)}+\alpha_2\,r\,\mathrm{Kov\,(H.S)}\\ D_{II}=\alpha_3(\sigma^2+n_h''\sigma_1^2)+\alpha_3\,r\,\mathrm{Kov\,(F.S)}+\alpha_4\,r\,\mathrm{Kov\,(H.S)}\\ F_{II}=\qquad \sigma^2+n_h''\sigma_1^2\\ E_{II}=\qquad\qquad \sigma_1^2\end{cases}$$

Setzen wir
$$\Delta = \begin{vmatrix} \alpha_1 \alpha_2 \\ \alpha_3 \alpha_4 \end{vmatrix},$$
so erhält man durch Auflösung von Gl. 2 die in *Tabelle 12* angegebenen Schätzfunktionen für die Varianzkomponenten bzw. genetischen Kovarianzen.

Tab. 12. — Schätzfunktionen (II)

Varianzkomp.	Schätzfunktion
σ_1^2	E_{II}
σ^2	$F_{II} - n''_h E_{II}$
Kov (F.S)	$\frac{1}{r\Delta}\left[\alpha_4 (B_{II} - \alpha_1 F_{II}) - \alpha_2 (D_{II} - \alpha_3 F_{II})\right]$
Kov (H.S)	$\frac{1}{r\Delta}\left[\alpha_1 (D_{II} - \alpha_3 F_{II}) - \alpha_3 (B_{II} - \alpha_1 F_{II})\right]$

Im Gegensatz zu *(I)* wurde diesmal eine Schätzfunktion für Kov (F.S) angegeben. Bei Vernachlässigung von Epistase gilt dann
$$\text{Kov (F.S)} = \frac{1}{4}(\sigma_A^2 + 2\sigma_D^2),$$
so daß wir wieder die gesuchten Schätzwerte der Varianzen für allgemeine und spezifische Kombinationseignung aus *Tabelle 12* erhalten können, und zwar ist
$$\sigma_A^2 = 4\,\text{Kov (H.S)}$$
$$\sigma_D^2 = 4\,(\text{Kov (F.S)} - 2\,\text{Kov (H.S)}).$$

Die Berechnung der Varianzkomponenten läßt sich auch auf den Fall übertragen, wenn die Eltern zufällig ausgewählte Individuen einer Population sind, die durch reguläre Inzucht aus einer "random-mating-population" hervorgegangen ist, d. h. es liege ein einheitlicher Inzucht-

Tabelle 14: — Y_{ijk}

1. Wiederholung

i \ j	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	$Y^V_{i\cdot 1}$	$Y^u_{i\cdot 1}$
1	-	11,4	10,6	10,6	10,2	10,8	10,8	10,3	11,1	10,1	10,6	10,9	11,3	-	128,7	42,5
2		-	10,2	11,1	10,8	10,8	11,5	10,3	11,9	10,6	10,9	11,8	11,4	11,5	132,8	44,7
3			-	8,8	9,1	10,2	10,2	8,7	9,1	5,3	6,5	6,4	7,0	4,7	86,0	31,3
4				-	6,7	8,2	8,0	7,6	7,0	7,1	7,7	9,4	7,7	7,4	76,8	29,4
5					-	6,1	6,9	6,9	6,7	5,0	6,2	7,3	7,6	7,0	59,7	20,1
6						-	8,3	7,8	7,0	6,2	7,9	9,4	8,2	7,8	62,6	22,7
7							-	8,4	8,6	4,7	7,6	7,3	6,3	8,3	51,2	24,3
8								-	7,3	5,6	7,1	7,0	7,3	6,7	41,0	14,3
9									-	7,3	8,8	8,4	7,0	7,2	38,7	14,3
10										-	6,0	8,1	4,8	6,2	25,1	12,2
11											-	7,4	7,1	7,0	21,5	7,4
12												-	8,5	8,7	17,2	8,5
13													-	8,3	8,3	8,3
14	10,3													-	10,3	10,3
$Y^V_{\cdot j 1}$	10,3	11,4	20,8	30,5	36,8	46,1	55,7	60,0	68,7	61,9	79,3	93,4	94,2	90,8	759,9 $Y^V_{\cdot\cdot 1}$	
$Y^u_{\cdot j 1}$	10,3	11,4	10,2	8,8	16,9	16,9	18,5	26,3	25,9	18,8	31,9	33,5	30,7	30,2		290,3 $Y^u_{\cdot\cdot 1}$

2. Wiederholung

i \ j	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	$Y^V_{i\cdot 2}$	$Y^u_{i\cdot 2}$
1	-	11,4	8,2	10.3	8,6	10.1	10,0	10.5	11,0	9,0	8,9	10,2	10.6	-	118,8	39,4
2		-	10.0	11,1	11,2	10,9	11,7	11,1	11,6	10,2	10,9	11,6	11,4	11,5	133,2	44,1
3			-	9,2	10,4	9,7	8,4	7,7	9,2	4,4	6,0	5,3	5,9	5,3	81,5	27,9
4				-	7,0	7,3	6,8	6,6	6,5	7,0	7,7	10,0	7,9	6,8	73,6	28,1
5					-	7,0	6.7	6,1	7,3	6,5	8,1	7,8	6,3	6,1	61,9	22,1
6						-	7,7	7,2	7,4	7,5	8,7	8,8	8,8	8,6	64,7	24,0
7							-	7,5	9,0	5,8	7,8	7,5	7,6	7,9	53,1	23,2
8								-	8,3	5.5	6,8	7,1	7,1	8,0	42,8	15,4
9									-	7,8	7,7	7,0	7,1	7,6	37,2	14,9
10										-	7,1	7,6	4,3	6,8	25,8	13,9
11											-	7,5	6,8	7,3	21,6	7,5
12												-	8,5	8,4	16,9	8.5
13													-	6,8	6,8	6,8
14	10,1													-	10,1	10,1
$Y^V_{\cdot j 2}$	10,1	11,4	18,2	30,6	37,2	45,0	51,3	56,7	70,3	63,7	79,7	90,4	92,3	91,9	748,0 $Y^V_{\cdot\cdot 2}$	
$Y^u_{\cdot j 2}$	10.1	11,4	10,0	9,2	15,6	17,9	16,1	24,6	27,2	19,7	31,5	34,0	30,3	28,3		285,9 $Y^u_{\cdot\cdot 2}$

3. Wiederholung

i \ j	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	$Y^V_{i\cdot 3}$	$Y^u_{i\cdot 3}$
1	-	11,2	8,3	11,2	10,5	10,6	11,5	11,3	11,6	10,9	10,9	11,3	11,6	-	130,9	43,9
2		-	10,9	11,5	11,6	11,4	11,7	11,4	11,8	10,6	11,6	11,9	11,8	11,8	138,0	46,0
3			-	9,4	10,3	10,7	9,4	8,7	10,0	7,0	8,0	7,9	6,3	5,4	93,1	32,1
4				-	6,9	8,4	7,3	7,3	7,3	6,2	7,9	9,0	5,6	6,5	72,4	28,6
5					-	6,2	6,1	6,2	6,1	4,7	8,3	7,0	6,6	5,6	56,8	19,3
6						-	7,2	7,8	8,0	5,8	7,3	9,2	8,3	6,2	59,8	21,3
7							-	7,7	7,1	5,2	7,0	7,5	7,0	6,8	48,3	21,5
8								-	6,6	4,9	6,9	7,0	6,0	7,2	38,6	13,6
9									-	6,7	7,8	7,4	6,8	7,6	36,3	13,5
10										-	5,2	7,5	5,6	5,8	24,1	11,0
11											-	7,8	6,6	6,4	20,8	7,8
12												-	7,8	7,5	15,3	7,8
13													-	7,6	7,6	7,6
14	10,7													-	10,7	10,7
$Y^V_{\cdot j 3}$	10,7	11,2	19,2	32,1	39,3	47,3	53,2	60,4	68,5	62,0	80,9	93,5	90,0	84,4	752,7 $Y^V_{\cdot\cdot 3}$	
$Y^u_{\cdot j 3}$	10,7	11,2	10,9	9,4	17,4	17,6	16,6	26,3	24,5	19,5	31,0	33,7	29,2	26,7		284,7 $Y^u_{\cdot\cdot 3}$

4. Wiederholung

i \ j	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	$Y^V_{i\cdot 4}$	$Y^u_{i\cdot 4}$
1	-	10,6	9,5	10,7	9,3	10,5	11,3	10,4	11,1	10,7	10,4	10,6	11,4	-	126,5	40,7
2		-	10,9	11,7	11,0	11,1	11,7	11,1	11,7	10,3	11,4	11,8	11,3	11,5	135,5	45,5
3			-	7,6	8,8	10,2	8,1	9,3	9,4	4,8	7,0	6,4	6,1	4,6	82,3	26,6
4				-	6,9	7,2	6,7	6,6	6,6	8,0	7,7	9,9	7,2	7,0	73,8	28,2
5					-	7,2	6,1	5,9	7,6	6,0	8,4	8,2	6,9	6,2	62,5	23,0
6						-	8,3	8,1	7,7	6,6	8,8	7,8	8,8	7,2	63,3	23,7
7							-	8,7	8,0	5,3	7,9	7,4	7,0	7,0	51,3	23,6
8								-	7,9	6,0	7,5	6,8	6,7	7,1	42,0	14,7
9									-	8,6	8,2	8,4	8,5	8,1	41,8	17,1
10										-	6,3	6,9	5,8	5,9	24,9	12,2
11											-	8,0	7,3	7,4	22,7	8,0
12												-	8,7	7,4	16,1	8,7
13													-	7,2	7,2	7,2
14	9,8													-	9,8	9,8
$Y^V_{\cdot j 4}$	9,8	10,6	20,4	30,0	36.0	46,2	52,2	60.1	70,0	66,3	83,6	92,2	95,7	86,6	759,7 $Y^V_{\cdot\cdot 4}$	
$Y^u_{\cdot j 4}$	9,8	10,6	10,9	7,6	16,2	18,3	16,4	25,7	27,2	20.0	32,3	34,8	32,1	27,1		289,0 $Y^u_{\cdot\cdot 4}$

grad F vor (KEMPTHORNE 1957). Dann gilt nämlich — wieder unter Vernachlässigung der Epistase —

$$\sigma_A^2 = \frac{4}{1+F} \cdot \mathrm{Kov}\,(H.S)$$

$$\sigma_D^2 = \left(\frac{2}{1+F}\right)^2 \cdot (\mathrm{Kov}\,(F.S) - 2\,\mathrm{Kov}\,(H.S)) \qquad (0 \leq F \leq 1).$$

V. Durchrechnung eines Beispiels

Die bisherigen Untersuchungen über die Verallgemeinerung von diallelen Kreuzungsplänen haben zu sog. unvollständigen Diallelen geführt, die dadurch charakterisiert sind, daß nach einem, im wesentlichen feststehenden Grundschema nur gewisse Kreuzungskombinationen ausgeführt werden. Für den Fall *(II)* ist dieses Grundschema bestimmt durch die Anzahl n der Eltern, durch den Abstand d zweier Kreuzungen mit einem gemeinsamen Elter und durch die Bedingung $(n - 2)/d \equiv 0 \bmod d$ (s. *II*). Voraussetzung ist weiterhin die zufällige Anordnung der Eltern.

Bei der nun folgenden Durchrechnung eines Beispieles für ein unvollständiges Diallel des Typs *(II)* gehen wir aus von einem Antirrhinum-Versuch von STERN (1958). Die Meßwerte (Daten) y_{ijk} sind die mittleren Blühfolgedaten mehrerer Nachkommen der Kombination $i \times j$ in der k-ten Wiederholung. Es sind insgesamt 14 Linien verwendet worden, deren Kreuzungsnachkommen in acht Wiederholungen ausgepflanzt wurden, d. h. es ist $n = 14$ $(i = 1, \ldots, 14,\ j = 1, \ldots 14)$, $r = 8$ $(k = 1, \ldots, 8)$.

Dieser Versuch wurde als vollständiges Diallel durchgeführt. Aus diesem vollständigen Diallel gewinnen wir ein unvollständiges Diallel, indem wir nur jede dritte Kreuzung betrachten, d. h. wir legen das durch $n = 14$, $d = 3$

Tabelle 14: — Y_{ijk}

5. Wiederholung

i \ j	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	$Y_{i.5}^V$	$Y_{i.5}^u$
1	-	11,1	10,1	10,8	9,3	9,9	11,6	11,0	11,0	10,3	10,6	11,2	12,0	-	128,9	42,0
2		-	11,0	11,9	10,6	11,1	11,5	10,2	10,8	10,2	11,6	11,5	11,4	11,7	133,5	44,4
3			-	9,1	9,0	8,7	8,6	8,3	9,6	5,3	7,6	7,5	6,1	3,3	83,1	29,1
4				-	6,9	7,1	6,7	7,3	7,4	7,4	7,7	9,3	7,6	7,3	74,7	29,2
5					-	6,0	6,7	6,7	6,5	5,3	6,9	7,7	6,9	6,4	59,1	20,2
6						-	8,0	7,1	6,8	5,2	8,6	9,0	7,3	8,5	60,5	20,5
7							-	7,7	8,4	4,7	7,7	7,4	7,2	7,3	50,4	22,7
8								-	7,8	5,2	7,8	6,7	6,6	6,4	40,5	14,5
9									-	6,6	7,3	8,4	6,7	7,6	36,6	13,3
10										-	6,3	6,6	5,5	5,5	23,9	11,8
11											-	8,2	7,2	7,8	23,2	8,2
12												-	8,8	8.2	17,0	8,8
13													-	7,4	7,4	7,4
14	10,5													-	10,5	10,5
$Y_{.j5}^V$	10,5	11,1	21,1	31,8	35,8	42,8	53,1	58,3	68,3	60,2	82,1	93,5	93,3	87,4	749,3 $= Y_{..5}^V$	
$Y_{.j5}^u$	10,5	11,1	11,0	9,1	16,2	17,1	16,6	26,0	25,1	17,1	32,3	34,1	28,9	27,5		282,6 $= Y_{..5}^u$

6. Wiederholung

i \ j	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	$Y_{i.6}^V$	$Y_{i.6}^u$
1	-	11,1	10,5	11,3	10,0	10,6	11,5	11,3	11,1	9,2	10.2	11,0	11,6	-	129,4	42,6
2		-	10,4	11,7	11,1	11,1	12,0	10,3	11,7	11,0	11,8	11,8	11,5	12,0	136,4	45,0
3			-	8,9	8,4	8,8	6,6	9,6	9,7	6,2	7,5	7,0	7,7	4,8	85,2	29.4
4				-	7,1	8,0	6,6	6,8	6,9	7,4	8,4	9,4	7,7	7,1	75,4	29,4
5					-	6,2	7,8	6,4	7,4	4,7	7,1	8,1	7,2	6.5	61,4	21,7
6						-	7,4	7,5	7,7	6,8	7,7	7,8	7,4	7,2	59,5	21,6
7							-	7,2	8,1	5,0	7,7	7,4	7,0	7,7	50,1	22,6
8								-	7,7	5,4	7,3	7,8	6,5	7,5	42,2	15,5
9									-	8,2	7,5	8,4	8,1	7,8	40,0	16,3
10										-	5,9	6,5	5,0	5,0	22,4	10,9
11											-	8,3	7,7	8,7	24,7	8,3
12												-	9,0	7,7	16,7	9,0
13													-	6,3	6,3	6,3
14	10,1													-	10,1	10,1
$Y_{.j6}^V$	10,1	11,1	20,9	31,9	36,6	44,7	51,9	59,1	70,3	63,9	81,1	93,5	96,4	88,3	759,8 $Y_{..6}^V$	
$Y_{.j6}^u$	10,1	11,1	10,4	8,9	17,1	17,3	14,0	25.3	26,8	21,2	32,2	36,0	32,2	26,1		288,7 $Y_{..6}^u$

7. Wiederholung

i \ j	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	$Y_{i.7}^V$	$Y_{i.7}^U$
1	-	11,4	9,0	9,4	8,1	10,5	10,6	10,4	11,0	9,2	10,7	10,0	11,3	-	127,6	40.6
2		-	9,3	11,6	11.0	11,2	12,0	9,9	11,1	10,2	11,3	11,9	11,1	11,2	131,8	43,5
3			-	8,4	9,4	10,4	7,6	6,6	9,8	4,4	7.1	6,6	5,8	4.4	80,5	26,2
4				-	6,8	8,0	6,6	6,4	6,5	6,0	8,0	9,0	7,7	7,4	72,4	28,6
5					-	6,8	5,4	5,9	6,8	5,0	8,1	7,7	6,3	7,1	59,1	21,3
6						-	8,7	8,0	7,2	5,3	7,4	8,5	8,2	7,1	60,4	22,2
7							-	8,3	7,3	5,3	7,7	7,7	6.6	6,8	49,7	22,8
8								-	6,8	7,0	7,4	6,9	6,1	6,8	41,0	13,7
9									-	7,4	7,9	8,3	6,7	6,4	36,7	14,1
10										-	6,3	7,6	5,2	5,5	24,6	11,8
11											-	7,9	7,8	6,6	22,3	7.9
12												-	9,1	7,9	17,0	9,1
13													-	6,9	6,9	6,9
14	10,0													-	10,0	10.0
$Y_{.j7}^V$	10,0	11,4	18.3	29,4	35,3	46,9	50,9	55,5	66,5	59,8	81,9	92,1	91,9	84,1	734,0 $= Y_{..7}^V$	
$Y_{.j7}^U$	10,0	11,4	9,3	8,4	14,9	18,0	16,3	25,1	24,7	17,1	32,7	34,4	29,8	26,6		278,7 $= Y_{..7}^u$

8. Wiederholung

i \ j	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	$Y_{i.8}^V$	$Y_{i.8}^u$
1	-	10,5	8,6	10,3	9,8	10,6	10,7	10,9	10,0	9,3	9,8	10,8	11,1	-	122,4	41,0
2		-	9,9	11,6	10,4	11,2	11,5	11,0	11,2	9,9	11,9	10,7	11,6	11,2	132,1	43.0
3			-	8,3	9,9	9,9	9,6	7,5	9,1	5,0	6,6	6.2	6,1	4,4	82,6	29,0
4				-	7,7	7,7	7,8	6,1	6,6	7,8	7,5	9.5	7,2	7,1	75,0	28,4
5					-	6,5	7,1	6,2	7,0	4,5	6,4	8,3	6,1	5,9	58,0	21,8
6						-	7,3	7,7	7,3	7,1	7,9	8,4	8,8	7,0	61,5	23,2
7							-	8,1	7,4	4,2	7,8	8,4	6,6	6,4	48,9	22,3
8								-	7,4	4,7	7,8	7,0	6,6	6,7	40,2	14,4
9									-	6,6	8,1	8,9	6,1	6,4	36,1	12,7
10										-	6,3	6,7	4,3	5,7	23,0	12,0
11											-	6,8	7,5	7,3	21,6	6,8
12												-	9,6	8,1	17,7	9,6
13													-	7,0	7,0	7,0
14	10,8													-	10,8	10,8
$Y_{.j8}^V$	10,8	10,5	18,5	30,2	37,8	45,9	54,0	57,5	66,0	59,1	80,1	91,7	91,6	83,2	736,9 $Y_{..8}^V$	
$Y_{.j8}^u$	10.8	10,5	9,9	8,3	17,5	17,7	16,9	25,1	25,6	18,7	31,4	32,8	30,6	26,2		282,0 $= Y_{..8}^u$

bestimmte Kreuzungsschema zugrunde. Anschaulich erhalten wir die beiden folgenden Kreuzungspläne, die wir mit V (vollständig) und U (unvollständig) bezeichnen wollen:

i \ j	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	–	⊗	x	x	⊗	x	x	⊗	x	x	⊗	x	x	
2		–	⊗	x	x	⊗	x	x	⊗	x	x	⊗	x	x
3			–	⊗	x	x	⊗	x	x	⊗	x	x	⊗	x
4				–	⊗	x	x	⊗	x	x	⊗	x	x	⊗
5					–	⊗	x	x	⊗	x	x	⊗	x	x
6						–	⊗	x	x	⊗	x	x	⊗	x
7							–	⊗	x	x	⊗	x	x	⊗
8								–	⊗	x	x	⊗	x	x
9									–	⊗	x	x	⊗	x
10										–	⊗	x	x	⊗
11											–	⊗	x	x
12												–	⊗	x
13													–	⊗
14	⊗													–

Hierbei sind die Kombinationen von U durch Kreise gekennzeichnet. In dieser Form sind auch die Versuchsergebnisse getrennt nach Wiederholungen in der *Tabelle 14* wiedergegeben. Ferner bedeuten hierbei

$$Y^v_{i.k} = \sum_{j=1}^{14} y_{ijk} \qquad (i = 1, \ldots, 14, k = 1, \ldots, 8)$$

$$Y^v_{.jk} = \sum_{i=1}^{14} y_{ijk} \qquad (j = 1, \ldots, 14, k = 1, \ldots, 8)$$

$$Y^v_{..k} = \sum_{i=1}^{14} \sum_{j=1}^{14} y_{ijk} \qquad (k = 1, \ldots 8),$$

entsprechend $Y^u_{i.k}$, $Y^u_{.jk}$ und $Y^u_{..k}$ für U.

Aus diesen Werten erhalten wir die in *Tabelle 15* wiedergegebenen Werte

$$Y^v_{i..} = \sum_{k=1}^{8} Y^v_{i.k} \qquad (i = 1, \ldots, 14)$$

$$Y^v_{.i.} = \sum_{k=1}^{8} Y^v_{.ik} \qquad (i = 1, \ldots, 14)$$

$$Q^v_i = Y^v_{i..} + Y^v_{.i.} \qquad (i = 1, \ldots, 14)$$

$$Y^v_{...} = \sum_{i=1}^{14} Y^v_{.i.} = \sum_{i=1}^{14} Y^v_{.i.} = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^{14} Q^v_i$$

und die entsprechenden Werte für $Y^u_{i..}$ und $Y^u_{.i.}$, Q^u_i und $Y^u_{...}$. Dann werden die Werte $Y^v_{ij.}$ und $Y^u_{ij.}$ nach den folgenden Formeln bestimmt:

$$Y^v_{ij.} = \sum_{k=1}^{8} y_{ijk} \qquad \begin{array}{l}(i = 1, \ldots, 14)\\ (j = 1, \ldots, 14)\end{array}$$

$$Y^u_{ij.} = \sum_{k=1}^{8} y_{ijk} \qquad \text{für alle vorkommenden Kombinationen ixj.,}$$

d. h. für alle ixj mit $\varepsilon_{ij} = 1$ (s. *(3)*).

Diese Werte sind in *Tabelle 16* bzw. *Tabelle 17* wiedergegeben. Zu Kontrollzwecken bilden wir wieder

$$Y^v_{i..},\ Y^v_{.i.},\ Y^v_{...} \text{ und } Y^u_{i..},\ Y^u_{.i.},\ Y^u_{...},$$

die dann mit den entsprechenden Werten in *Tabelle 15* verglichen werden können.

Damit sind alle Werte ermittelt, die sich aus den Meßergebnissen unmittelbar durch Addition errechnen lassen und die nun für die Berechnung der Quadratsummen verwendet werden können.

a) Fall V:

Für den Fall V berechnen wir die MQS nach dem aus *(8)* ableitbaren Schema für die Varianzanalyse der *Tabelle 13.*

Tab. 13

$$A^v_{II} = \frac{1}{r-1} \cdot \left[\sum_k \frac{(Y^v_{..k})^2}{N^v_{II}} - \frac{(Y^v_{...})^2}{r N^v_{II}} \right]$$

$$B^v_{II} = \frac{1}{n-1} \cdot \left[\sum_i \frac{(Q^v_i)^2}{r(n-2)} - \frac{2(Y^v_{...})^2}{r n (n-2)/2} \right]$$

$$D^v_{II} = \frac{1}{n(n-3)/2} \left[\sum_{ij} \frac{(Y^v_{ij.})^2}{r} - \sum_i \frac{(Q^v_i)^2}{r(n-2)} + \frac{(Y^v_{...})^2}{r(n-1)(n-2)/2} \right]$$

$$F^v_{II} = \frac{1}{(N^v_{II}-1)(r-1)} \left[\sum_{ijk} y^2_{ijk} - \sum_{ij} \frac{(Y^v_{ij.})^2}{r} - \sum_k \frac{(Y_{..k})^2}{N^v_{II}} + \frac{(Y^v_{...})^2}{r N^v_{II}} \right].$$

Nach Einsetzen der in *Tabellen 14 bis 16* errechneten Zahlenwerte erhält man:

$$A^v_{II} = \frac{1}{7} [49.463,5 - 49.455,5] = 1,14$$

$$B^v_{II} = \frac{1}{13} [109.213,4 - 107.153,6] = 158,45$$

$$D^v_{II} = \frac{1}{77} [51.951,7 - 109.213,4 + 57.698,1] = 5,67$$

$$F^v_{II} = \frac{1}{630} [52.037,0 - 51.951,7 - 49.463,5 + 49.455,5] = 0,12.$$

Tabelle 15

i	$Y^v_{i..}$	$Y^v_{.i.}$	$Q^v_i = Y^v_{i..} + Y^v_{.i.}$	$Y^u_{i..}$	$Y^u_{.i.}$	$Q^u_i = Y^u_{i..} + Y^u_{.i.}$
1	1007,2	82,3	1089,5	332,7	82,2	415,0
2	1073,3	88,7	1162,0	356,2	88,7	444,9
3	674,3	157,4	831,7	231,6	82,6	314,2
4	594,1	246,5	840,6	229,9	69,7	299,6
5	478,5	294,8	773,3	169,5	131,8	301,3
6	492,3	364,9	857,2	179,2	140,8	320,0
7	403,0	322,3	825,3	183,0	131,4	314,4
8	328,3	467,6	795,9	116,1	204,4	320,5
9	303,4	548,6	852,0	116,2	207,0	323,2
10	193,8	496,9	690,7	95,8	152,1	247,9
11	178,4	648,7	827,1	61,9	255,3	317,2
12	133,9	740,3	874,2	70 0	273,3	343,3
13	57,5	745,4	802,9	57,5	243,8	301,3
14	82,3	695,9	778,2	82,3	218,7	301,0
	6000,3	6000,3	12 000,6	2281,9	2281,9	4563,8
	$= Y^v_{...}$	$= Y^v_{...}$	$= 2 \cdot Y^v_{...}$	$= Y^u_{...}$	$= Y^u_{...}$	$= 2 Y^u_{...}$

b) Fall U:

Hier benutzen wir die für den allgemeinen Fall abgeleiteten Formeln für die Quadratsummen der *Tabelle 7*[2]). Zu diesem Zweck müssen zunächst die Elemente der Matrix C* nach *(5)* berechnet werden. Dies wiederum erfordert die Berechnung der Eigenwerte λ_ϱ von A* nach *(6)*, d. h. in unserem Fall

$$\lambda_{\varrho+1} = 1 + \frac{1}{5} \sum_{l=0}^{4} \cos(1 + 3l) \cdot \frac{\pi}{7} (\varrho = 1, \ldots, 13).$$

[2]) Für den unter a) behandelten Fall V reduzieren sich die Formeln der *Tabelle 7* auf die in Tabelle 13 angegebenen Formeln.

Tab. 16

$Y^{v}_{ij.}$

i \ j	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	$Y^{v}_{i..}$
1	—	88,7	74,8	84,6	75,8	83,6	88,0	86,1	87,9	78,7	82,1	86,0	90,9	—	1007,2
2		—	82,6	92,2	87,7	88,8	93,6	85,3	91,8	83,0	91,4	93,0	91,5	92,4	1073,3
3			—	69,7	75,3	78,6	68,5	66,4	75,9	42,4	56,3	53,3	51,0	36,9	674,3
4				—	56,0	61,9	56,5	54,7	54,8	56,9	62,6	75,5	58,6	56,6	594,1
5					—	52,0	52,8	50,3	55,4	41,7	59,5	62,1	53,9	50,8	478,5
6						—	62,9	61,2	59,1	50,5	64,3	68,9	65,8	59,6	492,3
7							—	63,6	63,9	40,2	61,2	60,6	55,3	58,2	403,0
8								—	59,8	44,3	58,6	56,3	52,9	56,4	328,3
9									—	59,2	63,3	65,2	57,0	58,7	303,4
10										—	49,4	57,5	40,5	46,4	193,8
11											—	61,9	58,0	58,5	178,4
12												—	70,0	63,9	133,9
13													—	57,5	57,5
14	82,3													—	82,3
$Y^{v}_{.j.}$	82,3	88,7	157,4	246,5	294,8	364,9	422,3	467,6	548,6	496,9	648,7	740,3	745,4	695,9	6000,3$Y^{v}_{...}$

Tab. 17

$Y^{u}_{ij.}$

i \ j	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	$Y^{u}_{i..}$
1	—	88,7			75,8			80,1			82,1				322,7
2		—	82,6			88,8			91,8			93,0			356,2
3			—	69,7			68,5			42,4			51,0		231,6
4				—	56,0			54,7			62,6			56,6	229,9
5					—	52,0			55,4			62,1			169,5
6						—	62,9			50,5			65,8		179,2
7							—	63,6			61,2			58,2	183,0
8								—	59,8			56,3			116,1
9									—	59,2			57,0		116,2
10										—	49,4			46,4	95,8
11											—	61,9			61,9
12												—	70,0		70,0
13													—	57,5	57,5
14	82,3													—	82,3
$Y^{u}_{.j.}$	82,3	88,7	82,6	69,7	131,8	140,8	131,4	204,4	207,0	152,1	255,3	273,3	243,8	218,7	2281,9 = $Y^{u}_{...}$

Tab. 18

$C^* = (c_{kl})^*$

k \ l	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	1,53	—0,52	—0,11	0,44	—0,63	0,10	0,54	—1,10	0,54	0,10	—0,63	0,44	—0,11	—0,52
2	—0,52	1,53	—0,52	—0,11	0,44	—0,63	0,10	0,54	—1,10	0,54	0,10	—0,63	0,44	—0,11
3	—0,11	—0,52	1,53	—0,52	—0,11	0,44	—0,63	0,10	0,54	—1,10	0,54	0,10	—0,63	0,44
4	0,44	—0,11	—0,52	1,53	—0,52	—0,11	0,44	—0,63	0,10	0,54	—1,10	0,54	0,10	—0,63
5	—0,63	0,44	—0,11	—0,52	1,53	—0,52	—0,11	0,44	—0,63	0,10	0,54	—1,10	0,54	0,10
6	0,10	—0,63	0,44	—0,11	—0,52	1,53	0,52	—0,11	0,44	—0,63	0,10	0,54	—1,10	0,54
7	0,54	0,10	—0,63	0,44	—0,11	—0,52	1,53	—0,52	—0,11	0,44	—0,63	0,10	0,54	—1,10
8	—1,10	0,54	0,10	—0,63	0,44	—0,11	—0,52	1,53	—0,52	—0,11	0,44	—0,63	0,10	0,54
9	0,54	—1,10	0,54	0,10	—0,63	0,44	—0,11	—0,52	1,53	—0,52	—0,11	0,44	—0,63	0,10
10	0,10	0,54	—1,10	0,54	0,10	—0,63	0,44	—0,11	—0,52	1,53	—0,52	—0,11	0,43	—0,63
11	—0,63	0,10	0,54	—1,10	0,54	0,10	—0,63	0,44	—0,11	—0,52	1,53	—0,52	—0,11	0,44
12	0,44	—0,63	0,10	0,54	—1,10	0,54	0,10	—0,63	0,44	—0,11	—0,52	1,53	—0,52	—0,11
13	—0,11	0,44	—0,63	0,10	0,54	—1,10	0,54	0,10	—0,63	0,44	—0,11	—0,52	1,53	—0,52
14	—0,52	—0,11	0,44	—0,63	0,10	0,54	—1,10	0,54	0,10	—0,63	0,44	—0,11	—0,52	1,53

Da der cos eine periodische Funktion mit der Periode 2π ist und da außerdem $\cos \varphi = \cos (2\pi - \varphi)$ gilt, lassen sich die Formeln noch etwas vereinfachen. Im einzelnen erhält man dann:

$$\lambda_2 = \lambda_{14} = 1{,}07$$
$$\lambda_3 = \lambda_{13} = 1{,}09$$
$$\lambda_4 = \lambda_{12} = 1{,}14$$
$$\lambda_5 = \lambda_{11} = 1{,}36$$
$$\lambda_6 = \lambda_{10} = 0{,}19$$
$$\lambda_7 = \lambda_9 = 0{,}75$$
$$\lambda_8 = 0{,}80$$

Ähnliche Vereinfachungen treten in allen praktischen Fällen auf. Mit Hilfe der λ_ϱ ($\varrho = 2, \ldots, 14$) und durch erneutes Ausnutzen der oben erwähnten Eigenschaften des cos und der Gleichheit gewisser λ_ρ bestimmt man jetzt die Elemente c_{kl} der Matrix C*, genauer die Elemente $c_{1,l}$ ($= 1, 2, \ldots, 14$) der ersten Zeile von C*:

$$\begin{aligned} c_{1,1} &= 1{,}53 \\ c_{1,2} = c_{1,14} &= -0{,}52 \\ c_{1,3} = c_{1,13} &= -0{,}11 \\ c_{1,4} = c_{1,12} &= 0{,}44 \\ c_{1,5} = c_{1,11} &= 0{,}63 \\ c_{1,6} = c_{1,10} &= 0{,}10 \\ c_{1,7} = c_{1,9} &= 0{,}54 \\ c_{1,8} &= -1{,}10. \end{aligned}$$

Daraus ergibt sich sofort

$$c = \sum_{l=1}^{14} c_{1,l} = 0{,}07.$$

Da C* zyklisch ist, erhalten wir für C* die in der *Tabelle 18* angegebenen Elemente.

Bei der Berechnung des in B^u_{II} vorkommenden Ausdrucks $\sum_{ij} c_{ij}\, Q^u_i\, Q_j$ ergibt sich für die $Q^u_i\, Q^u_j$ die Probe

$$\sum_{ij} Q^u_i\, Q^u_j = 4\,(Y^u_{\cdot\cdot\cdot})^2$$

oder

$$2 \sum_{\substack{ij\\ j>i}} Q^u_i\, Q_j = 4\,(Y^u_{\cdot\cdot\cdot})^2 + \sum_i (Q^u_i)^2.$$

Wegen der Zyklizität und der Symmetrie von C* sowie der Gleichheit gewisser $c_{1,l}$ ist

$$\sum_{ij} c_{ij}\, Q^u_i\, Q^u_i = c_{1,1} \cdot \sum_{i=1}^{14} (Q^u_i)^2 + 2\left[\sum_{\nu=2}^{7} c_{1,\nu} \left(\sum_{\varrho=0}^{14-\nu} Q^u_{1+\varrho}\, Q^u_{\nu+\varrho} + \sum_{\varrho=0}^{\nu-2} Q^u_{1+\varrho}\, Q^u_{16-\nu+\varrho}\right)\right] + 2 c_{1,8} \sum_{\varrho=0}^{6} Q^u_{1+\varrho}\, Q^u_{8+\varrho}$$

oder ausführlicher geschrieben:

$$\begin{aligned} \sum_{ij} c_{ij}\, Q^u_i\, Q^u_j = {} & c_{1,1} \sum_{i=1}^{14} (Q^u_i)^2 \\ & + 2\, c_{1,2} \left(\sum_{\varrho=0}^{14} Q^u_{1+\varrho}\, Q^u_{2+\varrho} + Q^u_i\, Q^u_{14}\right) \\ & + 2\, c_{1,3} \left(\sum_{\varrho=0}^{12} Q^u_{1+\varrho}\, Q^u_{3+\varrho} + \sum_{\varrho=0}^{1} Q^u_{1=\varrho}\, Q^u_{13+\varrho}\right) \\ & + 2\, c_{1,4} \left(\sum_{\varrho=0}^{10} Q^u_{1+\varrho}\, Q^u_{3+\varrho} + \sum_{\varrho=0}^{2} Q^u_{1+\varrho}\, Q^u_{12+\varrho}\right) \\ & + \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \\ & \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \\ & + 2\, c_{1,7} \left(\sum_{\varrho=0}^{7} Q^u_{1+\varrho}\, Q^u_{7+\varrho} + \sum_{\varrho=0}^{5} Q^u_{1+\varrho}\, Q^u_{9+\varrho}\right) \\ & + 2\, c_{1,8} \left(\sum_{\varrho=0}^{6} Q^u_{1+\varrho}\, Q^u_{8+\varrho}\right). \end{aligned}$$

Ähnliche Vereinfachungen erhält man für alle praktischen Fälle mit einer leichten Modifizierung des letzten Gliedes für den Fall $n \equiv 1 \bmod 2$.

Nach Einsetzen der Werte $Q^u_i\, Q^u_j$ und $c_{1,l}$ erhalten wir

$$\sum_{ij} c_{ij}\, Q^u_j\, Q^u_j = 128.693{,}10.$$

Als nächstes betrachten wir den in D_{II} vorkommenden Ausdruck

$$\sum_{ij\nu} (c_{i\nu} + c_{j\nu})\, Q^u_\nu\, Y_{ij.}\,.$$

Zuerst werden die einzelnen $Q^u_\nu\, Y^u_{ij.}$ für $\nu = 1, \ldots, 14$ und alle existierenden Kombinationen $i \times j$ berechnet. Als Kontrolle dient die Beziehung

$$\sum_{ij\nu} Q^u_\nu\, Y^u_{ij.} = 2\,(Y^u_{\cdot\cdot\cdot})^2\,.$$

Für jede Kombination $i \times j$ berechnet man dann

$$\sum_{\nu=1}^{14} (c_{i\nu} + c_{j\nu})\, Q^u_\nu\, Y^u_{ij.}\,.$$

Durch Summation über $i \times j$ erhält man schließlich

$$\sum_{ij\nu} (c_{i\nu} + c_{j\nu})\, Q^u_\nu\, Y^u_{ij.} = 128.698{,}53.$$

Wegen des Umfanges der Rechenarbeiten wird es für größere n zweckmäßig sein, diese Arbeiten auf einer elektronischen Rechenmaschine durchzuführen. Die Formeln lassen sich sehr gut in der Matrizenschreibweise darstellen, so daß sich für die Programmierung z. B. das für die IBM 650 entwickelte MAXI-Programm (ein Übersetzungsprogramm) in verhältnismäßig einfacher Weise anbietet. Allerdings zeigt dieses Programm noch einige Mängel, z. B. bei der Inversion von Matrizen. Unter Berücksichtigung dieser kleinen Unebenheit läßt sich durchaus ein allgemeines Programm zur Berechnung der Quadratsummen aufstellen.

Für die MQS erhalten wir jetzt im einzelnen:

$$A^u_{II} = \frac{1}{7}\,[18.599{,}89 - 18.596{,}67] = 0{,}46$$

$$B^u_{II} = \frac{1}{13}\,[\;3.217{,}33 - \;2.603{,}53] = 47{,}22$$

$$D^u_{II} = \frac{1}{21}\,[19.412{,}28 - 15.993{,}14 - 3.217{,}46] = 9{,}60.$$

$$F^u_{II} = \frac{1}{238}\,[19.492{,}85 - 19.412{,}28 - 18.599{,}89 + 18.596{,}67] = 0{,}33.$$

Damit sind sowohl für den Fall V als auch für den Fall U die linken Seiten von Gl. 2 bestimmt ($E_{II} = 0$), und es verbleibt noch die Berechnung der Konstanten α_ν ($\nu = 1, 2, 3, 4$).

Nach IV. bzw. *Tabelle 11* folgt

$$\begin{aligned} \alpha^v_1 = \alpha^s_1 &= 1 \\ \alpha^v_2 = \alpha^s_2 &= 10 \\ \alpha^v_3 = \alpha^s_3 &= 1 \\ \alpha^v_4 = \alpha_4 &= -2 \end{aligned}$$

und

$$\begin{aligned} \alpha^u_1 &= 0{,}9 \\ \alpha^u_2 &= 3{,}0 \\ \alpha^u_3 &= 1{,}1 \\ \alpha^u_3 &= -2{,}4 \end{aligned}$$

Hieraus erhält man sofort

$$\begin{aligned} \Delta^v &= -12 \\ \Delta^u &= -\;\;5{,}46\,. \end{aligned}$$

Nach *Tabelle 12* erhalten wir dann für die genetischen Kovarianzen bzw. die Varianzkomponenten für

a) den Fall V:

Kov (F.S.) = 3,88
Kov (H.S) = 1,59

bzw.

$$\begin{aligned} \sigma^2_A &= 6{,}36 \\ \sigma^2_D &= 2{,}80 \\ \sigma^2 &= 0{,}12 \end{aligned}$$

b) den Fall U:

$$\text{Kov (F.S)} = 3{,}21$$
$$\text{Kov (H.S)} = 1{,}16$$

bzw.

$$\sigma_A^2 = 4{,}64$$
$$\sigma_D^2 = 3{,}56$$
$$\sigma^2 = 0{,}33\,.$$

Die Ergebnisse für die genetischen Kovarianzen und Varianzkomponenten weisen in ihren Zahlenwerten eine einheitliche Richtung auf. Ein Übereinstimmen der Werte konnte natürlich nicht erwartet werden, da der unvollständige Plan wesentlich durch die Anordnung der Eltern beeinflußt wird. Außerdem ist die Effizienz natürlich kleiner als 1. Eine völlige Deutung des Ergebnisses ist allerdings erst möglich, wenn Konfidenzintervalle für die Schätzfunktionen bekannt sind.

Anmerkung: Die Untersuchungen wurden durch eine Beihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft und die stete Förderung durch den Direktor des Instituts für Forstgenetik Herrn Prof. Dr. Langner ermöglicht. Beiden sei auch an dieser Stelle nochmals gedankt.

Zusammenfassung

Es wurden zwei verschiedene Typen des Diallels untersucht, die mit *(I)* und *(II)* bezeichnet und in ganz allgemeiner Form beschrieben wurden. Die entsprechenden vollständigen Pläne (I_s) und (II_s) konnten als Sonderfälle der unvollständigen vom Typ *(I)* bzw. *(II)* dargestellt werden.

Beide Pläne werden durch ein faktorielles Modell derart beschrieben, daß eine Varianzanalyse der genetischen Effekte (Additivität und Nichtadditivität) sowie der Umwelteffekte möglich ist. Diese Varianzanalyse diente dem Zweck, durch geeignete Linearkombinationen der hierbei auftretenden mittleren Quadratsummen erwartungstreue Schätzfunktionen für Kov (F.S) und Kov (H.S) bzw. σ_A^2 und σ_D^2 zu konstruieren.

Abschließend wurden für einen konkreten Fall — ausgehend von einem vollständigen Diallel des Typs *(II)* — die Schätzwerte der in Frage kommenden genetischen Kovarianzen bzw. Varianzkomponenten für das vollständige und unvollständige Diallel berechnet und miteinander verglichen.

Summary

Title of the paper: *Crossing patterns (designs), for the selective breeding of forest trees.*

Two different types of diallel crosses were investigated which are designated as *(I)* and *(II)* and described in a very generalised manner. The corresponding complete diallels *(Is)* and *(IIs)* may be regarded as special cases of the incomplete diallels of type *(I)* and *(II)*, respectively.

Both designs are described by a factorial model in such a manner that an analysis of variance of the genetic effects (additive and non-additive) and the environmental effects is possible. The object of this analysis of variance is to calculate expectation values for Cov. (F.S), Cov. (H.S) and σ_A^2, σ_D^2, respectively, by suitable linear combinations of the mean squares.

In an example, starting from a complete diallel of type *(II)*, the estimates of the genetical covariance and of the genetical components of variance, are calculated for the complete and inocmplete diallels, and the results obtained are compared.

Résumé

Titre de l'article: *Modèle de croisements (dispositifs) pour l'amélioration des arbres forestiers.*

Deux types différents de croisements dialléliques appelés *(I)* et *(II)* ont été étudiés et décrits de manière très générale.

Les diallèles complets correspondants (I_s) et (II_s) peuvent être considérés comme des cas spéciaux des diallèles incomplets des types *(I)* et *(II)*.

Deux dispositifs de modèle factoriel permettent une analyse de variance des effets génétiques (additifs et non additifs) et de l'influence du milieu.

Le but de cette analyse de variance est le calcul des valeurs attendues pour Cov (F.S), Cov (H.S) et σ_A^2 et σ_D^2 par des combinaisons linéaires de variances.

Dans un exemple partant d'un diallèle complet du type *(II)* les estimations des co-variances génétiques et des composants génétiques de la variance sont calculées pour les diallèles complets et incomplets et les résultats obtenus sont comparés.

Literatur

Anderson, V. L., and Kempthorne, O.: A model for the study of quantitative inheritance. Genetics **39**, 883—898 (1954). — Cockerham, C. C.: An extension of the concept of partitioning heredity variance for analysis of covariance among relatives when epistasis is present. Genetics **39**, 859—883 (1954). — Comstock, R. E., and Robinson, H. F.: The components of genetic variance in populations of biparental populations and their use in estimating the average degree of dominance. — Biometrics **4**, 254—266 (1948). — Comstock, R. E., and Harvey, P. H.: A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. Agron Jour. **41**, 360—367 (1949). — Comstock, R. E.: Estimation of average dominance of genes. Heterosis 1952, 494—516. — Gilbert, N. E. G.: Diallel crosses in plant breeding. Heredity **12**, 477—492 (1958). — Gustafsson, Å.: Conifer seed plantations: Their structure and genetical principles. Proc. III. World For. Congr., Helsingsfors 1949, 117—119. — Kempthorne, O.: The design and analysis of experiments. New York/London, 1952. — Kempthorne, O.: A class of experimental designs using blocks of two pots. Ann. Math. Stat. **24**, 1953. — Kempthorne, O.: An introduction to genetic statistics. New York/London, 1957. — Marquardt, H.: Theoretische Grundlagen der Samenplantagen. Forstarchiv **27**, 1—7, 52—30, 77—84 (1957). — Matzinger, D. F.,: and Kempthorne, O.: The modified diallel table with partial inbreeding and interactions with invironment. Genetics **41**, 822—833 (1956). — Rojas, B. A., and Sprague, G. F.: A comparison of variance components in corn yield trials. III. General and specific combining ability and their interactions with locations and years. Agron. Jour. **44**, 462—466 (1952). — Robinson, H. F., Khalil, A., Comstock, R. E., and Cockerham, C. C.: Joint interpretation of heterosis and genetic variance in two open pollinated varieties of corn and their cross. Genetics **43**, 868—877 (1958). — Schmetterer, L.: Einführung in die mathematische Statistik. Wien, 1956. — Schröck, O.: Problematik der Anwendung von Frühtesten in der Forstpflanzenzüchtung. Züchter **26**, 270—276 (1956). — Sprague, G. F., and Tatum, L. A.: General vs. specific combining ability in single crosses of corn. Jour. Amer. Soc. Agron. **34**, 923—932 (1942). — Sprague, G. F.: Eearly testing and recurrent selection. Heterosis 1952, 400—417. — Stern, K.: Kombinationseignung hinsichtlich der Wachstumsergebnisse eines Modellversuches mit *Antirrhinum majus* L. Silvae Genetica **7**, 4—57 (1958). — Stern, K.: Über erblich bedingte Unterschiede zwischen Wachstumsabläufen. Biometrische Zeitschrift **1**, 219—239 (1959). — Yates, F.: Analysis of data from all reciprocal crosses between a set of parental lines. Heredity **1**, 287—301 (1947).