

The present paper, based on investigations during 1967—72, provides further evidence that natural pollination in teak is undertaken by insects. Observations point to two Apidae-species (*Heriades parvula* and *Ceratina hieroglyphica*) as important pollinators.

The larvae of *Pagida salvaris* (Pyralidae) caused severe losses of teak flower buds during 1969—71, while infestation in 1972 was considerably reduced.

The fertilization percentage after natural pollination is generally low (0.4%—1.3%—5.1%). The low percentage of flowers developing into fruits is ascribed to an insufficient number of pollinating insects.

Success of controlled handcrosspollinations was c. 6%—c. 20%—c. 60%. With large scale crossing series in mind the very slow procedure for controlled pollination described by BRYNDUM & HEDEGART (1969) should be drastically simplified by omission of emasculation and even isolation. Omission of emasculation is justified by the risk of damaging the style during the operation and the high degree (c. 96%—100%) of self-incompatibility. Omission of the slow isolation procedure increases the number of flowers

handled from about 140 to c. 2000 per inflorescence, and from 50—80 to at least 1000 per man/day. This great increase in number of flowers handled—and consequently fruits harvested—justifies acceptance of 0.4%—1.3%—5.1% contamination by natural agents. Handpollination of all open flowers during the most favourable pollination period will reduce contamination.

The optimum period for pollination is found to be 11.30 to 13.00 hours.

Fruits grow to full size about 50 days after pollination, but are not sufficiently ripe until 120—200 days after pollination. At this time (January—February) fruits may still be hand picked from the trees.

Key words: *Tectona grandis*, teak, pollination, breeding.

References

- BRYNDUM, K., and HEDEGART, T.: Pollination of teak (*Tectona grandis* L.). *Silvae Genetica* 18, Heft 3 (1969). — FAEGRI, K., and PIJL, L. VAN DER: The principles of pollination ecology. London 1966. — GROUT, ROY A.: The hive and the honey bee. Illinois 1949. — SMITH, FRANCIS G.: Beekeeping in the tropics. London 1960.

Aus dem Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung der Christian-Albrechts-Universität Kiel
und

dem Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung Schmalenbeck der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft

Populationsgenetische Untersuchungen zur phänotypischen Selektion in Pflanzenbeständen mit Konkurrenz*)

Teil 3

Von M. HÜHN**) (Eingegangen im März 1973)

III. E. Approximationsansatz über Taylorreihen

a) Allgemeiner Ansatz

Im Gegensatz zu den doch relativ groben Abschätzungen (69) und (72) kommt man zu wesentlich genaueren Approximationen der durch phänotypische Selektion bewirkten Genfrequenzänderung Δp über die Anwendung von Taylorreihen und den daraus zu erhaltenden Näherungen durch Abbrechen dieser Reihen nach dem linearen bzw. dem quadratischen Glied.

Die exakte Formel für Δp war nach (46):

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

Für die in obiger Summe auftretenden beiden Integrale kann man unter Verwendung der üblichen Beziehungen (siehe (64)) schreiben:

$$\begin{aligned} h - ((4-v)\delta + K) & \int_{-\infty}^{\sigma} \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{z^2}{2}} dz \\ h - (y + (4-v)\delta + K) & \int_{-\infty}^{\sigma} \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{z^2}{2}} dz \\ = \Phi\left(\frac{h - ((4-v)\delta + K)}{\sigma}\right) - \Phi\left(\frac{h - (y + (4-v)\delta + K)}{\sigma}\right) \end{aligned} \quad (74)$$

$$\left. \begin{aligned} h - (-y + (4-v)\delta + K) & \int_{-\infty}^{\sigma} \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{z^2}{2}} dz \\ h - ((4-v)\delta + K) & \int_{-\infty}^{\sigma} \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{z^2}{2}} dz \end{aligned} \right\} \quad (73)$$

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

**) Anschrift des Verfassers:
Doz. Dr. MANPRED HÜHN, Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung der Christian-Albrechts-Universität Kiel, 2300 Kiel, Neue Universität/Haus 41, Olshausenstraße 40—60, BRD.

$$\frac{h - (-\gamma + (4-v)\delta + K)}{\int_{-\infty}^{\sigma} \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{z^2}{2}} dz} = \Phi\left(\frac{h - ((4-v)\delta + K)}{\sigma}\right) - \Phi\left(\frac{h - (-\gamma + (4-v)\delta + K)}{\sigma}\right) \quad (75)$$

$$= \Phi\left(\frac{h - ((4-v)\delta + K)}{\sigma}\right) - \Phi\left(\frac{h - ((4-v)\delta + K)}{\sigma}\right)$$

Setzt man nun der kürzeren Schreibweise wegen:

$$\frac{h - ((4-v)\delta + K)}{\sigma} = t_v \text{ und } \gamma^* = \frac{\gamma}{\sigma}$$

so folgt für die Genfrequenzänderung Δp aus Gleichung (73):

$$\Delta p = \frac{pq}{s} \left[\sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p v \{ p(\Phi(t_v) - \Phi(t_v - \gamma^*)) + q(\Phi(t_v + \gamma^*) - \Phi(t_v)) \} \right] \quad (76)$$

und nach Zusammenfassen ergibt sich daraus:

$$\Delta p = \frac{pq}{s} \left[\sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p v \{ (p-q)\Phi(t_v) + q\Phi(t_v + \gamma^*) - p\Phi(t_v - \gamma^*) \} \right] \quad (77)$$

Für die in Formel (77) auftretenden beiden Φ -Funktionswerte erhält man nach der TAYLOR'schen Formel die folgenden Reihenentwicklungen:

$$\Phi(t_v + \gamma^*) = \Phi(t_v) + \gamma^* \Phi^{(1)}(t_v) + \frac{(\gamma^*)^2}{2!} \Phi^{(2)}(t_v) + \dots + \frac{(\gamma^*)^n}{n!} \Phi^{(n)}(t_v) + R^+ = \sum_{r=0}^{\infty} \frac{(\gamma^*)^r}{r!} \Phi^{(r)}(t_v) \quad (78)$$

$$\Phi(t_v - \gamma^*) = \Phi(t_v) - \gamma^* \Phi^{(1)}(t_v) + \frac{(\gamma^*)^2}{2!} \Phi^{(2)}(t_v) - \dots + \frac{(\gamma^*)^n}{n!} \Phi^{(n)}(t_v) + R^- = \sum_{r=0}^{\infty} \frac{(-1)^r (\gamma^*)^r}{r!} \Phi^{(r)}(t_v) \quad (79)$$

Dabei ist mit $\Phi^{(r)}(t_v)$ die r-te Ableitung der Funktion Φ an der Stelle t_v bezeichnet; R^+ und R^- sind jeweils die Restglieder der betreffenden Reihen.

In der vorliegenden Arbeit soll weder auf Konvergenzuntersuchungen noch auf Restgliedabschätzungen dieser beiden Reihen eingegangen werden; hierfür sei auf die mathematische Spezialliteratur verwiesen (z. B. KENDALL Vol. 1 (1952) oder COURANT (1955)).

Eine notwendige Voraussetzung für die Brauchbarkeit der über diese Reihenentwicklungen (78) und (79) erhaltenen Approximationen ist lediglich, daß γ^* nicht zu groß sein darf, d. h. aber, daß eine — gegenüber den Konkurrenzfähigkeitsfaktoren — „genügend große“ Umweltvarianz existieren muß. Gerade diese Situation ist aber der Normalfall in dem uns interessierenden biologischen Bereich.

Sollte diese Voraussetzung „genügend große Umweltvarianz“ jedoch einmal ausnahmsweise nicht erfüllt sein, dann sind aber auch alle Überlegungen und Ansätze dieses Abschnitts III zum großen Teil überflüssig, da ja in einem solchen Fall die Umweltvarianz als einer der wesentlichsten Störfaktoren bei der phänotypischen Selektion entfällt. In diesem eventuell auftretenden Fall „kleine Umweltvarianz“ gelten dann die in Abschnitt II abgeleiteten Ergebnisse.

Wir können daher bei allen folgenden Untersuchungen ohne Beschränkung der Allgemeinheit voraussetzen, daß γ^* „genügend klein“ ist, daß also die „reine“ Umweltvarianz

des zugrundeliegenden Bestandes (verglichen mit der Konkurrenzfähigkeit γ) „genügend groß“ ist.

Aus den Gleichungen (78) und (79) folgt:

$$\Phi(t_v + \gamma^*) = \Phi(t_v) + \frac{\gamma}{\sigma} \sum_{r=1}^{\infty} \frac{(\gamma^*)^{r-1}}{r!} \Phi^{(r)}(t_v) \quad (80)$$

$$\Phi(t_v - \gamma^*) = \Phi(t_v) + \frac{\gamma}{\sigma} \sum_{r=1}^{\infty} \frac{(-1)^r (\gamma^*)^{r-1}}{r!} \Phi^{(r)}(t_v) \quad (81)$$

Nach Einsetzen dieser beiden Formeln (80) und (81) in die allgemeine Δp -Gleichung (77) erhält man nach einigen Umformungen:

$$\Delta p = \frac{pq\gamma}{s\sigma} \left[\sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p v \left\{ q \sum_{r=1}^{\infty} \frac{(\gamma^*)^{r-1}}{r!} \Phi^{(r)}(t_v) - p \sum_{r=1}^{\infty} \frac{(-1)^r (\gamma^*)^{r-1}}{r!} \Phi^{(r)}(t_v) \right\} \right] \quad (82)$$

Für die Ableitungen $\Phi^{(r)}(t_v)$ der Funktion Φ an der Stelle t_v können folgende Ausdrücke geschrieben werden (siehe z. B. KENDALL Vol. 1, 1952):

$$\Phi^{(r)}(t_v) = (-1)^{r-1} H_{r-1}(t_v) \varphi(t_v) \quad (83)$$

Darin sind die H_{r-1} die HERMITE-TSCHEBYSCHEFF-Polynome vom Grad $r-1$.

Durch Einsetzen von (83) in (82) folgt:

$$\Delta p = \frac{pq\gamma}{s\sigma} \left[\sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p v \left\{ p \sum_{r=1}^{\infty} \frac{(\gamma^*)^{r-1} H_{r-1}(t_v) \varphi(t_v)}{r!} + q \sum_{r=1}^{\infty} \frac{(-1)^{r-1} (\gamma^*)^{r-1} H_{r-1}(t_v) \varphi(t_v)}{r!} \right\} \right] \quad (84)$$

und daraus erhält man unter Verwendung von $p+q=1$:

$$\Delta p = \frac{pq\gamma}{s\sigma} \left[\sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p v \varphi(t_v) \left\{ \sum_{f=0}^{\infty} \frac{(\gamma^*)^{2f} H_{2f}(t_v)}{(2f+1)!} + (p-q) \sum_{f=1}^{\infty} \frac{(\gamma^*)^{2f-1} H_{2f-1}(t_v)}{(2f)!} \right\} \right] \quad (85)$$

Diese Gleichung (85) ist der allgemein gültige explizite Ausdruck für die in einem Selektionsschritt bei phänotypischer Selektion erzielte Genfrequenzänderung Δp — und damit folgt aus (85) zusammen mit (10) auch ein allgemein gültiger expliziter Ausdruck für den in einem Selektionsschritt erreichten Selektionsgewinn. „Allgemein gültig“ soll dabei heißen, daß bei der Ableitung dieser Δp -Formel (85) keine einschränkenden Annahmen oder sonstigen Voraussetzungen zugrundegelegt worden sind. Die Δp -Formel (85) gilt also in dieser Form für beliebige Parameterkombinationen und stellt somit die generell gültige theoretische Lösung dar.

Für die praktische Anwendung und die direkte Δp -Berechnung ist diese Formel (85) jedoch noch denkbar ungeeignet, da sie drei unberechnete Summen — eine endliche und zwei unendliche — enthält. Aus (85) lassen sich nun aber ausreichend genaue Näherungen ableiten, falls die Umweltvarianz σ^2 „genügend groß“ und damit $\gamma^* = \frac{\gamma}{\sigma}$ und auch $\delta^* = \frac{\delta}{\sigma}$ „genügend klein“ sind.

Diese einfache Herleitung von Approximationslösungen für Δp — und damit auch für ΔM — soll in den folgenden drei Kapiteln näher behandelt werden.

b) Lineare Approximation

Bricht man die unendlichen Reihen in (85) nach dem linearen Glied ab, so erhält man die folgende Näherung:

$$\Delta p = \frac{pq\gamma}{s\sigma} \left[\sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p v \left\{ 1 + (p-q) \frac{\gamma^* H_1(t_v)}{2} \right\} \right] \quad (86)$$

oder

$$\Delta p = \frac{pq\gamma}{s\sigma} \left[\sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \varphi(t_v) \left\{ 1 + \frac{(p-q)\gamma t_v}{2\sigma} \right\} \right] \quad (87)$$

Setzt man für t_v den expliziten Ausdruck $t_v = \frac{h - (4-v)\delta}{\sigma}$

ein (hierbei ist h wie auch im folgenden stets als Abweichung von K gemessen), so folgt aus (87):

$$\Delta p = \frac{pq\gamma}{s\sigma} \left[\sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \varphi(t_v) \left\{ 1 + \frac{(p-q)\gamma(h - (4-v)\delta)}{2\sigma^2} \right\} \right] \quad (88)$$

Bei einer weiteren Vereinfachung von Formel (88) zur Abschätzung von Δp macht der Faktor $\varphi(t_v)$ in der rechten Summe Schwierigkeiten, da seinetwegen keine direkte Berechnung dieser Summe als Funktion von p , h , γ , δ und σ erfolgen kann.

Zu einer gröberen Δp -Abschätzung kommt man über (88) durch folgende Überlegung: Für feste — aber beliebige — δ - und σ -Werte ist

$$\varphi(t_v) = \varphi\left(\frac{h - (4-v)\delta}{\sigma}\right)$$

eine Funktion $\varphi(h, v)$ von h und v . Diese Funktion $\varphi(h, v)$ hat für ein vorgegebenes beliebiges h und für die in Frage kommenden neun v -Werte einen größten Wert; er sei mit $M(h)$ bezeichnet, d. h. $M(h) = \max_v \varphi(h, v)$. $M(h)$ ist stetig

und immer positiv. Weiter hat diese Funktion an den Stellen $h = (4-v)\delta$ für $v = 0, 1, 2, \dots, 8$ Maxima und nimmt dort jeweils den Wert $(\sqrt{2\pi})^{-1}$ an. $M(h)$ besitzt Minima an

den Stellen $\frac{7-2v}{2}\delta$ für $v = 0, 1, 2, \dots, 8$ und nimmt dort

jeweils den Wert $(\sqrt{2\pi})^{-1} e^{-\frac{\delta^2}{8\sigma^2}}$ an; denn:

$$\frac{h - (4-v)\delta}{\sigma} = \frac{\frac{7-2v}{2}\delta - (4-v)\delta}{\sigma} = -\frac{\delta}{2\sigma}$$

Die Funktion $M(h)$ ist also eine oszillierende Funktion mit jeweils neun Maxima und Minima. Man kann diese Funktion $M(h)$ auch ohne jede Schwierigkeit explizit angeben, doch soll auf diese mathematische Betrachtung hier nicht näher eingegangen werden, da der explizite Funktionsausdruck bei den folgenden Untersuchungen nicht weiter herangezogen wird.

Wie man sich sehr leicht klarmachen kann, ist der Klammerausdruck innerhalb der Summe in Formel (88) für alle „biologisch bedeutsamen“ Werte der möglichen Parameterkombinationen positiv. Dabei soll „biologisch bedeutsam“ folgendes beinhalten: Es liegen keine besonders hohen oder besonders niedrigen Genfrequenzen vor, die Selektionsintensität ist nicht extrem hoch und die Umweltvarianz ist (relativ zu den Parametern der beiden betrachteten Konkurrenzmerkmale) „genügend groß“.

Dann folgt aus Gleichung (88) die Abschätzung:

$$\Delta p \leq \frac{pq\gamma M(h)}{s\sigma} \left[\sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \left\{ 1 + \frac{(p-q)\gamma((h-4\delta)+v\delta)}{2\sigma^2} \right\} \right] \quad (89)$$

$$\begin{aligned} \Delta p &\leq \frac{pq\gamma M(h)}{s\sigma} \left[\sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \right. \\ &\quad \left. + \frac{(p-q)\gamma(h-4\delta)}{2\sigma^2} \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \right. \\ &\quad \left. + \frac{(p-q)\gamma\delta}{2\sigma^2} \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \right] \end{aligned} \quad (90)$$

Unter Verwendung der folgenden Beziehungen der Binomialverteilung:

$$\sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v = 1 \text{ und } \sum_{v=0}^8 v \binom{8}{v} q^{8-v} p^v = 8p \quad (91)$$

erhält man aus (90) mittels (91):

$$\Delta p \leq \frac{pq\gamma M(h)}{s\sigma} \left[1 + \frac{(p-q)\gamma(h-4\delta)}{2\sigma^2} + \frac{(p-q)\gamma\delta \cdot 8p}{2\sigma^2} \right] \quad (92)$$

In diesem Ausdruck stellt die Selektionsintensität s keine Konstante dar, sondern s ist von h abhängig: $s = s(h)$. Denn der Selektionspunkt kann ja völlig äquivalent auf zwei verschiedene Weisen beschrieben werden: Einmal durch die direkte Angabe dieses Selektionspunktes h auf der phänotypischen Skala und zum anderen kann dieser Punkt h implizit durch die Angabe der Selektionsintensität s , d. h. durch Angabe des Prozentsatzes der oberhalb von h auf der phänotypischen Skala liegenden Individuen, angegeben werden. In diesem zweiten Fall kann man dann h als Funktion von s aus der Selektionsbedingung (36) direkt bestimmen.

Diese in (47) explizit angegebene Funktion $s = s(h)$ ist durch das Auftreten der Gauß'schen Integrale für die praktische Anwendung bei unserem Problem der Abschätzung von Δp äußerst unhandlich. Man kann aber auch hier über die Verwendung von Taylorreihen zu ausreichend genauen Approximationen für $s = s(h)$ kommen, wobei die so gewonnenen Funktionsdarstellungen von $s = s(h)$ eine wesentlich einfache und übersichtlichere Gestalt bekommen. Diese Umformung von $s = s(h)$, die für unsere momentane weitere Betrachtung der Abschätzung von Δp nach Formel (92) nicht unbedingt in ihrer expliziten Form benötigt wird (da diese Abschätzung hier nur angedeutet, nicht aber formal durchgeführt wird), spielt aber eine entscheidende Rolle bei den später zu besprechenden exakten Approximationen. Daher soll auch erst an dieser Stelle dann auf diese Funktion $s = s(h)$ näher eingegangen werden.

Aus Gleichung (92) folgt:

$$\Delta p \leq \frac{pq\gamma}{\sigma} \left[\frac{M(h)}{s(h)} + \frac{M(h)\gamma(p-q)(h+4\delta(p-q))}{2s(h)\sigma^2} \right] \quad (93)$$

Bezeichnet man den rechten Klammerausdruck in (93) mit $N(h)$, und betrachtet man ihn als Funktion von h bei festen Parametern p, γ, δ und σ , also:

$$N(h) = \frac{M(h)}{s(h)} + \frac{\gamma(p-q)}{2\sigma^2} \left(\frac{hM(h) + 4M(h)\delta(p-q)}{s(h)} \right) \quad (94)$$

so kann man nun untersuchen, für welche h -Werte die Funktion $N(h)$ möglichst kleine Werte annimmt. Diese h -Werte liefern dann — in (93) eingesetzt — für diese Beziehung optimale Schranken sowohl für die durch einen Selektionsschritt erzielte Genfrequenzänderung Δp als auch — nach Gleichung (10) — für den Selektionsgewinn ΔM . Nach Einsetzen dieser so gefundenen h -Werte in die Selektionsbedingung (47) erhält man die Selektionsintensität s als Funktion der vier Parameter p, γ, δ und σ : $s = s(p, \gamma, \delta, \sigma)$. Durch Auflösen dieser Beziehung nach p lassen sich

nun für bestimmte interessierende Selektionsintensitäten s diejenigen Genfrequenzen p bestimmen, für die Δp unter der durch (93) und (94) definierten Schranke liegt, d. h. für die Δp besonders klein wird.

Die weitere Untersuchung hat daher zunächst nur zu klären: Für welche h -Werte nimmt die Funktion $N(h)$ möglichst kleine Werte an? Diese Frage läßt sich am einfachsten durch Anwendung numerischer Methoden entscheiden oder aber auch durch eine nähere mathematische Untersuchung — ausgehend von der notwendigen Extremumbedingung $\frac{\partial N(h)}{\partial h} = 0$. In der vorliegenden Arbeit wollen wir jedoch nicht näher auf diese Zusammenhänge eingehen, da im folgenden eine andere Methode ausführlich beschrieben wird, die wesentlich genauere Δp -Approximationen als die durch (92) und (93) bestimmten Schranken für Δp liefert.

Die zuvor besprochenen Näherungen unter Anwendung der Hilfsfunktion $M(h) = \text{Max}_v \varphi(h, v)$ zielen darauf ab, in der Δp -Gleichung (88) den Faktor $\varphi(t_v)$ in der rechten Summe durch eine positive obere Schranke abzuschätzen, aus der Summe herauszunehmen, um dann die Summation explizit durchführen zu können. Dies ist in den Gleichungen (89) bis (93) geschehen.

Man kann nun aber auch folgendermaßen vorgehen: Man beläßt den Faktor $\varphi(t_v)$ in der rechten Summe von (88), ersetzt ihn aber dort durch eine Taylorentwicklung und bricht diese an irgendeiner Stelle ab. Da wir uns hier im Fall der linearen Approximation durch die γ^* -Reihe in (85) befinden, soll auch diese Taylor-Reihe für $\varphi(t_v)$ nach dem linearen Glied abgebrochen werden. Dies ist jedoch nicht unbedingt erforderlich, und man kann diese Reihe für $\varphi(t_v)$ durchaus auch erst nach späteren Gliedern abbrechen. Nach Durchführung dieses Verfahrens ist $\varphi(t_v)$ in ein Polynom in v aufgelöst, die rechte Summe in (88) kann gliedweise explizit berechnet und dann zusammengefaßt werden, und man erhält auf diese Weise weitaus bessere Approximationen für Δp als mit der zuvor beschriebenen Abschätzungsmethode über die Hilfsfunktion $M(h)$.

Dieses soeben mit Worten kurz angedeutete Approximationsverfahren für Δp soll nun schrittweise durchgeführt werden:

Für $\varphi(t_v)$ gilt nach einer bekannten Formel (siehe z. B. KENDALL Vol. I, 1952) die Reihenentwicklung:

$$\varphi(t_v) = \varphi\left(\frac{h}{\sigma} - \frac{(4-v)\delta}{\sigma}\right) = \sum_{r=0}^{\infty} \frac{\left(\frac{(4-v)\delta}{\sigma}\right)^r}{r!} H_r\left(\frac{h}{\sigma}\right) \varphi\left(\frac{h}{\sigma}\right) \quad (95)$$

für $h \neq (4-v)\delta$ und für $v \neq 4$.

Für diese beiden in (95) ausgeschlossenen Sonderfälle ist die Funktion $\varphi(t_v)$ trivialerweise folgendermaßen definiert:

$$\varphi(t_v) = (\sqrt{2\pi})^{-1} \text{ für } h = (4-v)\delta \text{ und} \quad (96)$$

$$\varphi(t_v) = \varphi\left(\frac{h}{\sigma}\right) \text{ für } v = 4$$

Bei linearer Näherung folgt aus (95):

$$\varphi(t_v) = \begin{cases} \varphi\left(\frac{h}{\sigma}\right) + \frac{(4-v)\delta}{\sigma} \cdot \frac{h}{\sigma} \varphi'\left(\frac{h}{\sigma}\right) & \text{für } h \neq (4-v)\delta \\ (\sqrt{2\pi})^{-1} & \text{für } h = (4-v)\delta \end{cases} \quad (97)$$

Durch Einsetzen von (97) in (88) erhält man schließlich:

$$\Delta p = \frac{pq\gamma}{s\sigma} \varphi\left(\frac{h}{\sigma}\right) \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \left(1 + \frac{(4-v)\delta h}{\sigma^2}\right) \left(1 + \frac{(p-q)\gamma(h-(4-v)\delta)}{2\sigma^2}\right) \quad (98)$$

Gleichung (98) und die nachfolgenden Überlegungen gelten stets für den allgemeinen Fall, daß $h \neq (4-v)\delta$ ist für alle $v = 0, 1, 2, \dots, 8$. Im Spezialfall, daß für irgendein v_0 gilt: $h = (4-v_0)\delta$, kann man in (88) dieses $\varphi(t_{v_0})$ als $(\sqrt{2\pi})^{-1}$ in die Summe einsetzen und diese gliedweise berechnen. Dieses explizite Ausrechnen wird jedoch durch den Sonderfall des v_0 -Gliedes äußerst erschwert und umständlich. Da dieser Spezialfall, daß der Selektionspunkt h auf der Phänotypenskala genau auf den Mittelwert einer der Aa-Normalverteilungen fällt, kaum von irgendeiner besonderen biologischen Bedeutung ist (außerdem könnte man dann für eine exakte mathematische Untersuchung ja auch stets $h = (4-v_0)\delta + \epsilon$ mit sehr kleinem ϵ schreiben), wird bei den folgenden Überlegungen dieser Spezialfall stets ausgeklammert, d. h. wir nehmen immer an: $h \neq (4-v)\delta$ für alle $v = 0, 1, 2, \dots, 8$.

Unter Verwendung der nachfolgenden Eigenschaften der Binomialverteilung:

$$\sum_{v=0}^8 q^{8-v} \binom{8}{v} p^v = 1; \quad \sum_{v=0}^8 v \binom{8}{v} q^{8-v} p^v = 8p$$

$$\sum_{v=0}^8 v^2 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v = 56p^2 + 8p \quad (99)$$

erhält man nach verschiedenen Umformungen aus Gleichung (98):

$$\Delta p = \frac{pq\gamma}{s\sigma} \varphi\left(\frac{h}{\sigma}\right) \left[1 + h \left(\frac{8\gamma\delta^2(p-q)(7pq-2)}{2\sigma^4} \right. \right. \\ \left. \left. + \frac{(p-q)(\gamma-8\delta)}{2\sigma^2} \right) + \frac{4\gamma\delta(p-q)^2(\sigma^2-h^2)}{2\sigma^4} \right] \quad (100)$$

Diese Formel (100) stellt unsere Näherungslösung für die in einem Selektionsschritt (bei phänotypischer Selektion) erzielte Genfrequenzänderung Δp (bei linearer Approximation) dar.

Analog und zusätzlich zu den bei der Taylorentwicklung von $\Phi(t_v \pm \gamma^*)$ in den Formeln (78) bis (88) diskutierten Gültigkeitsüberlegungen und notwendigen Voraussetzungen, muß man auch hier bei der Betrachtung der Δp -Formel (100) — wegen der erneuten Anwendung einer Taylorentwicklung in (95) bis (100) — die Bedingungen für die Brauchbarkeit der über diese zusätzliche Reihenentwicklung (95) erhaltenen Approximationen untersuchen. Eine notwendige neue Forderung für eine ausreichende Genauigkeit dieser Näherungslösungen ist hier (zusätzlich zu den früher diskutierten Voraussetzungen über $\gamma^* = \frac{\gamma}{\sigma}$), daß auch $\delta^* = \frac{\delta}{\sigma}$ „genügend klein“ sein muß (siehe Formel (95)). Das heißt aber, daß eine — gegenüber den Konkurrenzwirkungseffekten — genügend große Umweltvarianz existiert. Gerade diese Voraussetzung ist nun aber sehr viel eher erfüllt, als die analoge frühere Forderung für $\gamma^* = \frac{\gamma}{\sigma}$, da die Konkurrenzwirkungsparameter im gesamten in Frage kommenden biologischen Bereich meistens sehr viel kleiner sind als die Konkurrenzfähigkeitsparameter. Diese neue einschränkende Voraussetzung für die Gültigkeit der in (100) erhaltenen Näherungslösung für Δp ist daher sehr wenig einschneidend (siehe hierfür auch z. B.: numerisches Beispiel in Abschnitt IV).

Anhand der Formel (100) lassen sich nun sowohl einfache Folgerungen über die Größe der erzielten Genfrequenzänderung und über die Abhängigkeit des Δp von den Bestandes- und Selektionsparametern als auch Aussagen über die Lage der Quasi-Gleichgewichte ableiten. Denn faßt man

Δp in (100) als Funktion von h auf — bei beliebigen, aber festen anderen Parametern p , γ , δ und σ — so kann man danach fragen, wo diese Funktion $\Delta p = \Delta p(h)$ möglichst kleine Werte annimmt. Diese Untersuchung der Formel (100) kann nun wieder sehr leicht mit Hilfe numerischer mathematischer Methoden oder aber durch eine allgemeine Betrachtung der Extrema erfolgen.

Für eine nähere Analyse dieser Funktion $\Delta p = \Delta p(h)$ ist es aber erforderlich, daß der explizite Funktionsausdruck von $s = s(h)$ bekannt ist. (Siehe hierzu auch die im Anschluß an Formel (92) diskutierten Überlegungen und Zusammenhänge.) Dieser explizite Ausdruck der Funktion $s = s(h)$ läßt sich nun aber relativ einfach — zumindest in ausreichend genauer Approximation — ableiten:

Bei Anwendung der früheren Bezeichnungen folgt aus Gleichung (47) für die Selektionsintensität s (nach einigen Umformungen) die Beziehung:

$$1 - s = p^2 \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \Phi(t_v - \gamma^*) + 2pq \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \Phi(t_v) + q^2 \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \Phi(t_v + \gamma^*) \quad (101)$$

Entwickelt man die Funktionswerte $\Phi(t_v \pm \gamma^*)$ wieder in TAYLORreihen und setzt für die Ableitungen von Φ die Bedingung (83) ein, so erhält man aus Gleichung (101):

$$1 - s = \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \Phi(t_v) + (q-p) \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \cdot \sum_{f=0}^{\infty} \frac{(\gamma^*)^{2f+1} H_{2f}(t_v) \varphi(t_v)}{(2f+1)!} - (p^2 + q^2) \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \cdot \sum_{f=1}^{\infty} \frac{(\gamma^*)^{2f} H_{2f-1}(t_v) \varphi(t_v)}{(2f)!} \quad (102)$$

Bei linearer Approximation folgt aus (102) der einfache Ausdruck:

$$1 - s = \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \Phi(t_v) + \frac{\gamma(q-p)}{\sigma} \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \varphi(t_v) \quad (103)$$

Setzt man nun abschließend auch für

$$\Phi(t_v) = \Phi\left(\frac{h}{\sigma} - \frac{(4-v)\delta}{\sigma}\right) \\ \Delta p = \frac{pq\gamma \left[1 + h \left(\frac{8\gamma\delta^2(p-q)(7pq-2)}{2\sigma^4} + \frac{(p-q)(\gamma-8\delta)}{2\sigma^2} \right) + \frac{4\gamma\delta(p-q)^2(\sigma^2-h^2)}{2\sigma^4} \right]}{\sigma R\left(\frac{h}{\sigma}\right) + (p-q)\left((\gamma-4\delta) - \frac{4\gamma\delta h(p-q)}{\sigma^2}\right)}$$

Diese Formel (107) stellt im Falle linearer Approximation das Endergebnis unserer theoretischen Untersuchungen der phänotypischen Selektion in Pflanzenbeständen mit Konkurrenz dar. (Für eine numerische Anwendung dieser Formel siehe: Abschnitt IV.)

Aus Gleichung (107) lassen sich nun alle interessierenden Ergebnisse und Folgerungen sehr einfach ableiten. Diese

$$\Delta M = \frac{2pq\gamma(\gamma-4\delta) \left[1 + h \left(\frac{8\gamma\delta^2(p-q)(7pq-2)}{2\sigma^4} + \frac{(p-q)(\gamma-8\delta)}{2\sigma^2} \right) + \frac{4\gamma\delta(p-q)^2(\sigma^2-h^2)}{2\sigma^4} \right]}{\sigma R\left(\frac{h}{\sigma}\right) + (p-q)\left((\gamma-4\delta) - \frac{4\gamma\delta h(p-q)}{\sigma^2}\right)} \quad (108)$$

Diese beiden Formeln für Δp bzw. ΔM enthalten nicht mehr die Variable s — und die vorhergehenden Überlegungen und Resultate zeigen, daß die Verwendung des Pa-

eines TAYLORreihe an, so ergibt sich daraus bei linearer Approximation:

$$\Phi(t_v) = \Phi\left(\frac{h}{\sigma}\right) - \frac{(4-v)\delta}{\sigma} \varphi\left(\frac{h}{\sigma}\right) \quad (104)$$

und Einsetzen von (104) in (103) liefert schließlich nach einiger Rechnung:

$$1 - \Phi\left(\frac{h}{\sigma}\right) = s + \frac{(p-q)\varphi\left(\frac{h}{\sigma}\right)}{\sigma} \left(4\delta - \gamma + \frac{4\gamma\delta h(p-q)}{\sigma^2} \right) \quad (105)$$

Für die Gültigkeit dieser zuletzt angewendeten Approximationen (103) und (104) braucht man keine neuen einschränkenden Voraussetzungen anzunehmen, sondern es genügen hierfür völlig die bereits allen Untersuchungen dieses Abschnitts III zugrundegelegten und ausführlich diskutierten beiden Annahmen: $\gamma^* = \frac{\gamma}{\sigma}$ ist „genügend klein“ und $\delta^* = \frac{\delta}{\sigma}$ ist „genügend klein“.

Die Größe

$$R(u) = \frac{1 - \Phi(u)}{\varphi(u)}$$

ist in der statistischen Literatur unter dem Namen „MILL'sches Verhältnis“ bekannt. Sie wurde sowohl numerisch als auch theoretisch eingehend untersucht. Ausführliche numerische Tabellierungen von $R(u)$ findet man z. B. in K. PEARSON's „Tables for Statisticians and Biometricalians“, Table III, Part II. Die theoretischen Untersuchungen der Funktion $R(u)$ beschäftigen sich mit möglichst optimalen Schranken für $R(u)$, Abschätzung der Fehler bei Reihenentwicklungen, Kettenbruchdarstellungen usw.; siehe z. B. CHU (1954), SHENTON (1954), MORGENTERN (1968). Dieses MILL'sche Verhältnis $R(u)$ wird bei unseren weiteren Betrachtungen der Genfrequenzänderung Δp eine ganz entscheidende Rolle spielen.

Aus Gleichung (105) folgt durch eine einfache Umformung:

$$\frac{s}{\Phi\left(\frac{h}{\sigma}\right)} = R\left(\frac{h}{\sigma}\right) + \frac{p-q}{\sigma} \left((\gamma-4\delta) - \frac{4\gamma\delta h(p-q)}{\sigma^2} \right) \quad (106)$$

und nach Einsetzen von (106) in (100) erhält man die gesuchte explizite Form der Funktion $\Delta p = \Delta p(h, p, \gamma, \delta, \sigma)$:

$$\Delta p = \frac{2pq\gamma(\gamma-4\delta) \left[1 + h \left(\frac{8\gamma\delta^2(p-q)(7pq-2)}{2\sigma^4} + \frac{(p-q)(\gamma-8\delta)}{2\sigma^2} \right) + \frac{4\gamma\delta(p-q)^2(\sigma^2-h^2)}{2\sigma^4} \right]}{\sigma R\left(\frac{h}{\sigma}\right) + (p-q)\left((\gamma-4\delta) - \frac{4\gamma\delta h(p-q)}{\sigma^2}\right)} \quad (107)$$

Formel ist also der Ausgangspunkt für alle weiteren Überlegungen und für die zu ziehenden Schlußfolgerungen.

Für die praktische Anwendung ist die explizite Formel für den Selektionsgewinn ΔM sicherlich nützlicher als die Formel für die durch phänotypische Selektion erzielte Genfrequenzänderung Δp .

Für ΔM erhält man nach (10) und (107):

rameters h für die Untersuchung der phänotypischen Selektion rechentechnisch wesentlich günstiger ist, als die Verwendung der Selektionsintensität s . Beide Parameter

haben zwar eine äquivalente Bedeutung — indem beide den Selektionspunkt auf der Phänotypenskala festlegen — und jede kann aus der jeweils anderen über die Selektionsbedingung (47) umgerechnet werden, doch verlaufen alle Rechnungen mit Δp und ΔM sowie die Untersuchung der Quasi-Gleichgewichte bei Verwendung von h als Variable wesentlich einfacher.

Für die züchterische Praxis haben nur Selektionsintensitäten eine Bedeutung, die nicht zu niedrig sind, d. h. der Selektionspunkt h (gemessen als Abweichung von K) wird in dem uns interessierenden Bereich stets größer als Null sein. Da sowohl die theoretischen Untersuchungen über Abschätzungen des Mill'schen Verhältnisses $R(u)$ als auch die numerischen Tabellierungen stets nur für Werte $u > 0$ durchgeführt worden sind und da nach unserer obigen Bemerkung $\frac{h}{\sigma} > 0$ ist, kann man bei der Untersuchung der Formeln (107) und (108) sowohl alle diese theoretischen Abschätzungen als auch die numerischen Werte aus den Tabellenwerken entnehmen und direkt für $R(\frac{h}{\sigma})$ verwenden. $R(u)$ wird mit wachsendem u stets kleiner.

c) Folgerungen und Ergebnisse

1. Der Fall besonders hoher Umweltvarianz σ^2

In diesem für die praktische Züchtungsarbeit bedeutsamen Grenzfall kann man zu einer nützlichen und auch ausreichend genauen Abschätzung für die in einem Selektionsschritt bei phänotypischer Selektion erzielte Genfrequenzänderung Δp kommen, wenn man in (107) alle Summanden, die σ^2 oder σ^4 im Nenner enthalten, vernachlässt, und wenn man nur die Glieder, in denen σ linear vorkommt, beibehält. Aus (107) erhält man dann die folgende Formel:

$$\Delta p = \frac{pq\gamma}{(p-q)(\gamma-4\delta) + \sigma R(\frac{h}{\sigma})} \quad (109)$$

oder aber mit $\gamma^* = \frac{\gamma}{\sigma}$, $\delta^* = \frac{\delta}{\sigma}$ und $h^* = \frac{h}{\sigma}$ den Ausdruck:

$$\Delta p = \frac{pq\gamma^*}{(p-q)(\gamma^*-4\delta^*) + R(h^*)} \quad (110)$$

Da $R(h^*)$ mit wachsendem h^* abnimmt, wächst Δp mit zunehmendem h^* . Ausgezeichnete nichttriviale Selektionsintensitäten mit minimalem oder maximalem Δp gibt es nicht. Dieses Ergebnis leuchtet auch anschaulich unmittelbar ein, da bei einer so besonders hohen Umweltvarianz die verschiedenen Normalverteilungen $N(F_i - \sum_{v(ij)} \frac{W_{v(ij)}}{\gamma^*}, \sigma^2)$

sich derart stark überlappen, daß die in Abschnitt II und in Kapitel III C diskutierten Zusammenhänge und Bedingungen für Quasi-Gleichgewichte nicht erfüllt sein können. Vernachlässigt man auch in (106) Glieder mit σ^2 im Nenner, so erhält man eine Beziehung, die — in Gleichung (109) eingesetzt — zu folgender Δp -Relation führt:

$$\Delta p = \frac{pq\gamma}{s\sigma}\varphi\left(\frac{h}{\sigma}\right) \quad (111)$$

Im Spezialfall besonders hoher Umweltvarianz liefert diese Beziehung (111) also sehr viel kleinere Schranken für die erzielte Genfrequenzänderung Δp als die frühere allgemeine Formel (69). Lediglich für $h = 0$ ergibt (111) dieselbe Schranke wie die frühere Formel.

In diesem Fall einer besonders hohen Umweltvarianz läßt sich der bei phänotypischer Selektion zu erwartende

Selektionsgewinn sehr leicht aus folgenden Formeln berechnen:

$$\Delta M = \frac{2pq\gamma(\gamma-4\delta)}{(p-q)(\gamma-4\delta) + \sigma R(\frac{h}{\sigma})} \quad (112)$$

oder aber mit den obigen Bezeichnungen:

$$\Delta M = \frac{2pq\gamma^*(\gamma-4\delta)}{(p-q)(\gamma^*-4\delta^*) + R(h^*)} \quad (113)$$

2. Der Spezialfall $p = q = \frac{1}{2}$

Dieser Spezialfall $p = q$ ist von sehr großer praktischer züchterischer Bedeutung für die Untersuchung der Probleme der phänotypischen Selektion in Selbstbefruchtterpopulationn.

Aus der allgemein gültigen Δp -Formel (107) folgt für die Genfrequenzänderung in einem Selektionsschritt bei phänotypischer Selektion in Pflanzenbeständen mit $p = q = 0,50$:

$$\Delta p = \frac{\gamma}{4\sigma R(\frac{h}{\sigma})} = \frac{\gamma\varphi(\frac{h}{\sigma})}{4s\sigma} \quad (114)$$

Auch im Spezialfall $p = q$ liefert (114) sehr viel kleinere Schranken für Δp als (69); auch hier stimmen die beiden Schranken lediglich für $h = 0$ überein.

Das auffallendste an dieser Δp -Formel (114) (im Falle einer linearen Approximation) ist, daß der Parameter δ darin nicht auftritt, d. h. aber, daß die numerische Größe der Konkurrenzwirkung im Spezialfall $p = q$ für die Größe der Genfrequenzänderung Δp keine allzu entscheidende Rolle spielt. Dies gilt allerdings nur für nicht zu große Werte von δ (in bezug auf σ), denn genau diese Annahme lag ja sämtlichen Approximationen, die zu (107) führten, zugrunde.

Von größerer Bedeutung sind für die numerische Größe von Δp nur die Konkurrenzfähigkeit (in Einheiten der Umweltstandardabweichung) und die Lage des Selektionspunktes h (auch in σ -Einheiten gemessen).

Aus (114) folgt also für Δp : Δp ist um so größer

- 1) je größer γ
- 2) je größer h ,
- 3) je kleiner σ ist.

Die numerische Größe von Δp ist gegeben durch:

$$\Delta p = \frac{\gamma^*}{4R(h^*)} \quad (115)$$

Es soll jedoch noch einmal besonders betont werden, daß dieses Näherungsergebnis, daß in Populationen mit $p = q$ und kleinen Konkurrenzwirkungsparametern (verglichen mit der Umweltvarianz) die numerische Größe dieser Konkurrenzwirkungen für die durch einen Selektionsschritt erzielte Genfrequenzänderung Δp keine allzu entscheidende Bedeutung hat, nur im Fall $p = q$ gilt. Denn für $p \neq q$ spielt die Konkurrenzwirkung eine wichtige Rolle: Es treten dann nämlich im Zähler des Δp -Bruches (107) sogar Terme mit δ^2 auf, neben verschiedenen anderen Gliedern, die proportional zu δ sind; der Nenner enthält nur δ -Terme. Bei $p \neq q$ hängt Δp also wesentlich von der Konkurrenzwirkung δ mit ab.

Aus (115) und (10) folgt für den in einem Selektionsschritt erzielten Selektionsgewinn ΔM :

$$\Delta M = \frac{\gamma(\gamma-4\delta)}{2\sigma R(\frac{h}{\sigma})} = \frac{\gamma^*(\gamma-4\delta)}{2R(h^*)} \quad (116)$$

Man kann nun danach fragen, wo man selektieren muß, um irgendein vorgegebenes Mindestmaß an Selektionsgewinn zu erzielen. Gerade diese Frage ist für die züchterische Zielsetzung des ganzen Selektionsverfahrens von grundlegender Bedeutung.

Sei M der Mittelwert einer Population mit $p = q$, in der durch ein anzuwendendes phänotypisches Selektionsverfahren $G\%$ (von M) als Selektionsgewinn erhalten werden soll. Welche Bedingungen müssen hierfür erfüllt sein und wie — d. h. wo auf der Phänotypenskala — muß man selektieren und welcher Selektionsintensität entspricht das?

Für $p = q$ ist nach (8): $M = K$. Zunächst muß trivialerweise die nicht notwendig geltende Bedingung $\Delta M > 0$ erfüllt sein; diese reduziert sich nach (10) auf $\Delta p (\gamma - 4\delta) > 0$.

Dann gilt aber nach Gleichung (116):

$$\Delta M = \frac{\gamma (\gamma - 4\delta)}{2 \sigma R(\frac{h}{\sigma})} = gK \quad (117)$$

Dabei ist $g = \frac{G}{100}$ gesetzt.

Um diese Gleichung (117) nach h auflösen zu können, kann man entweder numerisch vorgehen, oder aber man kann für das Mill'sche Verhältnis Näherungsformeln einsetzen. Wir wollen hier diesen zweiten Weg gehen: Die einfachste — in vielen praktischen Fällen aber schon genügend genaue — Approximation für das Mill'sche Verhältnis $R(u)$ ist $\frac{1}{u}$ (siehe z. B. Morgenstern (1968)).

$$\Delta p = \frac{pq\gamma^* \left[1 + h^* \left\{ 4\gamma^*(\delta^*)^2 (p - q) (7pq - 2) + \frac{(p - q)(\gamma^* - 8\delta^*)}{2} \right\} + \left(2\gamma^*\delta^* (p - q)^2 (1 - (h^*)^2) \right) \right]}{R(h^*) + (p - q) (\gamma^* - 4\delta^*) - 4\gamma^*\delta^*h^* (p - q)} \quad (120)$$

Wie dieser explizite Δp -Funktionsausdruck zeigt, hängt die Genfrequenzänderung nicht mehr von den fünf Parametern p , γ , δ , σ und h , sondern nur noch von den vier Parametern γ^* , δ^* , h^* und p ab. Die Umweltvarianz verschwindet als direkte Variable, ist aber selbstverständlich implizit in diesen *-Parametern enthalten, indem diese Einflußparameter γ^* , δ^* und h^* in σ -Einheiten gemessen werden. Man kann also sagen, daß die Umweltstandardabweichung σ die eigentliche Maßeinheit für die die Genfrequenzänderung und den Selektionsgewinn beeinflussenden Einflußfaktoren darstellt. Erst bei einer Formulierung der Parameter in dieser Einheit ergibt sich der relativ einfache und übersichtliche explizite Δp -Ausdruck (120).

Diese, die Bedeutung der Umweltvarianz für die phänotypische Selektion am treffendsten charakterisierende Eigenschaft von σ als adäquateste Maßeinheit aller anderen Parameter (bis auf die Genfrequenz selbstverständlich), zeigte sich auch schon bereits bei den vorangegangenen Formeln dieses Abschnitts, die auch größtenteils in dieser Weise geschrieben werden können.

Es braucht wohl nicht besonders darauf hingewiesen zu werden, daß die Genfrequenzänderung unabhängig ist von den absoluten genotypischen Werten in den beiden Konkurrenzmerkmalen „Konkurrenzfähigkeit“ und „Konkurrenzwirkung“ und daß Δp nur abhängt von den genotypischen Unterschieden in diesen Merkmalen. Dasselbe gilt auch für den Selektionspunkt h : Δp ist nur abhängig von der Abweichung des Selektionspunktes von K , nicht aber vom Selektionspunkt selbst.

Aus (117) erhält man dann aber mit dieser $R(u)$ -Näherung:

$$h = \frac{2\sigma^2 gK}{\gamma (\gamma - 4\delta)} = \frac{2gK}{\gamma^* (\gamma^* - 4\delta^*)} \quad (118)$$

Nach (118) ist h direkt proportional zur Umweltvarianz σ^2 , d. h.: Je höher die Umweltvarianz des untersuchten Pflanzenbestandes ist, um so höher muß die zu wählende Selektionsintensität sein, um irgendeinen vorgegebenen festen Prozentsatz G als Selektionsgewinn zu erzielen. Daß h proportional zu σ^2 und nicht nur zu σ ist, zeigt die entscheidende Bedeutung der Umweltvarianz für den bei phänotypischer Selektion zu erwartenden Selektionsgewinn wie auch für die Frage der Wahl des optimalen Selektionsverfahrens. Für die Selektionsintensität s selbst — anstelle des Selektionspunktes h — erhält man mittels (106), (117) und (118):

$$s = 1 - \Phi \left(\frac{2\sigma gK}{\gamma (\gamma - 4\delta)} \right) \quad (119)$$

Über die beiden Beziehungen (118) und (119) läßt sich also als erste Näherung sehr leicht die notwendige Selektionsintensität oder der Selektionspunkt auf der phänotypischen Skala errechnen, der für die Erreichung eines bestimmten Selektionsziels erforderlich ist.

3. Der allgemeine Fall: $p \neq q$

Die allgemein gültige Formel (107) kann man für Berechnungs- und Anwendungszwecke etwas bequemer schreiben. Mißt man die Parameter γ , δ und h in σ -Einheiten und setzt $\gamma^* = \frac{\gamma}{\sigma}$, $\delta^* = \frac{\delta}{\sigma}$ und $h^* = \frac{h}{\sigma}$, so lautet die explizite Formel für die Genfrequenzänderung Δp :

$$\Delta p = \frac{pq\gamma^* \left[1 + h^* \left\{ 4\gamma^*(\delta^*)^2 (p - q) (7pq - 2) + \frac{(p - q)(\gamma^* - 8\delta^*)}{2} \right\} + \left(2\gamma^*\delta^* (p - q)^2 (1 - (h^*)^2) \right) \right]}{R(h^*) + (p - q) (\gamma^* - 4\delta^*) - 4\gamma^*\delta^*h^* (p - q)} \quad (120)$$

Für bestimmte vorgegebene Parameterwerte γ^* , δ^* und p kann man den Ausdruck (120) sehr einfach als Funktion von h bzw. h^* untersuchen, um festzustellen, wie die Genfrequenzänderung von der Lage des Selektionspunktes abhängt, ob und — wenn ja — wo Quasi-Gleichgewichte existieren können usw. Auch diese Untersuchung der Funktion $\Delta p = \Delta p (h^*)$ kann entweder wieder über numerische Methoden oder aber durch eine genaue mathematische Analyse und Extremwertbetrachtung der Funktion $\Delta p = \Delta p (h^*)$ erfolgen. Auf diese mathematische Extremauntersuchung der Gleichung (120) soll in der bereits früher angekündigten theoretischen Arbeit näher eingegangen werden.

Man kann nun auch hier im allgemeinen Fall $p \neq q$ wieder danach fragen, wo auf der Phänotypenskala man selektieren muß (und welcher Selektionsintensität das entspricht), damit man einen vorgegebenen Selektionsgewinn von $G\%$ (von M) erzielt. Dies geschieht über Formel (10) völlig analog wie im Spezialfall $p = q$; daher soll hier nicht noch einmal besonders darauf eingegangen werden.

Als Beispiel für die Aussage und Anwendung von Formel (120) werden in Tabelle 3 des Abschnitts IV der vorliegenden Arbeit für den Fall $\gamma = 30$, $p = 0,6$, $q = 0,4$, verschiedenen großen Konkurrenzwirkungen δ und für verschiedene Umweltvarianzen σ^2 die Genfrequenzänderung Δp und der erzielte Selektionsgewinn ΔM berechnet.

Für weitere Einzelheiten zu diesen Formeln (107) bzw. (120) sowie auf eine ausführliche Diskussion dieser numerischen Ergebnisse sei auf den Abschnitt IV verwiesen.

Wegen der verschiedenen angewendeten Approximationen gelten die Formeln (107) bzw. (120) — darauf sei zum Abschluß dieses Kapitels noch einmal ausdrücklich hingewiesen — nur für den Fall nicht zu kleiner Umweltvarianz, d. h. nur für den Fall, daß σ gegenüber den Parametern γ und δ „genügend groß“ ist; denn es wurden bei den Approximationen ja Potenzreihen in $\gamma^* = \frac{\gamma}{\sigma}$ und $\delta^* = \frac{\delta}{\sigma}$ benutzt und nach dem linearen Glied abgebrochen. Dieses Vorgehen kann natürlich nur dann zu befriedigenden Ergebnissen führen, wenn γ^* und δ^* „genügend klein“ sind.

Diese Forderung $\sigma \gg \gamma$ und $\sigma \gg \delta$ besagt ja nicht, daß die Umweltstandardabweichung größer als die genotypischen Werte in den beiden Konkurrenzmerkmalen F und W sein soll, sondern es wird dabei lediglich gefordert, daß die Umweltstandardabweichung größer als die genotypischen Unterschiede in diesen beiden Merkmalen ist. Dies stellt jedoch — aus praktischen Gesichtspunkten gesehen — eine äußerst schwache Forderung dar, da im gesamten in Frage kommenden biologischen Bereich die existierende Umweltstandardabweichung in ihrer numerischen Größe wohl meist weit über der numerischen Größe der genotypischen Unterschiede in den beiden Merkmalen „Konkurrenzfähigkeit“ und „Konkurrenzwirkung“ liegen dürfte. So gesehen sind die beiden Formeln (107) bzw. (120) dann doch in einem sehr großen Anwendungsbereich allgemein gültig.

Aus diesen Gründen wurden bei den numerischen Berechnungen des Abschnitts IV*) auch keine σ -Werte größer als dreißig benutzt.

Zusammenfassung von Teil 3

Wesentlich exaktere Darstellungen der durch die phänotypische Selektion bewirkten Genfrequenzänderung Δp und damit auch des Selektionsgewinns ΔM ermöglichen Approximationsansätze über TAYLORreihen, die stets dann zu ausreichend genauen Ergebnissen führen, wenn die Umweltvarianz (im Vergleich zu den Konkurrenzfähigkeits- und Konkurrenzwirkungsparametern) „genügend groß“ ist, was in dem in Frage kommenden biologischen Bereich wohl meistens der Fall sein dürfte.

Zunächst wurden (unter Verwendung unendlicher Potenzreihen) in Kapitel III Ea explizite allgemeingültige Formeln für die Genfrequenzänderung bei phänotypischer Selektion hergeleitet. Es schließen sich in III Eb — unter Zuhilfenahme verschiedener TAYLOREntwicklungen und jeweiliger linearer Approximation — Ableitungen expliziter Formeln für die in einem Selektionsschritt erzielte Genfrequenzänderung sowie für den Selektionsgewinn an.

Anwendungen dieser Formeln sowie einfach daraus abzuleitende Folgerungen und Ergebnisse (z. B. im Fall einer besonders hohen Umweltvarianz oder im Spezialfall $p = q = 0,50$) werden explizit angegeben und diskutiert.

Die Bedingungen für die Gültigkeit und Anwendbarkeit aller angegebenen Formeln für den Selektionsgewinn und die Genfrequenzänderung werden jeweils untersucht —

desgleichen die Frage nach dem Einfluß und der Bedeutung der verschiedenen genetischen-, Konkurrenz- und Selektionsparameter für die interessierenden Effekte.

Schlagworte zu Teil 3: Konkurrenz, phänotypische Selektion Genfrequenzänderung und Selektionsgewinn bei positiver Massenauslese, optimale Selektionsintensität.

Summary of part 3

Population genetic studies on phenotypic selection in plant stands with competition

Representations of the changes in gene-frequency Δp and gain of selection ΔM caused by phenotypic selection in one step of selection, which are much more exact than the previously derived results, are possible using approximations derived from TAYLORseries. These approximate results are always of a sufficient exactness if the environmental variance is of "sufficient magnitude" related to the parameters of competitive-ability and competitive-influence. But this assumption mostly would be realised in the region, which is of primary biological interest and importance.

Using infinite power-series in chapter III Ea an explicit formula with general applicability is deduced for the change in gene-frequency under phenotypic selection. In chapter IIIE b there follow — using different TAYLORseries and their linear approximations — derivations of explicit formulae for the change in gene-frequency and the gain of selection, which are reached in one step of phenotypic selection. Applications of these formulae as well as inferences and results, which can be derived from these formulae in a simple manner (for example in the case of a very large environmental variance or in the special case $p = q = 0,50$) are given explicitly and discussed.

The conditions for the validity and applicability of all the given formulae for gain of selection and change in gene-frequency are investigated. Finally the question about the influence and importance of the different genetic-parameters, competition-parameters and selection-parameters on the interesting effects is discussed.

Literaturverzeichnis von Teil 3

CHU, J. T.: On bounds for the normal integral. — Biometrika 41, 263—265 (1954). — COURANT, R.: Vorlesungen über Differential- und Integralrechnung. Band 1: Funktionen einer Veränderlichen. 3. verbess. Aufl. Springer Verlag, Berlin — Göttingen — Heidelberg, 1955. — KENDALL, M. G.: The advanced theory of statistics. Volume I. 5th Ed. Charles Griffin & Company Limited, London, 1952. — MORGENSTERN, 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. — PEARSON, K.: Tables for Statisticians and Biometricalians, 2. Cambridge University Press for the Biometrika Trustees, 1931. — SHENTON, L. R.: Inequalities for the normal integral including a new continued fraction. Biometrika 41, 177—189 (1954).

Hinweis: Die Teile 1 und 2 dieser Publikation erschienen in Silvae Genetica 22, p. 72—81 und p. 82—90 (1973).

*) Der Abschnitt IV folgt in Teil 4 dieser Publikation in der Silvae Genetica.