

## Populationsgenetische Untersuchungen zur phänotypischen Selektion in Pflanzenbeständen mit Konkurrenz\*)

### Teil 2

Von M. HÜHN\*\*)

(Eingegangen im März 1973)

### III. Phänotypische Selektion und Konkurrenz bei beliebiger Umweltvarianz

#### A. Allgemeiner Ansatz

Im Falle rein additiver Genwirkung in den beiden Merkmalen „Konkurrenzfähigkeit“ und „Konkurrenzwirkung“ fallen — bei alleiniger Berücksichtigung von  $F$ - und  $W$ -Effekten und unter Nichtberücksichtigung der „reinen“ Umweltkomponente  $e$  — von den fünfundvierzig möglichen verschiedenen Phänotypenwerten des allgemeinen Falles (siehe *Tabelle 1*) verschiedene zusammen, da derselbe Genotyp unter verschiedenen Nachbarschafts-Umweltverhältnissen denselben phänotypischen Wert erbringen kann.

Man erhält in diesem Fall die in der folgenden *Tabelle 2* zusammengestellten phänotypischen Werte.

Bezeichnet man den phänotypischen Wert einer Pflanze des Genotyps  $i$  mit der Nachbarschaft  $j$  in der  $k$ -ten Wiederholung mit  $P_{ijk}$ , so erhält man aus (1) das Untersuchungsmodell:

$$P_{ijk} = F_i - \sum_{v(ij)} W_{v(ij)} + e_{ijk} \quad (27)$$

\*) Von der Agrarwissenschaftlichen Fakultät der Christian-Albrechts-Universität in Kiel angenommene Habilitationsschrift.

\*\*) Anschrift des Verfassers:

Doz. Dr. MANFRED HÜHN, Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung der Christian-Albrechts-Universität Kiel, 2300 Kiel, Neue Universität/Haus 41, Olshausenstraße 40–60, BRD.

Dabei ist  $F_i$  die Konkurrenzfähigkeit des Genotyps  $i$ ,  $e_{ijk}$  ist die „reine“ Umweltkomponente,  $W_{v(ij)}$  bezeichnet die Konkurrenzwirkungen der Nachbarn einer Pflanze  $i$  mit der Nachbarschaft  $j$  und die Summation  $v(ij)$  läuft über die Nachbarn der betreffenden Pflanze.

Im Falle fehlender Dominanz in den Genwirkungen der beiden Merkmale  $F$  und  $W$  kann eine solche Nachbarschaft  $j$  (wie *Tabelle 2* mit den jeweils zusammengefaßten Werten zeigt) auch aus mehreren möglichen verschiedenen Nachbar-Konstellationen bestehen. Unsere Sprechweise „Nachbarschaft  $j$ “ soll dann heißen, daß eine dieser zu  $j$  gehörenden verschiedenen möglichen Nachbarn-Zusammensetzungen bei der gerade betrachteten Pflanze vorliegt. Wie *Tabelle 2* zeigt, gibt es zu jedem Genotyp  $i$  ( $i = 2, 1, 0$ ) jeweils neun verschiedene Nachbarschaften (im soeben definierten Sinn). Ohne Berücksichtigung der Umweltkomponente  $e$  existieren also siebenundzwanzig verschiedene phänotypische Werte — diese dann jeweils mit unterschiedlichen Häufigkeiten (siehe Spalte 2 der *Tabelle 2*).

Wir nehmen nun an, daß die Häufigkeitsverteilung des untersuchten Merkmals aller Pflanzen des zugrundeliegenden Pflanzenbestandes mit dem Genotyp  $i$  und der Nachbarschaft  $j$  eine Normalverteilung ist mit dem Mittelwert  $\mu_{ij} = F_i - \sum_{v(ij)} W_{v(ij)}$  und der Varianz  $a^2$ . Diese Varianz  $\sigma^2$  — also die „reine“ Umweltvarianz — soll für alle sieben-

*Tabelle 2*

Nachbarn-Gruppe	Häufigkeit	Phänotypischer Wert der Zentralpflanze		
		AA $i = 2$	Aa $i = 1$	aa $i = 0$
aa, aa, aa, aa	$q^8$	$j = 1$	$\gamma + 4\delta$	$-\gamma + 4\delta$
aa, aa, aa, Aa	$8pq^7$	$j = 2$	$\gamma + 3\delta$	$-\gamma + 3\delta$
aa, aa, aa, AA	$4p^2q^6$	$j = 3$	$\gamma + 2\delta$	$-\gamma + 2\delta$
aa, aa, Aa, Aa	$24p^2q^6$	$j = 4$	$\gamma + \delta$	$\delta$
aa, aa, Aa, AA	$24p^3q^5$	$j = 5$	$\gamma$	$0$
Aa, Aa, Aa, aa	$32p^3q^5$	$j = 6$	$\gamma - \delta$	$-\gamma - \delta$
aa, aa, AA, AA	$6p^4q^4$	$j = 7$	$\gamma - 2\delta$	$-\gamma - 2\delta$
Aa, Aa, Aa, Aa	$16p^4q^4$	$j = 8$	$\gamma - 3\delta$	$-\gamma - 3\delta$
Aa, Aa, AA, aa	$48p^4q^4$	$j = 9$	$\gamma - 4\delta$	$-\gamma - 4\delta$
Aa, Aa, AA, AA	$32p^5q^3$			
AA, AA, Aa, aa	$24p^5q^3$			
Aa, Aa, AA, AA	$24p^6q^2$			
AA, AA, AA, aa	$4p^6q^2$			
AA, AA, AA, Aa	$8p^7q$			
AA, AA, AA, AA	$p^8$			

Auch hier in *Tabelle 2* sind bei den einzelnen phänotypischen Werten der konstante Summand  $K$  und die Umweltkomponente  $e$  jeweils weggelassen.

undzwanzig Häufigkeitsverteilungen gleich sein. Dies ist eine übliche — im biometrischen Bereich immer wieder angenommene vereinfachende Voraussetzung, die jedoch auch aus praktischen Gesichtspunkten genügend realistisch sein dürfte. (Die Voraussetzung gleicher Varianzen innerhalb der Gruppen ist ja auch eine Grundannahme sehr vieler varianzanalytischer Verfahren).

In der üblichen Bezeichnungsweise haben die  $P_{ijk}$ -Werte also die folgenden Normalverteilungen:

$$P_{ijk} : N(F_i - \sum_{v(ij)} W_{v(ij)}, \sigma^2) \quad (28)$$

$\sigma^2$  ist die Varianz der „reinen Umwelteffekte“  $e_{ijk}$  — und man kann sicherlich mit ausreichender Genauigkeit annehmen, daß diese Umweltvarianz vom Genotyp und auch von der betreffenden Nachbarschaft unabhängig und damit konstant ist, denn der  $e_{ijk}$ -Term dürfte in erster Linie auf Bodenunterschiede, die zwischen den Plätzen vorliegen, auf denen verschiedene Pflanzen stehen, auf Einflüsse der verschiedenen Startbedingungen der Pflanzen, auf Schädigungen im Verlauf der Entwicklung und auf ähnliche Ursachen zurückzuführen sein, deren Wirkung nicht genotypspezifisch und auch nicht nachbarschaftspezifisch sein dürfte.

Die Gesamthäufigkeitsverteilung der phänotypischen Werte des untersuchten Merkmals aller Pflanzen des gesamten zugrundeliegenden Bestandes erhält man dann durch Überlagerung dieser siebenundzwanzig Normalverteilungen.

Wir führen noch die folgenden Bezeichnungen ein:

$f_{ij}^{ij}$   
 $f(x)$  = relative Häufigkeit der phänotypischen Werte des Genotyps  $i$  mit der Nachbarschaft  $j$  an der Stelle  $x$  auf der phänotypischen Skala.

$f(x)$  = relative Häufigkeit der Häufigkeitsverteilung aller phänotypischen Werte des gesamten Pflanzenbestandes an der Stelle  $x$  auf der phänotypischen Skala.

$p_{ij}$  = Häufigkeit der Pflanzen mit dem Genotyp  $i$  und der Nachbarschaft  $j$  im gesamten Bestand.

Für die explizite Form der Häufigkeitsverteilung  $f(x)$  gilt:

$$f(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} e^{-\frac{(x-\mu_{ij})^2}{2\sigma^2}} \quad (29)$$

mit  $\mu_{ij} = F_i - \sum_{v(ij)} W_{v(ij)}$ .

Für die Gesamthäufigkeitsverteilung  $f(x)$  erhält man aufgrund der zuvor diskutierten Voraussetzungen den Ansatz:

$$f(x) = \sum_{i=0}^2 \sum_{j=1}^9 p_{ij} f_{ij}^{ij} \quad (30)$$

und für die Häufigkeiten  $p_{ij}$  kann man schreiben:

$p_{ij}$  = Häufigkeit des Genotyps  $i$  x Häufigkeit der Nachbarschaft  $j$ .

Aus Tabelle 2 und den zu Beginn dieses Abschnitts III besprochenen Grundannahmen folgt für diese Häufigkeiten  $p_{ij}$ :

$$\begin{aligned} p_{2j} &= p^2 \binom{8}{j-1} q^{8-j} p^{j-1} \\ p_{1j} &= 2pq \binom{8}{j-1} q^{8-j} p^{j-1} \\ p_{0j} &= q^2 \binom{8}{j-1} q^{8-j} p^{j-1} \end{aligned} \quad (31)$$

für  $j = 1, 2, \dots, 9$ .

Für die Mittelwerte der siebenundzwanzig Normalverteilungen gilt:

$$\begin{aligned} \mu_{2j} &= \gamma + 4\delta - (j-1)\delta + K = \gamma + (5-j)\delta + K \\ \mu_{1j} &= 4\delta - (j-1)\delta + K = (5-j)\delta + K \\ \mu_{0j} &= -\gamma + 4\delta - (j-1)\delta + K = -\gamma + (5-j)\delta + K \end{aligned} \quad (32)$$

Aus Gleichung (30) erhält man unter Anwendung der Beziehungen (31) und (32) die folgende explizite Form der Gesamthäufigkeitsverteilung der phänotypischen Werte aller Pflanzen des untersuchten Bestandes:

$$\begin{aligned} f(x) &= p^2 \cdot \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \cdot \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} \\ &\quad e^{-\frac{1}{2} \left( \frac{x - (\gamma + (4-v)\delta + K)}{\sigma} \right)^2} + \\ &2pq \cdot \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \cdot \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} \\ &\quad e^{-\frac{1}{2} \left( \frac{x - ((4-v)\delta + K)}{\sigma} \right)^2} + \\ &q^2 \cdot \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \cdot \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} \\ &\quad e^{-\frac{1}{2} \left( \frac{x - (-\gamma + (4-v)\delta + K)}{\sigma} \right)^2} \end{aligned} \quad (33)$$

Diese Häufigkeitsverteilung (33) bildet den Ausgangspunkt für unsere folgenden theoretischen Untersuchungen zur phänotypischen Selektion, denn eine Selektion der  $s\%$  phänotypisch besten Individuen des Pflanzenbestandes setzt ja notwendigerweise an der phänotypischen Gesamthäufigkeitsverteilung (33) an.

Für spätere Anwendungen werden noch der Mittelwert  $\mu_{\text{ges}}$  und die Varianz  $\sigma^2_{\text{ges}}$  dieser Häufigkeitsverteilung (33) benötigt.

Man erhält hierfür nach einigen Rechnungen:

$$\mu_{\text{ges}} = \int_{-\infty}^{+\infty} x f(x) dx = (\gamma - 4\delta)(p - q) + K \quad (34)$$

$$\sigma^2_{\text{ges}} = \int_{-\infty}^{+\infty} x^2 f(x) dx - \mu_{\text{ges}}^2 = \sigma^2 + 2pq(\gamma^2 + 4\delta^2) \quad (35)$$

Werden nun in (33) die  $s\%$  phänotypisch besten Individuen selektiert, und bezeichnet man die Selektionsschranke auf der phänotypischen Skala mit  $h$  und den selektierten Teil in symbolischer Schreibweise mit  $S$ , so lautet die formale Selektionsbedingung:

$$\int_h^{\infty} f(x) dx = s \quad (36)$$

Wie in Abschnitt II so sei auch hier wieder  $H_{AAeS}$  die Häufigkeit des Genotyps  $AA$  im selektierten Teil  $S$ . Analog definiert man  $H_{AaeS}$  und  $H_{aasS}$ .

Für die Genfrequenz  $p'$  in  $S$  nach einmaliger phänotypischer Selektion mit der Selektionsintensität  $s$  — und damit auch für die Genfrequenz in der nachfolgenden Generation, da die Population als zufallspaarend vorausgesetzt war (d. h. Zufallspaarung von  $S$  liefert die folgende Generation) erhält man auch hier zunächst:

$$p' = \frac{2H_{AAeS} + H_{AaeS}}{2s} \quad (37)$$

Setzt man

$$\begin{aligned} H_{AA_S} &= p^2 Q_2 \\ H_{Aa_S} &= 2pqQ_1 \\ H_{aa_S} &= q^2 Q_0 \end{aligned} \quad (38)$$

so folgt aus (37) und (38) nach einigen Rechnungen als Gleichung für die in einem Selektionsschritt erzielte Genfrequenzänderung  $\Delta p = p' - p$ :

$$\Delta p = \frac{pq}{s} \{p(Q_2 - Q_1) + q(Q_1 - Q_0)\} \quad (39)$$

Aus Gleichung (39) läßt sich damit — zusammen mit (38) und unter Verwendung expliziter Ausdrücke für die  $Q$ -Terme — die Genfrequenzänderung  $\Delta p$  und über (10) dann auch der Selektionsgewinn  $\Delta M$  berechnen.

Die weitere Untersuchung der phänotypischen Selektion in Pflanzenbeständen mit Konkurrenz kann sich daher jetzt auf die nähere Analyse dieses Ausdruckes (39) beschränken.

#### B. Explizite Darstellung der Genfrequenzänderung und Bemerkungen über Gleichgewichte

Als Bedingung für nichttriviale  $p$ -Werte mit  $\Delta p = 0$ , d. h.  $p' = p$ , folgt aus (39):

$$p(Q_2 - Q_1) + q(Q_1 - Q_0) = 0 \quad (40)$$

Für die in (40) auftretenden  $Q$ -Terme erhält man nach einfachen Überlegungen über (36) und (33):

$$\begin{aligned} Q_2 &= \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \cdot \int_h^{\infty} \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{x-(\gamma+(4-v)\delta+K)}{\sigma}\right)^2} dx \\ Q_1 &= \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \cdot \int_h^{\infty} \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{x-((4-v)\delta+K)}{\sigma}\right)^2} dx \\ Q_0 &= \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \cdot \int_h^{\infty} \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{x-(-\gamma+(4-v)\delta+K)}{\sigma}\right)^2} dx \end{aligned} \quad (41)$$

Für die in den Formeln (39) und (40) vorkommenden beiden  $Q$ -Differenzen ergibt sich nach (41):

$$Q_2 - Q_1 = \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \int_{\frac{h-(\gamma+(4-v)\delta+K)}{\sigma}}^{\frac{h-((4-v)\delta+K)}{\sigma}} \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} e^{-\frac{z^2}{2}} dz \quad (42)$$

$$Q_1 - Q_0 = \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \int_{\frac{h-((4-v)\delta+K)}{\sigma}}^{\frac{h-(-\gamma+(4-v)\delta+K)}{\sigma}} \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} e^{-\frac{z^2}{2}} dz \quad (43)$$

Wie aus (42) und (43) folgt, gilt im Fall fehlender Dominanz in den Genwirkungen von „Konkurrenzfähigkeit“ und „Konkurrenzwirkung“ stets:

$$\begin{aligned} Q_2 &\geq Q_1 \geq Q_0 & \text{falls } \gamma \geq 0 \text{ bzw.} \\ Q_0 &\geq Q_1 \geq Q_2 & \text{falls } \gamma \leq 0 \end{aligned} \quad (44)$$

Aus der Gleichgewichtsbedingung (40) erhält man daher über (44) als notwendige und hinreichende Bedingung für Gleichgewichte  $\Delta p = 0$ :

$$Q_2 = Q_1 = Q_0 \quad (45)$$

Diese Beziehung (45) ist jedoch (siehe (42) und (43)) nur in dem trivialen Fall  $\gamma = 0$  möglich! Es folgt daher als Ergebnis: Im Fall rein additiver Genwirkung in den Merkmalen  $F$  und  $W$  existieren keine „exakten“ nichttrivialen populationsgenetischen Gleichgewichte  $\Delta p = 0$ .

Die Bezeichnung „exakt“ soll ausdrücken, daß es sich bei der soeben benutzten Formulierung um ein mehr mathematisch-theoretisches als um ein biologisches Ergebnis handelt. Exakte  $p$ -Werte mit  $\Delta p = 0$  sind zwar nicht möglich, aber selbstverständlich können Fälle existieren, wo das  $\Delta p$  sehr klein und damit „praktisch gleich Null“ ist.

Das theoretische Ergebnis, daß es keine Gleichgewichte  $\Delta p = 0$  gibt, liegt natürlich in der mathematischen Form der Normalverteilung begründet, die ja „unendlich weit ausgedehnt“ ist und die für beliebig große und beliebig kleine Abszissenwerte noch Funktionswerte ungleich Null — wenn auch verschwindend kleine — annimmt. Bei einem beliebigen Selektionspunkt  $h$  auf der phänotypischen Skala liegen in  $S$  von Null verschiedene Beiträge aller existierenden siebenundzwanzig Normalverteilungen, auch von den am weitest entfernten. In jedem beliebigen Punkt  $x$  der Phänotypenskala gibt es von Null verschiedene Funktionswerte von allen Normalverteilungen. Das zuvor abgeleitete Ergebnis über die Gleichgewichte  $\Delta p = 0$  beruht also auf diesen „Schwanzeigenschaften der Normalverteilungen“. Für die biologische Anwendung setzt dies natürlich voraus, daß man eine „unendlich große“ Population vorliegen hat, so daß auch in diesen „weit entfernten Schwanzbereichen“ noch absolute Häufigkeiten von vernünftiger Größenordnung auftreten. In der Praxis hat man es jedoch stets mit Populationen begrenzt — oft sehr kleinen — Umfangs zu tun, die stets eine endliche begrenzte Variationsbreite haben, so daß dieses „Schwanzproblem“ praktisch nicht auftritt.

Auch wenn es theoretisch keine Gleichgewichte  $\Delta p = 0$  gibt, so haben für die praktische Anwendung  $p$ -Werte, für die  $\Delta p$  sehr klein ist, dieselbe Bedeutung. Diese — für vorgegebene Parameterwerte für  $s$ ,  $p$ ,  $\gamma$ ,  $\delta$  und  $\sigma$  — existierenden  $p$ -Werte mit möglichst kleinem  $\Delta p$ , nennen wir „Quasi-Gleichgewichte“. Auf diese Zusammenhänge werden wir später noch ausführlich zurückkommen.

Zusätzlich zu diesen zuvor besprochenen Überlegungen gibt es auch noch einen anderen wesentlichen praktischen Gesichtspunkt: Neben den durch die phänotypische Selektion bewirkten Genfrequenzänderungen existieren ja nun aber auch noch Genfrequenzänderungen infolge von Zufallswirkungen („random genetic drift“), über deren Richtung man zwar keine, über deren Größe man aber auch numerische Aussagen machen kann. Ein durch die Selektion eventuell vorhandenes kleines  $\Delta p$  kann über solche durch „genetic drift“ bewirkte Genfrequenzänderungen noch weiter verkleinert oder sogar zu Null gemacht werden. Auch diesen — hier soeben nur kurz angedeuteten — Fall der möglichen Zusammenhänge zwischen „genetic drift“ und eventuell existierenden „Quasi-Gleichgewichten“ werden wir später noch näher diskutieren.

Für die Genfrequenzänderung  $\Delta p$  erhält man nach (39) mit Hilfe von (42) und (43):

$$\Delta p = \frac{pq}{s} \left[ \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \left\{ \frac{h - ((4-v)\delta + K)}{\sigma} \int_{\sigma}^{\sigma} \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{z^2}{2}} dz \right. \right. \\ \left. \left. + q \int_{h - (4-v)\delta + K}^{h - (-\gamma + (4-v)\delta + K)} \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{z^2}{2}} dz \right\} \right] \quad (46)$$

Für die Selektionsintensität  $s$  kann man schreiben:

$$s = p^2 \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \frac{\int_{\sigma}^{\infty} \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{z^2}{2}} dz}{h - (v + (4-v)\delta + K)} \\ + 2pq \cdot \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \frac{\int_{h - (4-v)\delta + K}^{\infty} \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{z^2}{2}} dz}{\sigma} \\ + q^2 \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \frac{\int_{h - (-\gamma + (4-v)\delta + K)}^{\infty} \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{z^2}{2}} dz}{\sigma} \quad (47)$$

Aus Gleichung (46) erhält man die Genfrequenzänderung  $\Delta p$  als Funktion der sechs Parameter  $p, \gamma, \delta, \sigma, s$  und  $h$  (wegen  $p + q = 1$  kann  $q$  eliminiert werden). Mißt man  $h$  als Abweichung von  $K$ , so entfällt  $K$  als Unbekannte bei den folgenden Untersuchungen zur erzielten Genfrequenzänderung bei phänotypischer Selektion in Pflanzenbeständen mit Konkurrenz.

$$\Delta p = \Delta p(p, \gamma, \delta, \sigma, s, h) \quad (48)$$

Die Gleichung (47) bedeutet eine explizite Darstellung der Selektionsintensität  $s$  als Funktion der fünf Parameter  $p, \gamma, \delta, \sigma$  und  $h$ :

$$s = s(p, \gamma, \delta, \sigma, h) \quad (49)$$

Für vorgegebenes  $s$  kann man aus (49) die Lage des Selektionspunktes  $h$  auf der Phänotypenskala als Funktion von  $p, \gamma, \delta, \sigma$  und  $s$  berechnen und dann dieses  $h = h(p, \gamma, \delta, \sigma, s)$  in Gleichung (48) einsetzen. Es folgt dann eine explizite Darstellung der Genfrequenzänderung  $\Delta p$  als Funktion der Parameter  $p, \gamma, \delta, \sigma$  und  $s$ :

$$\Delta p = \Delta p(p, \gamma, \delta, \sigma, s) \quad (50)$$

Dieser Ausdruck (50) stellt die gesuchte explizite Form der Funktion  $\Delta p$  dar. Sie hängt nur noch von fünf bekannten Parametern — die die Bestandesstruktur und das Selektionsverfahren beschreiben — ab, und die Untersuchung der Wirksamkeit der phänotypischen Selektion in Pflanzenbeständen mit Konkurrenz kann nun durch eine genaue Analyse dieser Funktion  $\Delta p = \Delta p(p, \gamma, \delta, \sigma, s)$  erfolgen.

Bei gegebenem  $s, \gamma, \delta$  und  $\sigma$  ist  $\Delta p$  nur noch eine Funktion von  $p$ :  $\Delta p = \Delta p(p)$ . Die  $p$ -Werte, für die  $\Delta p = \Delta p(p)$  minimal wird, sind die gesuchten „Quasi-Gleichgewichte“. Sie lassen sich also direkt aus Gleichung (50) berechnen.

Der zuvor geschilderte mögliche Eliminationsprozeß von  $h$  in Gleichung (48) und das explizite Aufstellen und Analysieren der Funktion (50) ist jedoch mit äußerst aufwendigen mathematischen und theoretischen Fragen und Ableitungen verbunden. Auf eine exakte mathematische Behandlung dieses Problems soll in einer späteren — mehr theoretisch orientierten — Arbeit näher eingegangen werden.

Eine Untersuchung dieser komplizierten Funktion  $\Delta p = \Delta p(p, \gamma, \delta, \sigma, s)$  ist selbstverständlich relativ leicht über die Anwendung von Methoden der numerischen Mathematik und durch Simulationstechniken möglich. Auch solche numerischen Betrachtungen der Funktion  $\Delta p$  sollen in der angekündigten theoretischen Arbeit angestellt werden.

Hier in dem in der vorliegenden Arbeit interessierenden Zusammenhang der Untersuchung der phänotypischen Selektion in Pflanzenbeständen mit Konkurrenzeffekten und den sich daraus ergebenden Konsequenzen für die Pflanzenzüchtung, ist nicht so sehr die exakte mathematisch-theoretische Lösung (die durch die zuvor besprochenen „Schwanzeigenschaften der Normalverteilungen“ äußerst erschwert wird) von Bedeutung, sondern es interessieren „biologisch bedeutsame“ Lösungen, wobei „biologisch bedeutsam“ in dem zuvor besprochenen Sinn zu verstehen ist.

Wir werden uns also in der vorliegenden Arbeit nur mit Abschätzungen und Approximationen für die Funktion  $\Delta p$  befassen, weil diese Näherungen für die uns interessierenden Zusammenhänge und Probleme völlig ausreichend sind. Bevor wir uns jedoch mit diesen Approximationen näher beschäftigen, sollen einige einfache heuristische Überlegungen zu diesen Fragen der „Quasi-Gleichgewichte“ angestellt werden.

### C. Heuristische Überlegungen zur Lage der „Quasi-Gleichgewichte“

Im Fall fehlender Dominanz in den Genwirkungen der beiden Merkmale „Konkurrenzfähigkeit“ und „Konkurrenzwirkung“ gelten nach den Gleichungen (42) und (43) die folgenden Ungleichungen:

$$Q_2 \geq Q_1 \geq Q_0, \quad \text{falls } \gamma \geq 0 \text{ bzw.} \\ Q_2 \leq Q_1 \leq Q_0, \quad \text{falls } \gamma \leq 0 \quad (51)$$

Die in einem Selektionsschritt durch phänotypische Selektion bewirkte Genfrequenzänderung  $\Delta p$  kann nach Formel (39) dargestellt werden als:

$$\Delta p = \frac{pq}{s} (p(Q_2 - Q_1) + q(Q_1 - Q_0)) \quad (52)$$

Die Quasi-Gleichgewichte liegen also nach (52) und (51) dort, wo sowohl  $Q_2$  und  $Q_1$  als auch  $Q_1$  und  $Q_0$  einander am ähnlichsten sind (wobei diese beiden Q-Differenzen jeweils noch durch die Genfrequenzen  $p$  bzw.  $q$  zu „gewichtet“ sind).

1) Wie aus (42) und (43) folgt, liegen — bei festgehaltenen beliebigen anderen Parametern  $\delta, s, \sigma$  und  $p$  — die beiden Q-Differenzen  $Q_2 - Q_1$  und  $Q_1 - Q_0$  um so näher an Null, je kleiner die Konkurrenzfähigkeit  $\gamma$  ist.

Um Selektionsgewinne in sinnvoller Größenordnung bei phänotypischer Selektion zu erhalten, darf die Konkurrenzfähigkeit also nicht zu klein sein. Dieses Ergebnis leuchtet auch anschaulich unmittelbar ein, denn je kleiner  $\gamma$  ist, um so mehr werden die „wahren“ genotypischen Effekte durch die Konkurrenzeffekte überdeckt und um so uneffektiver kann die angewendete phänotypische Selektion sein. Diese Überlegungen und Schlußfolgerungen gelten

für beliebige Selektionspunkte  $h$ , d. h. es existieren in diesem Fall keine besonders ausgezeichneten „schlimmen“ Selektionsintensitäten (für die  $\Delta p$  besonders klein ist), sondern alle Selektionspunkte und damit alle Selektionsintensitäten sind bei sehr kleinem  $\gamma$  „Quasi-Gleichgewichte“.

2) Neben diesem ersten, etwas unrealistischen, Fall mit sehr kleinem  $\gamma$  kommt man aber auch im allgemeinen Fall mit beliebigem  $\gamma$  aufgrund heuristischer Überlegungen zu Aussagen über die Lage der Quasi-Gleichgewichte.

Wir gehen auch hier wieder so vor (analog zu den Überlegungen des Abschnitts II), daß wir nach den Selektionspunkten  $h$  bzw. den Selektionsintensitäten  $s$  fragen (bei gegebenen Parametern  $p, \gamma, \delta$  und  $\sigma$ ), für die die Genfrequenzänderung  $\Delta p$  möglichst klein wird. Sind diese  $s$  bestimmt, so kann man aus der über diese Minimalbedingung erhaltenen Funktion

$$s = s(p, \gamma, \delta, \sigma) \quad (53)$$

durch Einsetzen bestimmter interessierender Selektionsintensitäten  $s$  und Auflösen der Gleichung (53) nach  $p$  diejenigen Genfrequenzen  $p$  — d. h. die Quasi-Gleichgewichte — bestimmen, für die  $\Delta p$  möglichst klein wird.

Sei  $k_i$ ,  $i = 2, 1, 0$ , die Anzahl verschiedener Mittelwerte von Normalverteilungen des Genotyps  $i$ , die auf der Phänotypenskala oberhalb von  $h$  (d. h. im selektierten Teil  $S$ ) gelegen sind. Wie man sehr leicht aus Tabelle 2 herleiten kann, bestehen im Fall rein additiver Genwirkung in den beiden Merkmalen  $F$  und  $W$  die Ungleichungen:

$$k_2 \geq k_1 \geq k_0 \text{ (in den Fällen } \gamma > 0, \delta > 0 \text{ und } \gamma > 0, \delta < 0\text{)} \quad (54)$$

$$k_0 \geq k_1 \geq k_2 \text{ (in den Fällen } \gamma < 0, \delta > 0 \text{ und } \gamma < 0, \delta < 0\text{)}$$

Die beiden in (52) auftretenden Q-Differenzen  $Q_2 - Q_1$  und  $Q_1 - Q_0$  sind einander am ähnlichsten, wenn die Beziehung gilt:

$$k_2 = k_1 = k_0 \quad (55)$$

Diese Gleichheitsrelation (55) ist jedoch nur im Intervall  $0 < |z| < 0,50$ , d. h. im Bereich der größten Konkurrenzvarianz, möglich. (Siehe HÜHN 1969, HÜHN 1970 a-d.)

Auch dieses kann man sehr leicht anhand von Tabelle 2 über die verschiedenen möglichen phänotypischen Rangfolgen der siebenundzwanzig Normalverteilungsmittelwerte einsehen: Im Fall  $0 < |z| < 0,50$  folgen in der phänotypischen Rangfolge der  $\mu_{ij}$  die nachstehenden drei — zum selben  $v$  gehörenden — Mittelwerte jeweils im Abstand  $\gamma$  aufeinander:

$v = 0$  liefert die drei ersten Phänotypen-Mittelwerte, dann folgt für  $v = 1$  im Abstand  $|\delta - 2\gamma|$  die nächste Gruppe von drei Normalverteilungen usw. — bis  $v = 8$ . Es existieren also insgesamt neun solche Dreiergruppen.

Nur im Intervall  $0 < |z| < 0,50$ , d. h. im Bereich großer Konkurrenzvarianz, ist die Bedingung  $k_2 = k_1 = k_0 = k$  erfüllt. Es sind hierfür dann die Werte  $k = 1, 2, \dots, 9$  möglich, also:

$$k \equiv v \pm 1 \text{ für } v = 0, 1, 2, \dots, 8 \quad (57)$$

Im Gegensatz zu den Überlegungen in Abschnitt II sind durch (57) nun aber nicht die Selektionspunkte  $h$  und damit die Selektionsintensitäten  $s$  und schließlich auch die Genfrequenzen  $p$  festgelegt, für die  $\Delta p$  minimal ist. Aufgrund heuristischer Überlegungen kann man aber folgern, daß die Selektionspunkte  $h$  für die Quasi-Gleichgewichte (nach (53)) entweder in den Intervallen

$$\begin{aligned}
 & [\gamma + (4 - v - 1) \delta + K, -\gamma + (4 - v) \delta + K] \\
 & \text{für } v = 0, 1, 2, \dots, 7 \\
 & [0, -\gamma + (4 - v) \delta + K] \\
 & \text{für } v = 8
 \end{aligned} \tag{58}$$

oder aber „in der Nähe dieser Intervallgrenzen“ liegen werden, da ja die „Gewichtung“ durch die Genfrequenzen noch berücksichtigt werden muß.

Diese heuristischen Überlegungen und die daraus gezogenen Schlußfolgerungen sind um so richtiger, je weiter die zuvor beschriebenen (jeweils zum gleichen  $\nu$  gehörenden) Dreiergruppen von Normalverteilungen voneinander entfernt liegen. Diese Dreiergruppen sind nun aber um so deutlicher voneinander getrennt, je höher die Konkurrenzwirkung  $\delta$  ist bzw. je mehr  $\delta$  gegenüber  $\gamma$  überwiegt und je kleiner die Umweltvarianz  $\sigma^2$  ist.

Wird mit den — durch die zuvor in (58) angegebenen Selektionspunkte bestimmten — Selektionsintensitäten phänotypisch selektiert, so ist die durch Selektion erzielte Genfrequenzänderung  $\Delta p$  und damit (nach (10)) auch der Selektionsgewinn  $\Delta M$  um so kleiner, je größer die Konkurrenzwirkung  $\delta$  in ihrem numerischen Wert ist (bei festen anderen Parametern  $\gamma$ ,  $\sigma$  und  $p$ ). Durch die Kombination von (58) mit (53) und durch Auflösen dieser letzten Gleichung nach  $p$  — für bestimmte für die züchterische Praxis interessierende Selektionsintensitäten  $s$  — erhält man somit Aussagen über die Lage der Quasi-Gleichgewichte.

Diese soeben nur kurz angedeuteten Untersuchungsmöglichkeiten sollen in der vorliegenden Arbeit jedoch explizit nicht weiter durchgeführt werden, denn nach diesen einfachen heuristischen Überlegungen und Schlußfolgerungen wollen wir nun zu exakteren Abschätzungen und Approximationen für die durch phänotypische Selektion bewirkte Genfrequenzänderung und damit nach (10) auch für den Selektionsgewinn übergehen.

#### D. Gröbere Abschätzungen der Genfrequenzänderung

Zu einer einfachen Abschätzung der Lage des Selektionspunktes  $h$  auf der Phänotypenskala kommt man über die Ungleichung von CANTELLI (siehe: MORGESTERN 1968):

Nach dieser Ungleichung gilt für die Verteilungsfunktion  $F(x)$  einer Zufallsvariablen mit dem Mittelwert  $m$  und der Varianz  $\sigma_0^2$  die Beziehung:

$$F(a) \geq \frac{(a-m)^2}{\sigma_0^2 + (a-m)^2} \quad \text{für } a > m \quad (59)$$

$$F(a) \leq \frac{\sigma_0^2}{\sigma_0^2 + (a - m)^2} \quad \text{für } a < m \quad (60)$$

Setzen wir in diesen Formeln für  $F$  die Verteilungsfunktion der Gesamthäufigkeitsverteilung nach (33) ein, für  $a = h$  den Selektionspunkt auf der phänotypischen Skala und für  $m$  und  $\sigma_0^2$  die für  $f(x)$  geltenden Werte nach (34) und (35), so erhält man aus (59) nach einigen Umformungen die folgende Abschätzung für die Lage des Selektionspunktes  $h$ :

$$h \leq (p - q)(\gamma - 4\delta) + \sqrt{\frac{1-s}{s} \left( \sigma^2 + 2pq(\gamma^2 + 4\delta^2) \right)} \quad (61)$$

(Dabei ist  $h$  wieder als Abweichung von  $K$  gemessen.)

Bei der Ableitung der Formel (61) wurde  $h > \mu_{\text{ges}}$  vorausgesetzt, d. h. es wurde die erste der beiden angegebenen Ungleichungen von CANTELLI benutzt.

Im gesamten uns interessierenden biologischen Bereich dürfte diese Beziehung  $h > \mu_{\text{ges}}$  jedoch stets erfüllt sein, da nur solche Selektionsintensitäten für die züchterische Praxis eine Bedeutung haben, die — wegen der in den Abschnitten I und II diskutierten Zusammenhänge — nicht zu klein sind;  $s$  muß jedoch — sowohl aus praktischen als auch theoretischen Erwägungen — mindestens so groß sein, daß der Selektionspunkt  $h$  auf der Phänotypenskala über dem Mittelwert der Population liegt.

Gilt die Beziehung

$$\sigma_{\text{ges}}^2 + \mu_{\text{ges}}^2 > h \mu_{\text{ges}} \quad (62)$$

so erhält man die gegenüber (61) günstigere Abschätzung (siehe MORGESTERN 1968):

$$h \leq \frac{(p - q)(\gamma - 4\delta) + K}{s} \quad (63)$$

(Hierbei ist  $h$  nicht als Abweichung von  $K$ , sondern absolut gemessen.)

Diese Abschätzungen (61) bzw. (63) für die Größe  $h$  sind dann von besonderer Bedeutung, wenn man die durchzuführende phänotypische Selektion nicht so sehr von einer vorgegebenen Selektionsintensität  $s$  ausgehend ansieht, sondern wenn man von dem kleinsten gerade noch zu selektierenden phänotypischen Wert ausgeht.

Beide Selektionsverfahren, also

- 1) Selektion der 100  $s\%$  phänotypisch besten Individuen des zugrundeliegenden Pflanzenbestandes oder
- 2) Selektion aller Individuen des Bestandes, die in ihrem phänotypischen Wert über irgendeiner bestimmten Schranke liegen (wobei diese Schranke meistens als ein bestimmter Prozentsatz des Populationsmittelwertes festgelegt wird)

kommen in der pflanzenzüchterischen Praxis nebeneinander zur Anwendung (siehe z. B. EDWARDS 1956).

Mit Hilfe der Abschätzungen (61) bzw. (63) für  $h$  kann man nun aber auch in die  $\Delta p$ -Gleichung (46) eingehen und  $h$  dort eliminieren. Man kommt auf diese Weise zu Ungleichungen über die Genfrequenzänderung  $\Delta p$ . Da dieser Weg jedoch sehr aufwendig ist und auch nur relativ grobe Abschätzungen liefert, werden wir in der vorliegenden Arbeit andere Methoden anwenden (siehe: Kapitel III E).

Der einfacheren Schreibweise wegen führen wir zunächst die üblichen Bezeichnungen für das Integral und die Ordinate der standardisierten Normalverteilung ein:

$$\Phi(z) = \int_{-\infty}^z \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{x^2}{2}} dx \quad \text{und} \quad \varphi(z) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{z^2}{2}} \quad (64)$$

Nach dem sogenannten ersten Mittelwertsatz der Integralrechnung erhält man aus (46):

$$\Delta p = \frac{pq}{s} \left[ \sum_{v=0}^8 \left( \frac{8}{v} \right) q^{8-v} p^v \left( \frac{p}{\sigma} \varphi(\zeta v) + \frac{q}{\sigma} \varphi(\zeta v^*) \right) \right] \quad (65)$$

Dabei sind  $\zeta v$  bzw.  $\zeta v^*$  geeignete Werte aus den abgeschlossenen Intervallen

$$\zeta v \in \left[ \frac{h - (\gamma + (4 - v)\delta + K)}{\sigma}, \frac{h - ((4 - v)\delta + K)}{\sigma} \right] \quad (66)$$

$$\zeta v^* \in \left[ \frac{h - ((4 - v)\delta + K)}{\sigma}, \frac{h - (-\gamma + (4 - v)\delta + K)}{\sigma} \right] \quad (67)$$

Aus der Gleichung (65) folgt durch einfaches Ausklammern:

$$\Delta p = \frac{pq\gamma}{s\sigma} \left[ \sum_{v=0}^8 \left( \frac{8}{v} \right) q^{8-v} p^v \left( p \varphi(\zeta v) + q \varphi(\zeta v^*) \right) \right] \quad (68)$$

Da  $\varphi(\zeta v) \leq (V2\pi)^{-1}$  und auch  $\varphi(\zeta v^*) \leq (V2\pi)^{-1}$  (für alle  $v$ )

erhält man aus Gleichung (68) — wegen  $\sum_{v=0}^8 \left( \frac{8}{v} \right) q^{8-v} p^v = 1$

und  $p + q = 1$  — folgende nützliche Abschätzung der Genfrequenzänderung bei phänotypischer Selektion:

$$\Delta p \leq \frac{pq\gamma}{s\sigma \sqrt{2\pi}} = 0,4 \cdot \frac{pq\gamma}{s\sigma} \quad (69)$$

Diese Ungleichung zeigt, daß die in einem Selektionsschritt erzielte Genfrequenzänderung  $\Delta p$  und damit — nach (10) — auch der Selektionsgewinn  $\Delta M$  um so kleiner ist, je größer die Umweltvarianz  $\sigma^2$ , je geringer die Selektionsintensität  $s$  und je kleiner die Konkurrenzfähigkeit  $\gamma$  ist.

Dieses Ergebnis demonstriert zugleich die Bedeutung der benutzten Parameter für die phänotypische Selektion: Die Konkurrenzwirkungsparameter kommen in dieser  $\Delta p$ -Ungleichung (69) überhaupt nicht vor; dafür ist diese Abschätzung doch noch zu grob. Aber die Konkurrenzfähigkeit tritt auch schon in dieser ersten Abschätzung als Proportionalitätsfaktor auf. Diese Bedeutsamkeit des Parameters  $\gamma$  für den Selektionsgewinn bei phänotypischer Selektion ist auch direkt aus der Tabelle 2 einzusehen: Je kleiner  $\gamma$  ist, um so mehr überlappen sich ja die zum gleichen  $j$  gehörenden drei Normalverteilungen, d. h. aber auch, um so weniger effektiv kann dann eine phänotypische Selektion sein.

In den Abbildungen 1a bis 1d sind die Werte des Ausdrucks  $0,4 \cdot \frac{pq\gamma}{s\sigma}$  (auf der Ordinatenachse) für verschiedene Selektionsintensitäten  $s$  (30%, 20%, 10%, 5%) und verschiedene  $\gamma$ -Werte (0,1; 0,3; 0,5; 1,0; 1,5; 2,0) bei variablem  $p$  (auf der Abszissenachse) graphisch dargestellt.

Die Aussage der Ungleichung (69) ist trivial, wenn  $0,4 \cdot \frac{pq\gamma}{s\sigma}$  größer als Eins ist, d. h. bei kleiner Umweltvarianz, großer Konkurrenzfähigkeit und sehr hohen Selektionsintensitäten. (Siehe Abbildungen 1a — 1d.) In der züchterischen Praxis hat man es jedoch meist mit großen Umweltvarianzen und kleinen Konkurrenzfähigkeitenparametern zu tun, jedenfalls ist in den weitaus meisten Fällen  $\sigma > \gamma$ . Auch extrem hohe Selektionsintensitäten sind in der Praxis kaum zu verwenden, da man dort stets Populationen begrenzten Umfangs vorliegen hat, in denen Zufallswirkungen eine große Rolle spielen können. Wie in Abschnitt II ausgeführt wurde, können in einem solchen Fall zu hohe Selektionsintensitäten zu Inzuchtgraden in der selektierten Population mit züchterisch äußerst unerwünschten Wirkungen führen.

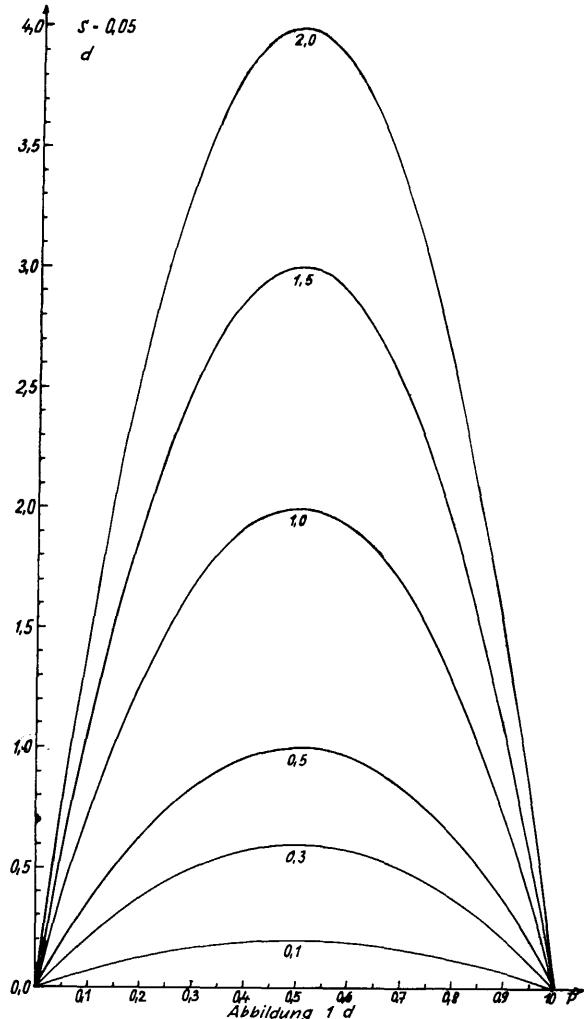
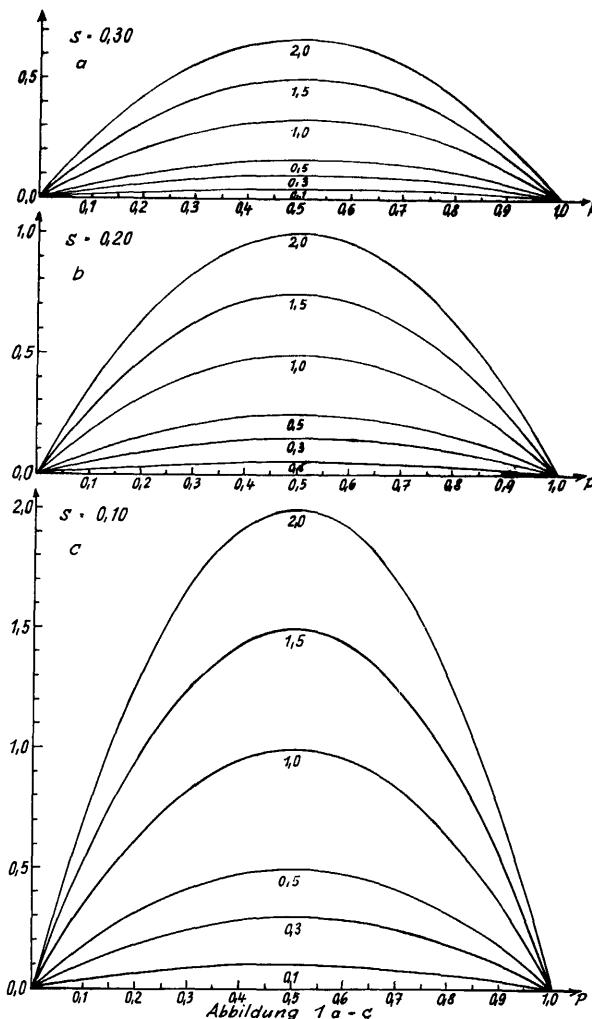
Wie die Abbildungen 1a — 1d zeigen, liefert die Ungleichung (69) auch für  $\gamma \geq \sigma$  nichttriviale Abschätzungen für die durch phänotypische Selektion in einem Selektionsschritt bewirkte Genfrequenzänderung, falls die Selektionsintensität nicht zu hoch ist. Je mehr  $\sigma$  gegenüber  $\gamma$  überwiegt, um so kleiner werden die durch (69) bestimmten Schranken für  $\Delta p$ . Für feste, aber beliebige Parameter  $s$ ,  $\gamma$  und  $\sigma$  ist diese Schranke am kleinsten bei sehr kleinen und sehr großen Genfrequenzen, und sie ist größer bei mittleren Genfrequenzen, d. h. bei nicht zu sehr verschiedenen Genfrequenzen  $p$  und  $q$  der beiden Allele A und a (Maximum bei  $p = q = 0,50$ ).

Für weitere Einzelheiten der Ungleichung (69) und die Diskussion verschiedener numerischer Fälle sei auf die Abbildungen 1a — 1d verwiesen.

Wird

$$\varepsilon = 0,4 \cdot \frac{pq\gamma}{s\sigma} \quad (70)$$

gesetzt und wählt man für die numerische Größe von  $\varepsilon$  die Größe der Genfrequenzänderungen, die unter den gegebenen Verhältnissen der zugrundeliegenden Population durch „genetic drift“ hervorgerufen werden können, so erhält



Abbildungen 1a—1d. — Graphische Darstellung der Funktion  $0,4 \cdot \frac{pq\gamma}{s\sigma}$  für verschiedene Selektionsintensitäten  $s$  (30%, 20%, 10%, 5%), verschiedene  $\frac{\gamma}{\sigma} = \gamma^*$ -Werte (0,1; 0,3; 0,5; 1,0; 1,5; 2,0) und variablem  $p$ .

(Graphical representation of the function  $0,4 \cdot \frac{pq\gamma}{s\sigma}$  for different selection intensities  $s$  (30%, 20%, 10%, 5%), different  $\frac{\gamma}{\sigma} = \gamma^*$ -values (0,1; 0,3; 0,5; 1,0; 1,5; 2,0) and variable  $p$ ).

man durch Auflösung der Gleichung (70) nach  $p$  die Genfrequenzen  $p$ , für die gilt:

$$\Delta p \leq \varepsilon \quad (71)$$

d. h. aber, diese Genfrequenzen können — je nach der Richtung der Genfrequenzänderung durch „genetic drift“ — Quasi-Gleichgewichte in dem zuvor definierten Sinne sein.

Für diese  $p$  folgt aus (70):

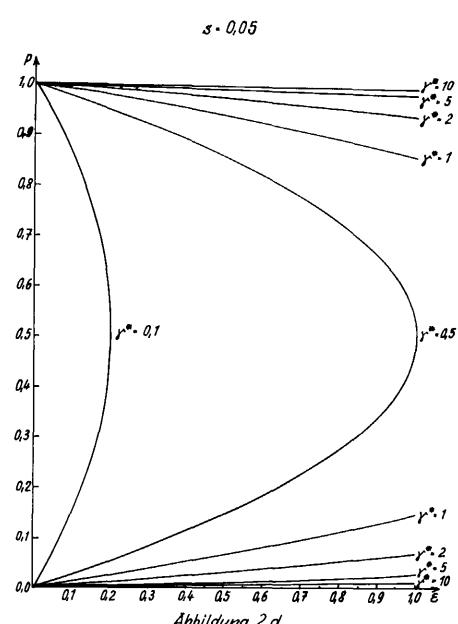
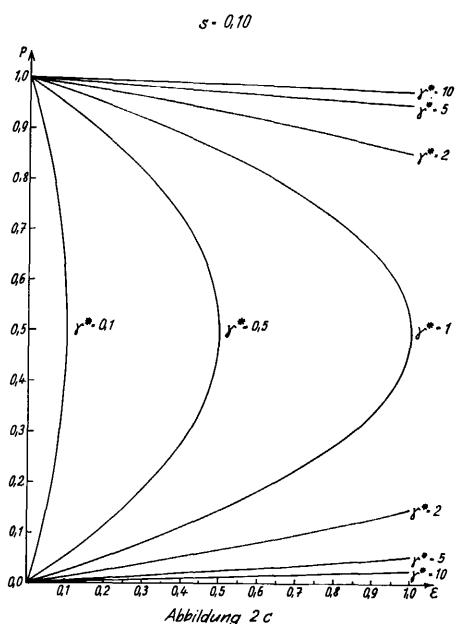
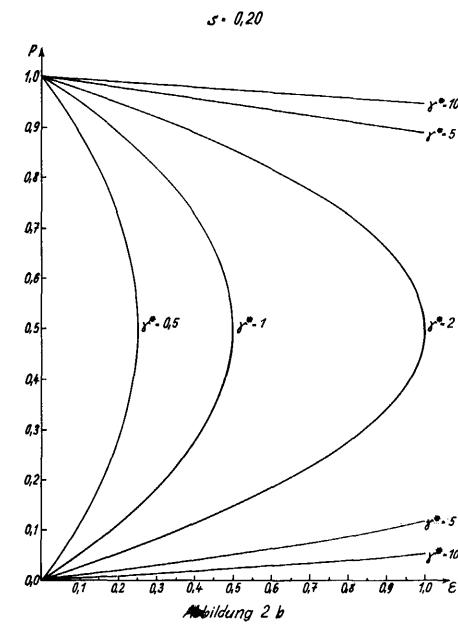
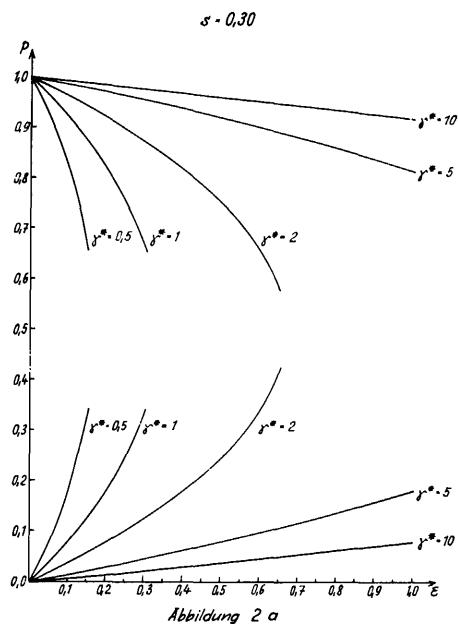
$$p = \frac{1}{2} \left( 1 \pm \sqrt{1 - \frac{10 \varepsilon s \sigma}{\gamma}} \right) \quad (72)$$

$p$ -Werte mit  $0 \leq p \leq 1$ , die die Gleichung (72) erfüllen, können also Quasi-Gleichgewichte sein, falls für das  $\varepsilon$  in (72) die durch „genetic drift“ bedingte Genfrequenzänderung in der untersuchten Population eingesetzt worden ist.

In den Abbildungen 2a — 2d sind die  $p$ -Werte nach Formel (72) (auf der Ordinatenachse) für verschiedene Selektionsintensitäten (30%, 20%, 10%, 5%) und verschiedene  $\gamma^* = \frac{\gamma}{\sigma}$ -Werte (0,1; 0,3; 1; 2; 5; 10) bei variablem  $\varepsilon$  (auf der Abszissenachse) graphisch dargestellt.

Aus diesen Abbildungen folgt:

- Bei konstanter Selektionsintensität verschieben sich die zu den verschiedenen  $\gamma^*$  gehörenden Kurven mit wachsendem  $\gamma^*$  zu größeren bzw. kleineren  $p$ -Werten hin. Dabei existieren für beliebige Selektionsintensitäten und genügend große  $\gamma^*$ -Werte zu allen  $\varepsilon$ 's des in Frage kommenden Bereiches  $0 \leq \varepsilon \leq 1$  jeweils zwei  $p$ -Werte nach Gleichung (72). Bei kleineren  $\gamma^*$ -Werten sind solche  $p$ -Werte nur für kleinere  $\varepsilon$ -Werte möglich; doch wird dieser  $\varepsilon$ -Bereich mit wachsender Selektionsintensität (für irgendein bestimmtes festes  $\gamma^*$ ) stets größer.
- Mit steigender Selektionsintensität verschieben sich die zu einem bestimmten  $\gamma^*$  gehörenden Kurven jeweils zu größeren bzw. kleineren  $p$ -Werten als auch zu größeren  $\varepsilon$ -Werten hin.
- Bei kleinerer Selektionsintensität (z. B.  $s = 0,30$ ) und kleineren  $\gamma^*$ -Werten existiert um  $p = 0,5$  ein mittlerer  $p$ -Genfrequenzbereich, in dem die  $p$ -Kurven unterbrochen sind, wo also keine  $p$ -Werte nach Gleichung (72) auftreten können. Mit steigender Selektionsintensität



Abbildungen 2a—2d. — Graphische Darstellung der p-Werte nach Formel (72) für verschiedene Selektionsintensitäten  $s$  (30%, 20%, 10%, 5%), verschiedene  $\frac{\gamma}{\sigma} = \gamma^*$ -Werte (0,1; 0,5; 1; 2; 5; 10) und variablem  $\varepsilon$ .

(Graphical representation of the p-values from formula (72) for different selection intensities  $s$  (30%, 20%, 10%, 5%), different  $\frac{\gamma}{\sigma} = \gamma^*$ -values (0,1; 0,5; 1; 2; 5; 10) and variable  $\varepsilon$ ).

(Graphical representation of the p-values from formula (72) for different selection intensities  $s$  (30%, 20%, 10%, 5%), different  $\frac{\gamma}{\sigma} = \gamma^*$ -values (0,1; 0,5; 1; 2; 5; 10) and variable  $\varepsilon$ ).

ergeben sich jedoch — zu denselben  $\gamma^*$ -Werten — auch in diesem mittleren p-Bereich — Werte nach (72), und die p-Kurven sind dann wieder geschlossen.

Für zusätzliche Einzelheiten der Gleichung (72) sowie für die weitere Untersuchung der Zusammenhänge von „genetic drift“ und den Parametern  $p$ ,  $s$ ,  $\sigma$  und  $\gamma$  sei auf die Abbildungen 2a—2d verwiesen.

Allen diesen Überlegungen liegt die relativ grobe  $\Delta p$ -Abschätzung (69) zugrunde. Selbstverständlich lassen sich sämtliche Ergebnisse und Schlußfolgerungen über diese Beziehungen zwischen der „genetic drift“ und den Bestan-

des- und Selektionsparametern wesentlich verbessern und verschärfen durch die Verwendung einer exakteren  $\Delta p$ -Abschätzung. Dieses wird in den folgenden Kapiteln geschehen.\*)

### Zusammenfassung von Teil 2

Im eigentlichen Hauptteil der vorliegenden Arbeit — dem gegenüber Abschnitt II realistischeren Fall beliebiger

\*). Sie werden in weiteren Heften dieser Zeitschrift publiziert.

Umweltvarianz — wird zunächst in Kapitel IIIB gezeigt, daß in diesem Fall (aus gewissen mathematisch-theoretischen Gründen) keine „exakten“ nichttrivialen Gleichgewichte  $\Delta p = 0$  existieren können, daß es jedoch  $p$ -Werte, „Quasi-Gleichgewichte“ genannt, geben kann, die für die praktische züchterische Anwendung dieselbe Bedeutung wie „echte“ Gleichgewichte haben (siehe Kap. IIIB). Eine exakte und allgemeingültige explizite Formel für die Genfrequenzänderung  $\Delta p$  kann relativ einfach abgeleitet werden, doch erweist sie sich wegen des Auftretens nicht elementar auswertbarer Integrale als für die praktische Anwendung zu ungeeignet (Formeln (46) bis (50)).

Anschließend werden in dem vorliegenden 2. Teil der Arbeit einfache heuristische Überlegungen zur Lage der „Quasi-Gleichgewichte“ (Kap. IIIC) angestellt.

Zur weiteren Untersuchung der Wirksamkeit der phänotypischen Selektion in Pflanzenbeständen mit Konkurrenzeffekten und beliebiger sonstiger Umweltvarianz werden zunächst erste Abschätzungen sowohl über die Lage des Selektionspunktes auf der phänotypischen Skala (bei vorgegebener Selektionsintensität) als auch gröbere Abschätzungen der in einem Selektionsschritt bei phänotypischer Selektion erzielten Genfrequenzänderung  $\Delta p$  formelmäßig abgeleitet und zum Teil graphisch dargestellt (Abb. 1a—1d). Die Abhängigkeit der Genfrequenzänderung  $\Delta p$  von den übrigen Parametern sowie die Zusammenhänge mit den Genfrequenzänderungen durch „random genetic drift“ werden dabei diskutiert (siehe hierzu auch: Abb. 2a—2d).

**Schlagworte zu Teil 2:** Konkurrenz; phänotypische Selektion; populationsgenetische Gleichgewichte; „genetic drift“; Genfrequenzänderung und Selektionsgewinn bei positiver Massenauslese.

### Summary of part 2

#### *Population genetic studies on phenotypic selection in plant stands with competition*

In the main part of the present paper (that's the case of arbitrary environmental variance, which is much more realistic than the studies in chapter II) at first it is shown in chapter IIIB, that — because of certain mathematical-theoretical reasons — in this case there cannot exist “exact” nontrivial equilibria  $\Delta p = 0$ . But  $p$ -values, in the present paper named “quasi-equilibria”, can exist, which have the same importance for the practical and breeding application as “exact” equilibria (see: chapter IIIB). An exact and explicit formula for the change of gene-fre-

quency  $\Delta p$  caused by phenotypic selection in one step of selection, which is of general validity, can be obtained in a relatively simple manner, but this formula is too unfit for practical application because in this explicit formula there appear some integrals which cannot be elementary solved (formulae (46) — (50)).

Finally, in the present second part of the paper some simple heuristic considerations on the position of the “quasi-equilibria” (chapter IIIC) are given.

To study the efficiency of phenotypic selection in plant stands with competitive effects and arbitrary other environmental variance (see: the previously published part 1 of this paper in *Silvae Genetica* 22, 1973), some rough estimates of the location of the point of selection on the phenotypic scale (with given selection intensity) as well as some estimates of the change in gene-frequency  $\Delta p$ , which is reached in one step of phenotypic selection are derived and graphically represented (fig. 1a—1d). The dependence of the change in gene frequency  $\Delta p$  on the other parameters and the relations with changes in gene-frequency caused by “random genetic drift” are discussed (see: fig. 2a—2d).

### Literaturverzeichnis zu Teil 2

- EDWARDS, M. V.: The Design, Layout and Control of Provenance Experiments. *Zeitschrift für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung* 5, 169—180 (1956). — HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen. I. Modifikation der Methode von SAKAI zur Schätzung der genetischen-, Umwelt- und Konkurrenzvarianz einer Population. *Silvae Genetica* 18, 186—192 (1969). — HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen. II. Darstellung des Untersuchungsmodells und Ableitung einiger Beziehungen über Konkurrenzvarianzen und Heritabilitäten. *Silvae Genetica* 19, 22—31 (1970). — HÜHN, M.: Probleme der phänotypischen Selektion in Pflanzenbeständen mit Konkurrenz. Colloquium on the Application of Quantitative Genetics in Forest Tree Breeding der “Working Group on Quantitative Genetics” (IUFRO-section 22); Brünn/CSSR, University of Agriculture (Faculty of Forestry). Abstracts-Volume 24—28, 1970. — HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen. III. Das Korrelationsmuster eines Bestandes. *Silvae Genetica* 19, 77—89 (1970). — HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen. IV. Probleme der optimalen Parzellengröße in Feldversuchen. *Silvae Genetica* 19, 151—164 (1970). — MORGENTERN, D.: Einführung in die Wahrscheinlichkeitsrechnung und mathematische Statistik. (Die Grundlehren der mathematischen Wissenschaften in Einzeldarstellungen. Band 124). Springer-Verlag Berlin — Heidelberg — New York; 2. verbesserte Auflage 1968.