

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

## Teil 4

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

### III. E. d) Quadratische Approximation

Im Falle der linearen Approximation wurden in den TAYLOREntwicklungen zur Ableitung der Formeln für A p und A M quadratische und höhere Glieder in  $y^*$  und  $\delta^*$  vernachlässigt. Dies liefert natürlich nur dann ausreichend genaue Ergebnisse, wenn diese Größen  $y^*$  und  $\delta^*$  „genügend klein“ sind, d. h. bei „genügend großer“ Umweltvarianz. Wesentlich genauere Resultate erhält man selbstverständlich bei einer quadratischen Approximation, d. h. bei einem Abbrechen der entsprechenden TAYLORreihen erst nach dem quadratischen Glied.

Dieses Hinzunehmen quadratischer Glieder liefert nicht nur genauere Ergebnisse, sondern führt gleichzeitig dazu, daß die so erhaltenen Resultate einen weiteren Gültigkeits- und Anwendungsbereich haben, da man dann auf die Forderung „genügend kleines  $y^*$  und  $\delta^*$ “ nicht mehr so sehr stark angewiesen ist.

Ein Vergleich der Ergebnisse in den beiden Fällen „Lineare Approximation“ und „Quadratische Approximation“ — sowohl der theoretischen Ergebnisse dieses Kapitels als auch der numerischen Resultate im Abschnitt IV der vorliegenden Arbeit — wird die vorstehenden Bemerkungen bestätigen.

Im Fall der quadratischen Approximation verlaufen die Überlegungen und Ansätze völlig analog zu denen des linearen Falles; es werden die TAYLORreihen jeweils später abgebrochen und dadurch werden alle Formeln und Ableitungen lediglich mathematisch schwieriger, methodisch jedoch verläuft alles völlig analog. Daher sollen im folgenden im wesentlichen nur die Ergebnisse der verschiedenen Formeln bei quadratischer Approximation angegeben werden, ohne allzuviel auf Begründungen und Ableitungen einzugehen.

Die im Kapitel „Lineare Approximation“ behandelte Abschätzung von A p durch die Anwendung der Hilfsfunktion  $M(h) = \max_v \varphi(h, v)$  wird im Fall quadratischer Approximation nicht besonders untersucht, da im folgenden ja doch (wegen der Existenz besserer Abschätzungen) auf eine exakte und vollständige Durchführung dieses Ansatzes verzichtet wird.

Wie bei der „linearen Approximation“ sollen auch nun bei der „quadratischen Approximation“ keine Untersuchungen über die Größe der Restglieder der benutzten

TAYLORreihen angestellt werden. Konvergenzuntersuchungen und Restgliedabschätzungen sind solange entbehrlich, solange man die abgeleiteten Ergebnisse auf solche Parameterwerte beschränkt, für die die durch das Abbrechen der TAYLORreihen bewirkten Fehler unterhalb gewisser Genauigkeitsschranken liegen. Auch hier ist wieder alles völlig in Ordnung für „genügend kleine“  $y^*$  und  $\delta^*$ .

Bricht man die unendlichen Reihen in der allgemein gültigen Formel (85) nach dem quadratischen Glied ab, so erhält man die folgende Ausgangsgleichung:

$$\Delta p = \frac{pq\gamma}{s\sigma} \left[ \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \varphi(t_v) \left( 1 + \frac{(y^*)^2 H_2(t_v)}{6} + (p-q) \frac{\gamma^* H_1(t_v)}{2} \right) \right] \quad (121)$$

Werden in (121) die expliziten Ausdrücke für die HERMITE-TSCHEBYSCHEFF-Polynome eingesetzt, also  $H_1(t_v) = \dots$  und  $H_2(t_v) = t_v^2 - 1$ , so folgt nach einigen Umformungen (durch Einsetzen des expliziten Ausdrucks von  $t_v$ )

$$\Delta p = \frac{pq\gamma}{s\sigma} \left[ \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \varphi(t_v) (Z_1 v^2 + Z_2 v + Z_3) \right] \quad (122)$$

Dabei wurde der kürzeren Schreibweise wegen gesetzt:

$$\begin{aligned} Z_1 &= \frac{\gamma^2 \delta^2}{6 \sigma^4} = \frac{(y^*)^2 (\delta^*)^2}{6} \\ Z_2 &= \frac{(p-q)\gamma\delta}{2\sigma^2} + \frac{\gamma^2 \delta (h-4\delta)}{3\sigma^4} = \frac{(p-q)\gamma^* \delta^*}{2} + \frac{(y^*)^2 \delta^* (h^* - 4\delta^*)}{3} \\ Z_3 &= 1 + \frac{(p-q)\gamma (h-4\delta)}{2\sigma^2} + \frac{\gamma^2 (h-4\delta)^2}{6\sigma^4} - \frac{\gamma^2}{6\sigma^2} \\ &= 1 + \frac{(p-q)\gamma^* (h^* - 4\delta^*)}{2} + \frac{(y^*)^2 (h^* - 4\delta^*)^2}{6} - \frac{(y^*)^2}{6} \end{aligned} \quad (123)$$

Nach Ansetzen einer TAYLOREntwicklung für  $\varphi(t)$  ergeben sich die beiden Formeln (95) und (96), aus denen für den Fall quadratischer Approximation die folgende Darstellung folgt:

$$\begin{aligned} \varphi\left(\frac{h}{\sigma}\right) &+ \frac{(4-v)}{\sigma} H_1\left(\frac{h}{\sigma}\right) \varphi\left(\frac{h}{\sigma}\right) + \frac{1}{2} \left( \frac{(4-v)\delta}{\sigma} \right)^2 H_2\left(\frac{h}{\sigma}\right) \varphi\left(\frac{h}{\sigma}\right) \\ \varphi(t_v) &= \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{t_v^2}{2}}, \quad \text{für } h \neq (4-v)\delta \\ &\quad \text{für } h = (4-v)\delta \end{aligned} \quad (124)$$

Auch hier sollen wieder die im Anschluß an Formel (98) diskutierten Bemerkungen über die Funktion  $\varphi(t_v)$  an der Stelle  $h = (4-v)\delta$  gültig sein.

\*) 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.

Aus (124) erhält man dann (für  $h \neq (4-v)\delta$ ):

$$\varphi(t_v) = \varphi\left(\frac{h}{\sigma}\right) \left\{ 1 + \frac{(4-v)^{\frac{1}{2}} \cdot h}{\sigma} + \frac{(4-v)^2 \delta^2}{2\sigma^2} \cdot \left( \left(\frac{h}{\sigma}\right)^2 - 1 \right) \right\} \quad (125)$$

Dieser explizite Ausdruck (125) lautet zusammengefaßt:

$$\varphi(t_v) = \varphi\left(\frac{h}{\sigma}\right) (Y_1 v^2 - Y_2 v + Y_3) \quad (126)$$

Dabei wurde gesetzt:

$$Y_1 = \frac{\delta^2 (h^2 - \sigma^2)}{2\sigma^4} = \frac{(\delta^*)^2 ((h^*)^2 - 1)}{2}$$

$$Y_2 = \frac{\delta h}{\sigma^2} + \frac{4\delta^2 (h^2 - \sigma^2)}{\sigma^4} = \delta^* h^* + 4(\delta^*)^2 ((h^*)^2 - 1) \quad (127)$$

$$Y_3 = 1 + \frac{4\delta h}{\sigma^2} + \frac{8\delta^2 (h^2 - \sigma^2)}{\sigma^4} = 1 + 4\delta^* h^* + 8(\delta^*)^2 ((h^*)^2 - 1)$$

Durch Einsetzen von (126) in (122) folgt:

$$\Delta p = \frac{pq\gamma}{s\sigma} \left[ \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \varphi\left(\frac{h}{\sigma}\right) (Y_1 v^2 - Y_2 v + Y_3) (Z_1 v^2 + Z_2 v + Z_3) \right] \quad (128)$$

und daraus:

$$\Delta p = \frac{pq\gamma}{s\sigma} \varphi\left(\frac{h}{\sigma}\right) \left[ \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v (X_1 v^4 + X_2 v^3 + X_3 v^2 + X_4 v + X_5) \right] \quad (129)$$

Dabei wurde zur Abkürzung gesetzt:

$$\begin{aligned} X_1 &= Y_1 Z_1 \\ X_2 &= Y_1 Z_2 - Y_2 Z_1 \\ X_3 &= Y_1 Z_3 - Y_2 Z_2 + Y_3 Z_1 \\ X_4 &= Y_3 Z_2 - Y_2 Z_3 \\ X_5 &= Y_3 Z_3 \end{aligned} \quad (130)$$

Zur Berechnung der Summe in (129) benutzt man nun wieder folgende Eigenschaften der Binomialverteilung (siehe z. B.: KENDALL, Vol. I, 1952):

$$\begin{aligned} \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v &= 1 = B_0(p) \\ \sum_{v=0}^8 v \binom{8}{v} q^{8-v} p^v &= 8p = B_1(p) \\ \sum_{v=0}^8 v^2 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v &= 56p^2 + 8p = B_2(p) \quad (131) \\ \sum_{v=0}^8 v^3 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v &= 336p^3 + 168p^2 + 8p = B_3(p) \\ \sum_{v=0}^8 v^4 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v &= 1680p^4 + 2016p^3 + 392p^2 + 8p = B_4(p) \end{aligned}$$

Es lassen sich nun auch ohne jede Schwierigkeit alle in (129) vorkommenden  $X$ -Terme explizit als Funktionen der Parameter  $\gamma$ ,  $\delta$ ,  $h$ ,  $\sigma$  und  $p$  bzw.  $\gamma^*$ ,  $\delta^*$ ,  $h^*$  und  $p$  darstellen und die Summen in (129) unter Verwendung von (131) berechnen. Doch soll hier auf die explizite Wiedergabe dieser sehr umfangreichen und äußerst unhandlichen Ausdrücke

verzichtet werden, da für die folgenden theoretischen Überlegungen diese expliziten Funktionen nicht erforderlich sind, und man mit der folgenden allgemeinen Formulierung auskommt:

$$\Delta p = \frac{pq\gamma}{s\sigma} \varphi\left(\frac{h}{\sigma}\right) \{ (X_1 B_4(p) + X_2 B_3(p) + X_3 B_2(p) + X_4 B_1(p) + X_5 B_0(p)) \} \quad (132)$$

oder in kürzerer Schreibweise

$$\Delta p = \frac{pq\gamma}{s\sigma} \varphi\left(\frac{h}{\sigma}\right) \sum_{r=1}^5 X_r B_{5-r}(p) \quad (133)$$

Diese Gleichung (133) ist die zu (100) analoge Formel im Fall einer quadratischen Approximation für die in einem Selektionsschritt erzielte Genfrequenzänderung.

Zur Untersuchung der Wirksamkeit der phänotypischen Selektion benötigt man — völlig analog wie im Fall der linearen Approximation — den expliziten Ausdruck der Funktion  $\Delta p = \Delta p(h)$  bei festen aber beliebigen anderen Parametern  $\gamma$ ,  $\delta$ ,  $\sigma$  und  $p$ . Hierzu ist es aber nach (133) erforderlich, die Funktion  $s = s(h)$  in ihrer analytischen Form zu kennen.

Aus der allgemein gültigen Gleichung (102) erhält man für  $1 - s$  bei quadratischer Approximation:

$$\begin{aligned} 1 - s &= \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \Phi(t_v) + \\ &\quad \frac{\gamma(q-p)}{\sigma} \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \varphi(t_v) - \\ &\quad \frac{(p^2 + q^2) \gamma^2}{2\sigma^2} \sum_{v=0}^8 \binom{8}{v} q^{8-v} p^v t_v \varphi(t_v) \end{aligned} \quad (134)$$

Setzt man nun schließlich auch noch für

$$\Phi(t_v) = \Phi\left(\frac{h}{\sigma} - \frac{(4-v)\delta}{\sigma}\right) \quad (135)$$

eine TAYLORREIHE an und bricht diese nach dem quadratischen Glied ab, so folgt:

$$\Phi(t_v) = \Phi\left(\frac{h}{\sigma}\right) - \frac{(4-v)\delta}{\sigma} \varphi\left(\frac{h}{\sigma}\right) - \frac{(4-v)^2 \delta^2}{2\sigma^2} \cdot \frac{h}{\sigma} \varphi\left(\frac{h}{\sigma}\right) \quad (136)$$

Durch Einsetzen von (136) in (134) und unter Anwendung der Beziehung (126) ergibt sich schließlich nach einiger Rechnung:

$$\begin{aligned} \frac{s}{\varphi\left(\frac{h}{\sigma}\right)} &= R\left(\frac{h}{\sigma}\right) + \frac{p-q}{\sigma} \left[ \gamma (Y_1 B_2(p) - Y_2 B_1(p) + Y_3) - 4\delta \right] \\ &\quad + \frac{4h\delta^2 (2 - 7pq)}{\sigma^3} + \frac{(p^2 + q^2) \gamma^2 W}{2\sigma^3} \end{aligned} \quad (137)$$

Dabei wurde zur Abkürzung gesetzt:

$$W = Y_1 (h - 4\delta) B_3(p) + Y_1 \delta B_3(p) - Y_2 (h - 4\delta) B_1(p) - Y_2 \delta B_2(p) + Y_3 (h - 4\delta) + Y_3 \delta B_1(p).$$

Einsetzen von (137) in (133) liefert die gesuchte explizite Schlußformel für die in einem Selektionsschritt erzielte Genfrequenzänderung  $\Delta p$  bei phänotypischer Selektion in Pflanzenbeständen mit Konkurrenz:

$$\Delta p = \frac{pq\gamma \cdot \sum_{r=1}^5 X_r B_{5-r}(p)}{\sigma \left\{ R\left(\frac{h}{\sigma}\right) + \frac{p-q}{\sigma} \left[ \gamma (Y_1 B_2(p) - Y_2 B_1(p) + Y_3) - 4\delta \right] + \frac{4h\delta^2 (2 - 7pq)}{\sigma^3} + \frac{(p^2 + q^2) \gamma^2 W}{2\sigma^3} \right\}} \quad (138)$$

Dieses ist die Endformel für  $\Delta p = \Delta p(\gamma, \delta, \sigma, h, p)$  im Fall quadratischer Approximation.

Es gelten auch hier nun wieder alle an der entsprechenden Stelle bei der linearen Approximation diskutierten Eigenschaften und Bemerkungen.

Nach (10) erhält man als explizite Berechnungsformel für den gesuchten Selektionsgewinn in Abhängigkeit von den Bestandes- und Selektionsparametern  $\gamma, \delta, p, \sigma$  und  $h$ :

$$\Delta M = \frac{2pq\gamma(\gamma - 4\delta) \sum_{r=1}^5 X_r B_{5-r}(p)}{\sigma \left\{ R\left(\frac{h}{\sigma}\right) + \frac{p-q}{\sigma} \left[ \gamma(Y_1 B_2(p) - Y_2 B_1(p) + Y_3) - 4\delta \right] + \frac{4h\delta^2(2-7pq)}{\sigma^3} + \frac{(p^2+q^2)\gamma^2 W}{2\sigma^3} \right\}} \quad (139)$$

Aus den Formeln (138) und (139) kann man nun alle gewünschten Zusammenhänge und Folgerungen sehr einfach ableiten.

Von großer Bedeutung für die phänotypische Selektion in Selbstbefruchtterpopulationen ist auch hier wieder der Spezialfall  $p = q = 0,50$ . Die Formel für die Genfrequenzänderung und den erzielten Selektionsgewinn kann man aus den allgemeinen Gleichungen (138) und (139) sehr leicht für  $p = q$  erhalten; da dieser Spezialfall gegenüber den Verhältnissen bei linearer Approximation nichts grundsätzlich Neues bringt, soll hier auf eine nähere Untersuchung und die explizite Wiedergabe der Formelausdrücke für  $\Delta p$  und  $\Delta M$  verzichtet werden.

Betrachtet man  $\Delta p$  und  $\Delta M$  als Funktionen von  $h$ , so kann man — wie im linearen Fall — danach fragen, welche Bedingungen erfüllt sein müssen und wo man selektieren muß, um einen vorgegebenen mindesten Selektionsgewinn zu erzielen. Für Einzelheiten sei auf die entsprechenden Überlegungen und Ableitungen des Falles der linearen Approximation verwiesen.

Auch der unter c) untersuchte Fall besonders hoher Umweltvarianz, der als Grenzfall für die praktische Züchtungsarbeit von besonderer Bedeutung ist, läßt sich für die  $\Delta p$ - bzw.  $\Delta M$ -Formeln im Fall der quadratischen Approximation völlig analog behandeln. Da dieser Spezialfall formal sehr einfach aus den allgemeinen Formeln (138) und (139) zu erhalten ist, soll hier auf die explizite Wiedergabe dieser beiden Funktionsausdrücke verzichtet werden.

Müßt man die Parameter  $\gamma, \delta$  und  $h$  in  $\sigma$ -Einheiten, so läßt sich die allgemeingültige  $\Delta p$ -Formel (138) wieder für Berechnungs- und Anwendungszwecke bequemer schreiben:

$$\Delta p = \frac{pq\gamma^* \cdot \sum_{r=1}^5 X_r B_{5-r}(p)}{R(h^*) + (p-q)[\gamma^*(Y_1 B_2(p) - Y_2 B_1(p) + Y_3) - 4\delta^*] + 4h^*(\delta^*)^2(2-7pq) + \frac{(p^2+q^2)(\gamma^*)^2 W^*}{2}} \quad (140)$$

Dabei wurde zur Abkürzung gesetzt:

$$W^* = \frac{W}{\sigma} = Y_1(h^* - 4\delta^*)B_2(p) + Y_1\delta^*B_3(p) - Y_2(h^* - 4\delta^*)B_1(p) - Y_2\delta^*B_2(p) + Y_3(h^* - 4\delta^*) + Y_3\delta^*B_1(p).$$

Auch hier gelten wieder sämtliche in Kapitel c3 des linearen Falles angestellten Betrachtungen und die dort diskutierten Zusammenhänge und Ergebnisse; es sei an dieser Stelle daher lediglich auf dieses Kapitel verwiesen.

Auch für die Gültigkeit der Approximationen (138)–(140) gelten die im Fall der linearen Approximation ausführlich diskutierten Überlegungen.

Als numerisches Beispiel für die Aussage und Anwendung der Formel (140) wurden in Tabelle 3 des Abschnitts

IV der vorliegenden Arbeit für den Fall  $\gamma = 30; p = 0,6; q = 0,4$ ; verschiedene große Konkurrenzwirkungen  $\delta$  und für verschiedene Umweltvarianzen  $\sigma^2$  die Genfrequenzänderung  $\Delta p$  und der erzielte Selektionsgewinn  $\Delta M$  berechnet.

Für eine ausführliche Diskussion dieser numerischen Resultate sowie auf weitere Ergebnisse und Folgerungen wie z. B.: Vergleich der Näherungslösungen bei linearer

und quadratischer Approximation, Untersuchung der unterschiedlichen Bedeutung der verschiedenen Parameter für  $\Delta p$  und  $\Delta M$ , Schlußfolgerungen für die Planung von Selektionsverfahren (z. B. Wahl der Selektionsintensität) usw. sei auf den Abschnitt IV der vorliegenden Arbeit verwiesen.

#### e) Bemerkungen zur beliebigen Approximation

Falls aus irgendwelchen Gründen die in III Eb und III Ed behandelten Fälle linearer und quadratischer Approximation nicht genügend genau sind, lassen sich jederzeit beliebig höhere Approximationen durchführen. Die in diesem Abschnitt III angewendeten Ansätze und Verfahren bleiben sämtlich bestehen, nur werden die benutzten TAYLORreihen — z. B. in den Formeln (85), (95), (102) und beim TAYLORreihenansatz von  $\Phi(t_v)$  — erst nach höheren Gliedern abgebrochen. Die mathematischen Formeln sind infolgedessen zwar immer länger und komplexer, doch bleiben die bei linearer und quadratischer Approximation benutzten Prinzipien bei der Ableitung der expliziten  $\Delta p$ - und  $\Delta M$ -Ausdrücke voll gültig und anwendbar.

Bei diesen höheren Approximationen tritt lediglich das — bisher nur für verschiedene kleinere Exponenten  $k = 1, 2, 3$  und  $4$  gelöste — neue Problem auf, Ausdrücke der Form (mit beliebig hohem  $k$ )

$$m_k' = \sum_{v=0}^8 v^k \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \quad (141)$$

zu berechnen.

Diese — auf den Nullpunkt bezogenen Momente  $m_k'$  der Ordnung  $k$  der Binomialverteilung kann man aber sehr leicht aus der folgenden allgemein gültigen Formel erhalten

$$\Delta p = \frac{pq\gamma^* \cdot \sum_{r=1}^5 X_r B_{5-r}(p)}{R(h^*) + (p-q)[\gamma^*(Y_1 B_2(p) - Y_2 B_1(p) + Y_3) - 4\delta^*] + 4h^*(\delta^*)^2(2-7pq) + \frac{(p^2+q^2)(\gamma^*)^2 W^*}{2}} \quad (140)$$

ten (siehe: KENDALL, Vol. I, 1952):

$$m_k' = \frac{1}{i^k} \left\{ \frac{d^k}{dt^k} \left[ (q + peit)^8 \right] \right|_{t=0} \quad (142)$$

(In dieser Formel bezeichnet  $i$  die imaginäre Einheit.)

Die wesentlichsten Schritte eines beliebigen Approximationsverfahrens sind also:

- 1) Auflösen bestimmter Funktionen wie  $\Phi(t_v \pm \gamma^*)$ ,  $\varphi(t_v)$  und  $\bar{\Phi}(t_v)$  in den interessierenden  $\Delta p$ - und  $\Delta M$ -Gleichungen in Polynome über TAYLORreihenentwicklungen.
- 2) Explizites Berechnen der dabei auftretenden Summenausdrücke der Form (141) über die Verwendung der Formeln (142) für die Momente der Binomialverteilung.

Selbstverständlich lassen sich sämtliche Überlegungen, Formeln und Ergebnisse dieses Kapitels E auch formal-mathematisch direkt für eine beliebig hohe Approximation formulieren. Da jedoch für den uns interessierenden biologischen Bereich lineare, höchstens jedoch quadratische Approximationen ausreichend sein dürften (wegen der in der Regel existierenden großen Umweltvarianz), soll in der vorliegenden Arbeit auf eine solche allgemeine mathematische Formulierung mit beliebig hoher Approximation nicht näher eingegangen werden.

#### IV. Numerisches Beispiel

Zur Demonstration der im vorhergehenden Abschnitt III abgeleiteten theoretischen Ergebnisse wird im vorliegenden Kapitel an Hand eines numerischen Beispiels im Fall  $\gamma = 30$ ;  $p = 0, 6$ ;  $q = 0, 4$ ; verschiedenen großen Konkurrenzwirkungsparametern  $\delta$  (2, 4, 5, 7) und verschiedenen großen Umweltvarianzen  $\sigma^2$  ( $\sigma = 40, 60, 80, 120, 180, 240, 300, 360, 420, 480, 540, 600$ ) die Genfrequenzänderung  $\Delta p$  und der erzielte Selektionsgewinn  $\Delta M$  bei phänotypischer Selektion berechnet.

Die numerischen Ergebnisse dieser Rechnungen sind in Tabelle 3 zusammengestellt.

Bei allen Berechnungen dieses Kapitels wurden für  $h^*$  keine negativen Werte angenommen, d. h. es wurde vorausgesetzt, daß  $h$  stets größer als  $K$  ist, was bedeutet, daß die Selektionsintensität nicht zu klein sein darf. In allen züchterisch interessierenden Fällen dürfte diese Annahme wohl stets erfüllt sein. Weiter werden bei allen numerischen Berechnungen nur  $h^*$ -Werte bis +4,00 benutzt. Auch diese Beschränkung stellt keine Einschränkung der abgeleiteten Ergebnisse dar, da noch höhere  $h^*$ -Werte — das bedeutet dann aber extrem hohe Selektionsintensitäten — wegen der in Abschnitt II diskutierten Zusammenhänge (Inzuchteffekte) für die züchterische Arbeit ohne besondere Bedeutung sind.

Aus den numerischen Ergebnissen der Tabelle 3 lassen sich die nachstehenden Folgerungen ableiten:

a) Die  $\Delta p$ - bzw.  $\Delta M$ -Werte sind im Fall der quadratischen Approximation stets kleiner als bei linearer Approximation. Durch die gröbere lineare Approximation werden die Effekte also überschätzt. Selbstverständlich wird dieser Unterschied „linear-quadratisch“ mit wachsender Umweltvarianz kleiner, da ja dann die notwendigen Voraussetzungen „genügend kleines  $\gamma^*$  und  $\delta^*$ “ — besonders für die Gültigkeit der linearen Approximation — immer besser erfüllt sind. Der Unterschied zwischen den Ergebnissen bei linearer und quadratischer Approximation ist jedoch auch selbst bei kleinen Umweltvarianzen erstaunlich gering. Für ein festes  $\sigma$  ist dieser Unterschied bei niedrigen  $h^*$ -Werten am kleinsten, und er wächst mit zunehmendem  $h^*$ , d. h. mit steigender Selektionsintensität. Schon ab einem  $\gamma : \sigma$ -Verhältnis von 1 : 10 liegt der größtmögliche Unterschied zwischen den Werten bei linearer und quadratischer Approximation immer unterhalb von 0,01. Bei kleineren  $\sigma$ -Werten sind die Unterschiede zwar etwas größer (besonders bei höheren  $h^*$ -Werten), doch liegen sie (bei nicht zu kleinen Umweltvarianzen) auch dann noch so nahe beieinander, daß der Unterschied oftmals unterhalb der Meßgenauigkeit liegen dürfte. Die vorhandenen Ergebnisse gelten für alle betrachteten  $\delta$ -Werte.

Zusammenfassend kann man also feststellen, daß schon die einfache lineare Approximation (außer bei kleinen Umweltvarianzen und hohen  $h^*$ -Werten) zu ausreichend genauen Abschätzungen für die Genfrequenzänderung  $\Delta p$  und somit auch für den Selektionsgewinn  $\Delta M$  führt.

b) Für die numerische Größe der  $\Delta p$ -Werte folgt aus Tabelle 3:  $\Delta p$  wächst mit zunehmendem  $h^*$ , d. h. mit steigender Selektionsintensität und wird sehr schnell kleiner bei größer werdender Umweltvarianz (bei konstant gehaltener Selektionsintensität). Auch dieses Resultat gilt für alle betrachteten Konkurrenzwirkungsparameterwerte. Für kleinere Umweltvarianzen und nicht zu niedrige  $h^*$ -Werte kann die in einem Selektionsschritt erzielte Genfrequenzänderung beträchtlich sein. Aber schon ab einem  $\gamma : \sigma$ -Verhältnis von 1 : 10 sind (für alle betrachteten Konkurrenzwirkungen und sämtliche möglichen Selektionspunkte) die erzielten Genfrequenzänderungen kleiner als 0,10. Auch diese Ergebnisse gelten für alle betrachteten  $\delta$ -Parameter.

c) Für einen bestimmten Selektionspunkt  $h^*$  und eine feste vorgegebene Umweltvarianz  $\sigma^2$  erhält man für wachsendes  $\delta$  je nach den numerischen Werten der anderen Parameter verschiedene Ergebnisse: Im Fall kleinerer Umweltvarianz ( $\sigma = 40$  und  $\sigma = 60$ ) wächst  $\Delta p$  mit zunehmendem  $\delta$  für beliebige Selektionspunkte  $h^*$ . Aber schon ab  $\sigma = 80$  zeigt sich ein anderes Bild: Für kleine  $h^*$ -Werte bleiben die vorherigen Ergebnisse bestehen, d. h.  $\Delta p$  wächst mit zunehmendem  $\delta$ , aber von irgendeinem für jede Parameterkombination charakteristischen Punkt auf Phänotypenskala ab (z. B.  $h^* = 2,50$  bei  $\sigma = 80$ ) nimmt  $\Delta p$  zunächst mit wachsendem  $\delta$  ( $\delta = 2$  und  $\delta = 4,5$ ) zu, um dann aber mit weiter ansteigendem  $\delta$  ( $\delta = 7$ ) wieder kleiner zu werden. Dieser „kritische Punkt“ auf der phänotypischen Skala verschiebt sich (in einem mittleren Umweltvarianzbereich von  $\sigma = 80$  bis  $\sigma = 240$ ) mit wachsender Umweltvarianz zu größeren  $h^*$ -Werten hin. Die Unterschiede in den  $\Delta p$ -Werten für die verschiedenen  $\delta$ 's (für ein festes  $h^*$ ) sind in diesem mittleren  $\sigma^2$ -Bereich nicht besonders groß und werden noch kleiner mit zunehmender Umweltvarianz, bis sie bei  $\sigma = 180$  fast verschwunden sind. Bei weiter wachsender Umweltvarianz — Fall  $\sigma = 240$  — ändert sich wieder das Bild der betrachteten Funktion  $\Delta p = \Delta p(\delta)$ : Hier nehmen die  $\Delta p$ -Werte für alle Selektionspunkte  $h^*$  zunächst zu (für  $\delta = 2$  und  $\delta = 4,5$ ), um dann bei  $\delta = 7$  wieder kleiner zu werden. Diese für die verschiedenen  $\delta$ 's existierenden Unterschiede in den  $\Delta p$ -Werten sind hier nun wesentlich größer als in den zuvor diskutierten Fällen. Ab  $\sigma = 300$  ist dieser „Maximumeffekt“ von  $\Delta p = \Delta p(\delta)$  wieder völlig verschwunden und die Werte für  $\Delta p$  nehmen für alle Selektionspunkte  $h^*$  mit wachsendem  $\delta$  stets zu. Wegen der Größe der in diesen Fällen existierenden Umweltvarianz ( $\gamma : \sigma = 1 : 10$  und kleiner) sind allein die  $\Delta p$  Werte schon äußerst klein und die soeben beschriebene Zunahme von  $\Delta p$  mit wachsendem  $\delta$  ist äußerst geringfügig. Man hat in diesen Parameterkombinationen dann also sehr kleine und fast konstant bleibende  $\Delta p$ -Werte vorliegen; es besteht dann keine nennenswerte Abhängigkeit mehr zwischen der Genfrequenzänderung und der Konkurrenzwirkung.

Faßt man — z. B. im Fall linearer Approximation — die allgemeingültige explizite  $\Delta p$ -Formel (107) als Funktion von  $\delta$  bei festgehaltenen anderen Parametern  $p$ ,  $\gamma$ ,  $h$  und  $\sigma$  auf, also  $\Delta p = \Delta p(\delta)$ , so läßt sich selbstverständlich dieses soeben diskutierte Verhalten der numerischen Werte auch mathematisch exakt durch eine Extremalbetrachtung dieser Funktion  $\Delta p = \Delta p(\delta)$  untersuchen und vollständig beschreiben. In der vorliegenden Arbeit soll jedoch auf die explizite Darstellung dieser Extremwertbedingungen und Extremwerteigenschaften nicht näher eingegangen werden.

Überhaupt lassen sich an Hand der expliziten  $\Delta p$ -Formel (107) solche Extremwertuntersuchungen auch in bezug auf alle anderen Parameter durchführen; also  $\Delta p = \Delta p(h)$ ,

Tabelle 3

$\gamma = 30; p=0, 6; q=0, 4; \sigma = 40$									$\gamma = 30; p=0, 6; q=0, 4; \sigma = 40$									$\gamma = 30; p=0, 6; q=0, 4; \sigma = 40$												
$\delta = 2$			$\delta = 4, 5$			$\delta = 7$			$\delta = 2$			$\delta = 4, 5$			$\delta = 7$			$\delta = 2$			$\delta = 4, 5$			$\delta = 7$						
$h$	Lin. $\Delta_p$	Approx. $\Delta_M$	Quadr. $\Delta_p$	Approx. $\Delta_M$	Lin. $\Delta_p$	Approx. $\Delta_M$	Quadr. $\Delta_p$	Approx. $\Delta_M$	Lin. $\Delta_p$	Approx. $\Delta_M$	Quadr. $\Delta_p$	Approx. $\Delta_M$	Lin. $\Delta_p$	Approx. $\Delta_M$	Quadr. $\Delta_p$	Approx. $\Delta_M$	Lin. $\Delta_p$	Approx. $\Delta_M$	Quadr. $\Delta_p$	Approx. $\Delta_M$	Lin. $\Delta_p$	Approx. $\Delta_M$	Quadr. $\Delta_p$	Approx. $\Delta_M$						
0,00	0,1324	5,8256	0,1193	5,2402	0,1280	3,3120	0,1225	2,9400	0,1440	0,5760	0,1251	0,5004	0,0906	3,9864	0,0866	3,8104	0,0931	2,2344	0,0884	2,1216	0,0957	0,3828	0,0899	0,3596	0,1144	0,4576	0,1061	0,4244		
0,25	0,1588	6,9812	0,1484	6,1600	0,1548	6,9252	0,1420	6,4320	0,1713	0,6052	0,1450	0,5800	0,1500	8,1204	0,1500	8,1042	0,1545	0,8002	0,2000	0,8000	0,1655	0,5620	0,2000	0,8000	0,1655	0,5620	0,2079	0,8316	0,2079	0,8316
0,50	0,1866	8,2104	0,1615	10,1600	0,1829	9,4296	0,1643	9,9420	0,2000	0,8002	0,1865	0,7460	0,1873	10,7840	0,1861	10,7224	0,1873	10,5456	0,2054	1,0376	0,2079	0,8316	0,2297	0,9188	0,2297	0,9188	0,2297	0,9188	0,2297	0,9188
0,75	0,2145	9,4820	0,1898	9,0828	0,2230	5,2380	0,1861	4,1624	0,2293	9,1972	0,2084	5,0016	0,2594	10,7840	0,2084	5,0456	0,2594	1,0376	0,2079	0,8316	0,2079	0,8316	0,2079	0,8316	0,2079	0,8316	0,2079	0,8316		
1,00	0,2424	10,7844	0,2064	9,0816	0,2519	4,0456	0,2084	5,0016	0,2822	6,7728	0,2312	5,5488	0,2899	1,1596	0,2822	6,7728	0,2312	5,5488	0,2899	1,1596	0,2297	0,9188	0,2297	0,9188	0,2297	0,9188	0,2297	0,9188		
1,25	0,2752	12,1122	0,2295	10,0980	0,2822	6,7728	0,2312	5,5488	0,2754	6,1008	0,3206	1,2824	0,2520	1,0080	0,2754	6,1008	0,3206	1,2824	0,2520	1,0080	0,2297	0,9188	0,2297	0,9188	0,2297	0,9188	0,2297	0,9188		
1,50	0,3058	13,4552	0,2531	11,1364	0,3124	7,5072	0,2542	6,1008	0,3206	1,2824	0,3206	1,2824	0,3206	1,0080	0,3206	1,2824	0,3206	1,0080	0,3206	1,0080	0,2297	0,9188	0,2297	0,9188	0,2297	0,9188	0,2297	0,9188		
1,75	0,3366	14,8104	0,2769	12,1836	0,3436	8,2464	0,2777	6,6648	0,3514	1,4056	0,3746	1,1908	0,3514	1,4056	0,3746	1,1908	0,3514	1,4056	0,3746	1,1908	0,3514	1,4056	0,3746	1,1908	0,3514	1,4056	0,3746	1,1908		
2,00	0,3674	16,1656	0,3011	13,2484	0,3743	8,9832	0,3014	7,2336	0,3822	1,7724	0,3822	1,7724	0,3822	1,0080	0,3822	1,7724	0,3822	1,0080	0,3822	1,0080	0,3514	1,4056	0,3514	1,4056	0,3514	1,4056	0,3514	1,4056		
2,25	0,3982	17,5208	0,3256	14,3264	0,4051	9,7224	0,3258	7,8096	0,4128	1,7724	0,4128	1,7724	0,4128	1,0080	0,4128	1,7724	0,4128	1,0080	0,4128	1,0080	0,3822	1,5284	0,3822	1,5284	0,3822	1,5284	0,3822	1,5284		
2,50	0,4289	18,8714	0,3503	15,4132	0,4357	10,4568	0,3497	8,3928	0,4432	1,7724	0,4432	1,7724	0,4432	1,0080	0,4432	1,7724	0,4432	1,0080	0,4432	1,0080	0,4128	1,5284	0,4128	1,5284	0,4128	1,5284	0,4128	1,5284		
2,75	0,4541	19,9804	0,3753	16,5132	0,4661	11,1864	0,3743	8,9832	0,4734	8,9832	0,4734	8,9832	0,4734	8,9832	0,4734	8,9832	0,4734	8,9832	0,4734	8,9832	0,4734	8,9832	0,4734	8,9832	0,4734	8,9832	0,4734	8,9832		
3,00	0,4900	21,5600	0,4005	17,6220	0,4961	11,9136	0,3992	9,5808	0,4243	10,1832	0,4243	10,1832	0,4243	10,1832	0,4243	10,1832	0,4243	10,1832	0,4243	10,1832	0,4243	10,1832	0,4243	10,1832	0,4243	10,1832	0,4243	10,1832		
3,25	0,5202	22,8888	0,4259	18,7396	0,5564	12,6336	0,4498	10,7952	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762		
3,50	0,5503	24,2132	0,4516	19,8704	0,5564	13,3488	0,4498	10,7952	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762		
3,75	0,5802	25,5288	0,4774	21,0056	0,5857	14,0568	0,4754	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762	0,5618	12,4762		
4,00	0,6098	26,8312	0,5035	22,1540	0,6150	14,7600	0,5013	12,0312	0,5618	12,0312	0,5618	12,0312	0,5618	12,0312	0,5618	12,0312	0,5618	12,0312	0,5618	12,0312	0,5618	12,0312	0,5618	12,0312	0,5618	12,0312	0,5618	12,0312		
$\gamma = 30; p=0, 6; q=0, 4; \sigma = 60$									$\gamma = 30; p=0, 6; q=0, 4; \sigma = 60$									$\gamma = 30; p=0, 6; q=0, 4; \sigma = 60$												
$\delta = 2$			$\delta = 4, 5$			$\delta = 7$			$\delta = 2$			$\delta = 4, 5$			$\delta = 7$			$\delta = 2$			$\delta = 4, 5$			$\delta = 7$						
0,00	0,0906	3,9864	0,0866	3,8104	0,0931	2,2344	0,0884	2,1216	0,0957	0,3828	0,0899	0,3596	0,0906	3,9864	0,0866	3,8104	0,0931	2,2344	0,0884	2,1216	0,0957	0,3828	0,0899	0,3596	0,1144	0,4576	0,1061	0,4244		
0,25	0,1088	4,7872	0,1029	4,5276	0,1116	2,6784	0,1047	2,5128	0,1144	2,9184	0,1216	2,9184	0,1144	2,9184	0,1216	2,9184	0,1216	2,9184	0,1216	2,9184	0,1216	2,9184	0,1216	2,9184	0,1216	2,9184	0,1216	2,9184		
0,50	0,1281	5,3636	0,1199	5,2756	0,1310	3,1440	0,1216	2,9184	0,1346	3,6288	0,1390	3,3360	0,1346	3,6288	0,1390	3,3360	0,1346	3,6288	0,1390	3,3360	0,1346	3,6288	0,1390	3,3360	0,1346	3,6288	0,1390	3,3360		
0,75	0,1444	6,3536	0,1374	6,0456	0,1515	4,7628	0,1445	4,1304	0,1721	7,1304	0,1567	7,0200	0,1567	7,1304	0,1567	7,0200	0,1567	7,1304	0,1567	7,0200	0,1567	7,1304	0,1567	7,0200	0,1567	7,1304	0,1567	7,0200		
1,00	0,1690	7,4360	0,1552	7,8200	0,1721	7,1304	0,1672	6,9256	0,1800	8,7200	0,1721	7,1304	0,1672	6,9256	0,1800	8,7200	0,1721	7,1304	0,1672	6,9256	0,1800	8,7200	0,1721	7,1304	0,1672	6,9256	0,1800	8,7200		
1,25	0,2119	10,2144	0,2272	9,9968	0,2589	6,2136	0,2120	5,0200	0,2589	6,2136	0,2262	5,4720	0,2262	5,4720	0,2262	5,4720	0,2262	5,4720	0,2262	5,4720	0,2262	5,4720	0,2262	5,4720	0,2262	5,4720	0,2262	5,4720		
1,50	0,2576	12,2144	0,2754	11,5676	0,3029	7,6269	0,2822	6,2136	0,2822	7,6269	0,2900	8,2466	0,2900	8,2466	0,2900	8,2466	0,2900	8,2466	0,2900	8,2466	0,2900	8,2466	0,2900	8,2466	0,2900	8,2466	0,2900	8,2466		
1,75	0,2996	13,4552	0,3029	12,1836	0,3257	9,9300	0,2822	6,2136	0,2822	7,6269	0,2900	8,2466	0,2900	8,2466	0,2900	8,2466	0,2900	8,2466	0,2900	8,2466	0,2900	8,2466	0,2900	8,2466	0,2900	8,2466	0,2900	8,2466		
2,00	0,3366	14,8104	0,3175	13,248																										

$\gamma = 30; p=0,6; q=0,4; \sigma = 300$				$\gamma = 30; p=0,6; q=0,4; \sigma = 300$				$\gamma = 30; p=0,6; q=0,4; \sigma = 300$				
$\delta = 2$				$\delta = 4,5$				$\delta = 7$				
$h^*$	Lin.	Approx.	Quadr.	Approx.	Lin.	Approx.	Quadr.	Approx.	Lin.	Approx.	Quadr.	Approx.
0,00	0,0189 0,8316	0,0189 0,8316	0,0190 0,4566	0,0190 0,4566	0,0190 0,4566	0,0190 0,4566	0,0190 0,4566	0,0190 0,4566	0,0191 0,0765	0,0191 0,0761	0,0191 0,0761	0,0191 0,0761
0,25	0,0228 1,0032	0,0228 1,0032	0,0229 0,5505	0,0229 0,5505	0,0229 0,5505	0,0229 0,5505	0,0229 0,5505	0,0229 0,5505	0,0230 0,0922	0,0230 0,0920	0,0230 0,0920	0,0230 0,0920
0,50	0,0270 1,1880	0,0269 1,1836	0,0271 0,6507	0,0270 0,6480	0,0270 0,6507	0,0270 0,6480	0,0270 0,6480	0,0270 0,6480	0,0272 0,1089	0,0271 0,1084	0,0271 0,1084	0,0271 0,1084
0,75	0,0314 1,3816	0,0313 1,3772	0,0315 0,7564	0,0314 0,7536	0,0315 0,7564	0,0314 0,7536	0,0314 0,7536	0,0314 0,7536	0,0316 0,1266	0,0315 0,1260	0,0315 0,1260	0,0315 0,1260
1,00	0,0366 1,5846	0,0358 1,5752	0,0361 0,8664	0,0359 0,8616	0,0361 0,8664	0,0359 0,8616	0,0359 0,8616	0,0362 0,1449	0,0361 0,1444	0,0362 0,1444	0,0361 0,1444	0,0361 0,1444
1,25	0,0407 1,7900	0,0405 1,7820	0,0408 0,9803	0,0406 0,9744	0,0408 0,9803	0,0406 0,9744	0,0406 0,9744	0,0410 0,1639	0,0407 0,1628	0,0410 0,1639	0,0407 0,1628	0,0410 0,1639
1,50	0,0456 2,0064	0,0453 1,9932	0,0457 1,0971	0,0454 1,0896	0,0456 1,0971	0,0454 1,0896	0,0456 1,0896	0,0458 0,1834	0,0455 0,1820	0,0458 0,1834	0,0455 0,1820	0,0458 0,1834
1,75	0,0508 2,2264	0,0502 2,2088	0,0507 1,2163	0,0503 1,2072	0,0507 1,2163	0,0503 1,2072	0,0503 1,2072	0,0508 0,2032	0,0504 0,2016	0,0508 0,2032	0,0504 0,2016	0,0508 0,2032
2,00	0,0555 2,4464	0,0552 2,4288	0,0557 1,3376	0,0553 1,3272	0,0555 1,3376	0,0553 1,3272	0,0555 1,3272	0,0559 0,2234	0,0554 0,2216	0,0559 0,2234	0,0554 0,2216	0,0559 0,2234
2,25	0,0607 2,6700	0,0602 2,6488	0,0609 1,4605	0,0603 1,4472	0,0607 2,6700	0,0602 2,6488	0,0609 1,4605	0,0610 0,2439	0,0604 0,2416	0,0610 0,2439	0,0604 0,2416	0,0610 0,2439
2,50	0,0656 2,8956	0,0653 2,8732	0,0660 1,5846	0,0654 1,5696	0,0660 2,8956	0,0653 2,8732	0,0660 1,5846	0,0661 0,2645	0,0655 0,2620	0,0661 0,2645	0,0655 0,2620	0,0661 0,2645
2,75	0,0713 3,1240	0,0703 3,0932	0,0712 1,7098	0,0705 1,6926	0,0713 3,1240	0,0703 3,0932	0,0712 1,7098	0,0713 0,2853	0,0705 0,2820	0,0713 0,2853	0,0705 0,2820	0,0713 0,2853
3,00	0,0763 3,3572	0,0754 3,3176	0,0765 1,8358	0,0755 1,8120	0,0763 3,3572	0,0754 3,3176	0,0765 1,8358	0,0766 0,3063	0,0756 0,3024	0,0766 0,3063	0,0756 0,3024	0,0766 0,3063
3,25	0,0817 3,5860	0,0805 3,5420	0,0818 1,9625	0,0806 1,9344	0,0817 3,5860	0,0805 3,5420	0,0818 1,9625	0,0818 0,3273	0,0807 0,3228	0,0818 0,3273	0,0807 0,3228	0,0818 0,3273
3,50	0,0868 3,8190	0,0856 3,7684	0,0874 2,0893	0,0857 2,0568	0,0868 3,8190	0,0856 3,7684	0,0874 2,0893	0,0871 0,3484	0,0858 0,3432	0,0871 0,3484	0,0858 0,3432	0,0871 0,3484
3,75	0,0921 4,0524	0,0907 3,9908	0,0924 2,2170	0,0898 2,1792	0,0921 4,0524	0,0907 3,9908	0,0924 2,2170	0,0924 0,3695	0,0909 0,3636	0,0924 0,3695	0,0909 0,3636	0,0924 0,3695
4,00	0,0974 4,2856	0,0958 4,2152	0,0977 2,3447	0,0959 2,3016	0,0974 4,2856	0,0958 4,2152	0,0977 2,3447	0,0977 0,3907	0,0960 0,3840	0,0977 0,3907	0,0960 0,3840	0,0977 0,3907
$\gamma = 30; p=0,6; q=0,4; \sigma = 360$				$\gamma = 30; p=0,6; q=0,4; \sigma = 360$				$\gamma = 30; p=0,6; q=0,4; \sigma = 360$				
$\delta = 2$				$\delta = 4,5$				$\delta = 7$				
0,00	0,0158 0,6952	0,0158 0,6952	0,0159 0,3810	0,0159 0,3816	0,0159 0,3810	0,0159 0,3816	0,0159 0,3816	0,0159 0,0638	0,0159 0,0636	0,0159 0,0638	0,0159 0,0636	0,0159 0,0638
0,25	0,0191 0,8800	0,0190 0,8360	0,0191 0,4594	0,0191 0,4588	0,0191 0,4594	0,0191 0,4588	0,0191 0,4588	0,0192 0,0769	0,0192 0,0768	0,0192 0,0769	0,0192 0,0768	0,0192 0,0769
0,50	0,0228 0,9944	0,0225 0,9900	0,0226 0,5432	0,0222 0,5424	0,0226 0,5432	0,0222 0,5424	0,0226 0,5424	0,0227 0,0909	0,0227 0,0908	0,0227 0,0909	0,0227 0,0908	0,0227 0,0909
0,75	0,0261 1,1528	0,0262 1,1528	0,0263 0,6315	0,0262 0,6288	0,0263 0,6315	0,0262 0,6288	0,0263 0,6315	0,0264 0,1056	0,0263 0,1052	0,0264 0,1056	0,0263 0,1052	0,0264 0,1056
1,00	0,0300 1,3244	0,0300 1,3200	0,0301 0,7237	0,0301 0,7224	0,0301 0,7237	0,0301 0,7224	0,0301 0,7224	0,0302 0,1216	0,0301 0,1204	0,0302 0,1216	0,0301 0,1204	0,0302 0,1216
1,25	0,0338 1,4960	0,0337 1,4920	0,0339 0,8720	0,0338 0,8690	0,0338 1,4960	0,0337 1,4920	0,0339 0,8720	0,0340 0,1360	0,0338 0,1354	0,0340 0,1360	0,0338 0,1354	0,0340 0,1360
1,50	0,0381 1,6760	0,0379 1,6720	0,0382 1,0768	0,0381 1,0736	0,0381 1,6760	0,0379 1,6720	0,0382 1,0768	0,0384 0,1467	0,0382 0,1463	0,0384 0,1467	0,0382 0,1463	0,0384 0,1467
1,75	0,0423 1,8612	0,0421 1,8584	0,0424 1,2848	0,0423 1,2818	0,0423 1,8612	0,0421 1,8584	0,0424 1,2848	0,0425 0,1548	0,0423 0,1544	0,0425 0,1548	0,0423 0,1544	0,0425 0,1548
2,00	0,0465 2,0460	0,0463 2,0372	0,0466 2,2320	0,0465 2,2216	0,0465 2,0460	0,0463 2,0372	0,0466 2,2320	0,0467 0,1868	0,0465 0,1866	0,0467 0,1868	0,0465 0,1866	0,0467 0,1868
2,25	0,0508 2,2352	0,0505 2,2220	0,0509 1,2216	0,0508 1,2144	0,0508 2,2352	0,0505 2,2220	0,0509 1,2216	0,0510 0,2039	0,0507 0,2028	0,0510 0,2039	0,0507 0,2028	0,0510 0,2039
2,50	0,0551 2,4244	0,0548 2,4112	0,0552 1,3259	0,0550 1,3209	0,0551 2,4244	0,0548 2,4112	0,0552 1,3259	0,0553 0,2213	0,0549 0,2196	0,0553 0,2213	0,0549 0,2196	0,0553 0,2213
2,75	0,0595 2,6180	0,0591 2,6004	0,0596 1,4310	0,0592 1,4208	0,0595 2,6180	0,0591 2,6004	0,0596 1,4310	0,0597 0,2388	0,0592 0,2368	0,0597 0,2388	0,0592 0,2368	0,0597 0,2388
3,00	0,0639 2,8194	0,0634 2,7896	0,0640 1,5369	0,0635 1,5240	0,0639 2,8194	0,0634 2,7896	0,0640 1,5369	0,0641 0,2564	0,0635 0,2540	0,0641 0,2564	0,0635 0,2540	0,0641 0,2564
3,25	0,0683 3,0052	0,0677 2,9788	0,0685 1,6433	0,0678 1,6272	0,0683 3,0052	0,0677 2,9788	0,0685 1,6433	0,0685 0,2741	0,0679 0,2716	0,0685 0,2741	0,0679 0,2716	0,0685 0,2741
3,50	0,0723 3,2032	0,0721 3,1724	0,0729 1,7502	0,0721 1,7304	0,0723 3,2032	0,0721 3,1724	0,0729 1,7502	0,0730 0,2919	0,0722 0,2888	0,0730 0,2919	0,0722 0,2888	0,0730 0,2919
3,75	0,0772 3,3968	0,0764 3,3616	0,0773 1,8574	0,0765 1,8360	0,0772 3,3968	0,0764 3,3616	0,0773 1,8574	0,0774 0,3097	0,0765 0,3060	0,0774 0,3097	0,0765 0,3060	0,0774 0,3097
4,00	0,0817 3,5948	0,0807 3,5508	0,0819 1,9649	0,0808 1,9392	0,0817 3,5948	0,0807 3,5508	0,0819 1,9649	0,0819 0,3275	0,0809 0,3236	0,0819 0,3275	0,0809 0,3236	0,0819 0,3275
$\gamma = 30; p=0,6; q=0,4; \sigma = 420$				$\gamma = 30; p=0,6; q=0,4; \sigma = 420$				$\gamma = 30; p=0,6; q=0,4; \sigma = 420$				
$\delta = 2$				$\delta = 4,5$				$\delta = 7$				
0,00	0,0136 0,5984	0,0135 0,5940	0,0136 0,3268	0,0136 0,3136	0,0136 0,5984	0,0135 0,5940	0,0136 0,3268	0,0137 0,0547	0,0137 0,0548	0,0137 0,0547	0,0137 0,0548	0,0137 0,0547
0,25	0,0161 0,7216	0,0160 0,7172	0,0164 0,3936	0,0164 0,3836	0,0161 0,7216	0,0160 0,7172	0,0164 0,3936	0,0165 0,0559	0,0165 0,0560	0,0165 0,0559	0,0165 0,0560	0,0165 0,0559
0,50	0,0191 0,8740	0,0189 0,8468	0,0190 0,4541	0,0189 0,4456	0,0191 0,8740	0,0189 0,8468	0,0190 0,4541	0,0192 0,0577	0,0192 0,0576	0,0192 0,0577	0,0192 0,0576	0,0192 0,0577
0,75	0,0226 0,9944	0,0225 0,9900	0,0226 0,5451	0,0225 0,5356	0,0226 0,9944	0,0225 0,9900	0,0226 0,5451	0,0227 0,0592	0,0227 0,0592	0,0227 0,0592	0,0227 0,0592	0,0227 0,0592
1,00	0,0262 1,1264	0,0260 1,1220	0,0263 0,6544	0,0262 0,6420	0,0262 1,1264	0,0260 1,1220	0,0263 0,6544	0,0264 0,0606	0,0263 0,0605	0,0264 0,0606	0,0263 0,0605	0,0264 0,0606
1,25	0,0301 1,2628	0,0298 1,2584	0,0302 0,6688	0,0301 0,6572	0,0301 1,2628	0,0298 1,2584	0,0302 0,6688	0,0303 0,0688	0,0302 0,0686	0,0303 0,0688	0,0302 0,0686	0,0303 0,0688
1,50	0,0338 1,4092	0,0331 1,3992	0,0339 0,7657	0,0331 0,7532	0,0338 1,4092	0,0331 1,3992	0,0339 0,7657	0,0340 0,1276	0,0339 0,1276	0,0340 0,1276	0,0339 0,1276	0,0340 0,1276
1,75	0,0374 1,5520	0,0368 1,5320	0,0376 0,8239	0,								

$\Delta p = \Delta p(\gamma)$  und  $\Delta p = \Delta p(p)$  — immer zu verstehen bei festgehaltenen restlichen Parametern. Auch diese mathematischen Extremwertuntersuchungen der zuvor genannten verschiedenen  $\Delta p$ -Funktionen sollen in der bereits früher erwähnten nachfolgenden theoretischen Arbeit behandelt werden. Für die Planung von Züchtungs- und Selektionsprogrammen — z. B. Frage nach der Größe der zu wählenden optimalen Selektionsintensität usw. — spielen diese Extremwertergebnisse — besonders natürlich für die Funktion  $\Delta p = \Delta p(h)$  — eine äußerst wichtige Rolle.

Wegen der Größe der in unserem numerischen Beispiel angenommenen Umweltvarianzen existieren dabei keine nichttrivialen Quasi-Gleichgewichte, da wegen der starken Überlappung der verschiedenen Normalverteilungen  $N(\mu_{ij}, \sigma^2)$  die in den früheren Kapiteln diskutierten Bedingungen für Quasi-Gleichgewichte nicht erfüllt sein können.

Für den Selektionsgewinn  $\Delta M$  gelten völlig analoge Überlegungen und Schlußfolgerungen, wie sie soeben für die Genfrequenzänderung  $\Delta p$  diskutiert wurden.

Für weitere Betrachtungen zur numerischen Größe der verschiedenen Effekte sowie deren Abhängigkeit von den einzelnen Parametern sei auf die numerischen Ergebnisse der Tabelle 3 verwiesen.

## V. Zusammenfassung und Schlußfolgerungen

Unter der durch zahlreiche experimentelle Ergebnisse gestützten Annahme, daß Konkurrenzenschaften und Konkurrenzverhalten von Pflanzen wie normale quantitativ-genetische Merkmale aufgefaßt und behandelt werden können, wurden unter Anwendung eines einfachen linearen genetischen Konkurrenzmodells (Darstellung in Kapitel I B) Fragen der phänotypischen Selektion in Pflanzenbeständen mit Konkurrenz sowohl aus mehr praktisch-züchterischer als auch aus theoretisch-populationsgenetischer Sicht untersucht.

In der Pflanzenzüchtung spielt die phänotypische Selektion — zumindest für erste Schritte von Züchtungsprogrammen (wie z. B. die Anlage von Samenplantagen in der Forstpflanzenzüchtung usw.) — eine sehr entscheidende Rolle, bevor sich weitere Züchtungsschritte wie Mehrstufigenselektion, Nachkommenschaftsprüfung usw. sinnvoll anschließen können. Zur Planung von Züchtungsprogrammen — z. B. für die Frage nach der zu wählenden optimalen Selektionsintensität — sind daher populationsgenetische Kenntnisse über die Abhängigkeit des Selektionsgewinns von den Bestandes- und Selektionsparametern — besonders aber von den Konkurrenzenschaften und der Konkurrenzstruktur des betrachteten Pflanzenbestandes — unbedingt erforderlich.

„Nichtberücksichtigung von Konkurrenz führt zur überhöhten Schätzung der genetischen Varianz und damit auch zu einer überhöhten Schätzung der Heritabilität, die für Züchtungsprogramme und deren Erfolg die entscheidende numerische Größe darstellt. Durch eine quantitative Einschätzung dieser Konkurrenzeffekte — oder wenigstens ihrer Größenordnung — könnte man die Ergebnisse dementsprechend korrigieren, und man käme sicherlich zu höheren Selektionsgewinnen“ (siehe Kap. I A). Eine für die Züchtung wichtige Frage ist daher: „Wie stark sind oder können die durch Konkurrenz bedingten Verzerrungseffekte bei phänotypischer Selektion sein, und wie kann man durch entsprechende Versuchsplanung — etwa über die Wahl eines passenden Selektionsverfahrens, über die Selektionsintensität usw. — diese Verzerrungen und damit auch den Selektionsgewinn direkt beeinflussen?“ (siehe Kap. I C).

Neben diesen mehr praktisch-züchterischen Problemen über die Zusammenhänge zwischen dem Selektionserfolg und den Konkurrenzenschaften des Bestandes interessierte in der vorliegenden Arbeit ein zweiter, mehr populationsgenetisch-theoretischer Fragenkomplex: „In Populationsgenetik und Evolutionslehre ist die Bedeutung der Konkurrenz als wesentlichem Faktor der natürlichen Selektion seit langem erkannt, ohne daß jedoch ihr Einfluß auf die schließliche genetische Struktur von Pflanzenbeständen bekannt sei. In vielen biologischen Systemen dürfte reine Massenauslese eine wesentliche Komponente der natürlichen Selektion darstellen. So untersuchten SCHUTZ, BRIM und USANIS (1968) erstmals Systeme mit durch Konkurrenzeffekte bedingten Rückkopplungsmechanismen, die zu stabilen populationsgenetischen Gleichgewichten führen können. Auch das in zahlreichen experimentellen Untersuchungen immer wieder aufgefundene Phänomen des Aufrechterhaltens einer überraschend großen Zahl von Polymorphismen in Pflanzenbeständen (selbst bei hochgradig selbstbefruchtenden Arten) ist für Populationsgenetik und Evolutionslehre eine zentrale Frage, die bisher meist durch die Annahme eines Selektionsvorteils der Heterozygoten erklärt worden ist. Es zeigt sich, daß zur Klärung dieser Effekte und Mechanismen die Konkurrenzphänomene einen anderen Zugang liefern können“ (siehe Kap. I C).

In der vorliegenden Arbeit wurde stets eine „genügend große“ Population vorausgesetzt. Auf Fragen des Einflusses einer endlichen begrenzten Populationsgröße, die sowohl für die zuvor genannten praktisch-züchterischen Fragen des Selektionsgewinns bei phänotypischer Selektion als auch für die soeben diskutierten mehr populationsgenetisch-theoretischen Zusammenhänge der Polymorphismen und populationsgenetischen Gleichgewichte von ganz entscheidender Bedeutung sind, wurde in der vorliegenden Arbeit nicht näher eingegangen. Siehe hierzu (als zusätzliche Ergänzung zu den früher angegebenen Literaturhinweisen) z. B.: LATTER und NOVITSKI (1969), LATTER (1965 a, 1965 b, 1966 a, 1966 b, 1970), KIMURA und OHTA (1970), HILL und ROBERTSON (1966), MATHER (1955), LATTER und ROBERTSON (1962), KOJIMA (1961) u. a.

Als zweite größere Einschränkung — neben der Nichtberücksichtigung der Effekte des begrenzten Populationsumfangs — wurde in der vorliegenden Arbeit nur der Fall rein additiver Genwirkung in den beiden Merkmalen „Konkurrenzfähigkeit“ und „Konkurrenzwirkung“ behandelt, d. h. Dominanzeffekte blieben vorerst außer Betracht.

In Kapitel I D wurde zunächst gezeigt, daß unter den zuvor genannten Voraussetzungen der Selektionsgewinn  $\Delta M$  bei phänotypischer Selektion der erzielten Genfrequenzänderung  $\Delta p$  direkt proportional ist, d. h. aber, daß sich die weitere Betrachtung der phänotypischen Selektion auf die Untersuchung der Funktion  $\Delta p = f(p)$  beschränken kann. Die beiden Hauptfragen, die dabei zunächst im Mittelpunkt standen, lauteten:

1) Gibt es Gleichgewichte  $\Delta p = 0$  und in welchen Konkurrenz- und Selektionsbereichen liegen sie?

2) Wie hängt die in einem Selektionsschritt erzielte Genfrequenzänderung  $\Delta p$  von der Bestandesstruktur und dem angewandten Selektionsverfahren ab oder mit anderen Worten: Wie lautet der explizite Ausdruck der Funktion  $\Delta p$  in Abhängigkeit von den genetischen-, Konkurrenz- und Selektionsparametern des zugrundeliegenden Bestandes.

Im Fall sehr kleiner sonstiger Umweltvarianz (neben der Konkurrenzvarianz) (siehe Abschnitt II) wurde in Ka-

pitel II B gezeigt, daß es — allerdings nur im Bereich großer Konkurrenzvarianz ( $0 < |z| < 0,50$ ) — zu jeder Selektionsintensität eine Reihe verschiedener nichttrivialer Genfrequenzen  $p$  mit  $\Delta p = 0$  (und damit auch  $\Delta M = 0$ ) gibt. Dabei liegen die Gleichgewichte bei um so höheren Genfrequenzen, je höher die Selektionsintensität ist, so daß bei genügend hohen Selektionsintensitäten ein relativ großer gleichgewichtsfreier Genfrequenzbereich existiert. Einer Beeinflussung des Selektionserfolgs durch eine Erhöhung der Selektionsintensität können jedoch gewisse Grenzen gesetzt sein, wenn die Größe der Population begrenzt ist und infolgedessen bei einer zu starken Selektionsintensität Inzuchteffekte auftreten können, die den gewünschten Selektionserfolg zum Teil wieder aufheben.

Für die Genfrequenzänderung außerhalb der Gleichgewichte sind in Kapitel II B explizite Formeln angegeben.

Zusammenfassend wurde in Abschnitt II also folgendes gezeigt: Bei großer Konkurrenzvarianz ( $0 < |z| < 0,50$ ) und sehr kleiner sonstiger Umweltvarianz (die Bedingungen hierfür werden in II B ausführlich diskutiert) existieren bei fortgesetzter phänotypischer Selektion (mit konstanter Selektionsintensität) populationsgenetische Gleichgewichte  $\Delta p = 0$ , in denen die Selektion zu keinem weiteren Gewinn mehr führt. Die durch Konkurrenzeffekte bedingte Existenz einer Reihe auseinanderliegender Gleichgewichte läßt daher eine ausschließlich phänotypische Selektion in Pflanzenbeständen mit großer Konkurrenzvarianz doch äußerst problematisch erscheinen.

Abschließend werden im Kapitel II B die Zusammenhänge dieser Ergebnisse über Gleichgewichte und Gleichgewichtsbedingungen mit den zuvor besprochenen populationsgenetisch-theoretischen Fragen über die die Polymorphismen und die Heterozygotie aufrechterhaltenden Mechanismen ausführlich diskutiert.

Im eigentlichen Hauptteil der vorliegenden Arbeit — dem (gegenüber Abschnitt II) realistischeren Fall beliebiger Umweltvarianz — liegen die zu II analogen Probleme und Zusammenhänge — auch von mathematisch-statistischer Seite her — ungleich schwieriger. Zunächst wird in Kapitel III B gezeigt, daß in diesem Fall (aus gewissen dort näher diskutierten 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. III B).

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)).

Nach einfachen heuristischen Überlegungen zur Lage der „Quasi-Gleichgewichte“ (Kap. III C) wurden dann im folgenden Kapitel 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  $\Delta p$  formalmäßig abgeleitet und zum Teil graphisch dargestellt (Abbildungen 1a—1d).

Die Abhängigkeit der Genfrequenzänderung  $\Delta p$  von den übrigen Parametern sowie die Zusammenhänge mit den Genfrequenzänderungen durch „random genetic drift“ werden dabei ausführlich diskutiert (siehe hierzu auch: Abbildungen 2a—2d).

Wesentlich exaktere Darstellungen der durch die phänotypische Selektion bewirkten Genfrequenzänderung  $\Delta p$  und damit auch des Selektionsgewinns  $\Delta M$  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) im Kapitel III E a explizite allgemeingültige Formeln für die Genfrequenzänderung bei phänotypischer Selektion hergeleitet. Es schließen sich in III E b — 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.

Alle im Fall „Lineare Approximation“ durchgeföhrten Ansätze, Überlegungen und Formel-Ableitungen wurden schließlich im Kapitel III E d auch für den Fall „Quadratische Approximation“ angegeben und diskutiert; diese quadratische Approximation führt zu exakteren Resultaten mit einem größeren Anwendungs- und Gültigkeitsbereich.

Abschließend sind in Abschnitt III dann noch Möglichkeiten beschrieben, wie eventuell erforderliche höhere Approximationen durchgeführt werden können.

In Abschnitt IV wurden Genfrequenzänderung und Selektionsgewinn in einem numerischen Beispiel (für verschiedene Konkurrenzwirkungsparameter, verschiedene Umweltvarianzen und verschiedene Selektionspunkte auf der phänotypischen Skala) berechnet. Die in tabellarischer Form angegebenen Ergebnisse werden ausführlich diskutiert.

Gerade diese numerischen Betrachtungen zeigen auch die Komplexität der Zusammenhänge zwischen Genfrequenzänderung bzw. Selektionsgewinn und den Bestandes- und Selektionsparametern: Es ist keineswegs so — wie man vielleicht aufgrund „rein anschaulicher“ Überlegungen annehmen könnte — daß z. B. die Genfrequenzänderung um so größer oder kleiner wäre, je kleiner oder größer die Konkurrenzwirkungsparameter sind, sondern es existieren in manchen Bereichen — siehe das numerische Beispiel — für jede Parameterkombination charakteristische  $\Delta p$ -Maxima, d. h. ganz bestimmte  $\delta$ -Werte, für die die Genfrequenzänderung maximal wird.

Bei einer genaueren Untersuchung und Planung von Selektionsprogrammen muß man also stets die in den Abschnitten II bzw. III diskutierten allgemeingültigen expliziten Funktionsausdrücke von  $\Delta p$  und  $\Delta M$  den Überlegungen und Schlußfolgerungen zugrunde legen.

---

Ein Vergleich der Ergebnisse der beiden Abschnitte II und III zeigt, daß die Umweltvarianz durchaus nicht ausschließlich züchterisch ungünstige Auswirkungen hat, denn unter den Voraussetzungen von Abschnitt III verhindert das Vorhandensein einer beträchtlichen Umweltvarianz die

Existenz von „exakten“ Gleichgewichten  $\Delta p = 0$ , was für die Züchtung ja „Stellen“ sind, in denen fortgeführte phänotypische Selektion (mit konstant gehaltener Selektionsintensität) zu keinem weiteren Selektionsgewinn mehr führt. Diese positive Auswirkung der Umweltvarianz beruht natürlich darauf, daß durch eine größere Varianz  $\sigma^2$  der phänotypischen Werte  $P_{ijk}$  auch die verschiedenen — den einzelnen Normalverteilungen  $N(\mu_{ij}, \sigma^2)$  zugrunde liegenden — genotypischen Werte über einen größeren Bereich „verteilt“ sind. Doch überwiegen selbstverständlich die negativen Eigenschaften und Einflüsse der Umweltvarianz auf die Erfolgsaussichten der phänotypischen Selektion bei weitem; z. B. in der Auswirkung, daß die  $\Delta p$ - bzw.  $\Delta M$ -Werte mit wachsender Umweltvarianz doch sehr schnell sehr klein werden (siehe hierzu die numerischen Ergebnisse der Tabelle 3).

Für die für die praktische Anwendung interessierende Frage, wann und unter welchen Bedingungen welche der abgeleiteten Formeln für die durch phänotypische Selektion in einem Selektionsschritt erzielte Genfrequenzänderung und damit auch für den Selektionsgewinn gültig sind, kann man aus den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit die folgenden „Anwendungsregeln“ geben:

- 1) Bei verschwindender oder aber sehr kleiner sonstiger Umweltvarianz (neben der Konkurrenzvarianz) (die Bedingungen für dieses „sehr klein“ sind in Abschnitt II explizit angegeben) gelten alle Formeln, Ergebnisse und Schlußfolgerungen des Abschnitts II.
- 2) Bei genügend großer sonstiger Umweltvarianz (auch hier werden die Bedingungen für „genügend groß“ in Abschnitt III angegeben und diskutiert) gelten die in Abschnitt III über Approximationsansätze vermitteltes TAYLORreihen erhaltenen Formeln und Ergebnisse.
- 3) Offen ist damit also lediglich noch der Bereich „mittlerer Umweltvarianz“ d. h. der Bereich, in der die numerische Größe der Umweltvarianz weder als „genügend klein“ noch als „genügend groß“ bezeichnet werden kann. In diesem Fall gelten dann die allgemeingültigen — für beliebige Umweltvarianzen geltenden — Formeln (46) bis (50), für deren Berechnung und Anwendung man allerdings Methoden der numerischen Mathematik heranziehen muß.

Somit sind alle möglichen Fälle in bezug auf die numerische Größe der Umweltvarianz klassifiziert. Wie jedoch die überwiegende Zahl der bisherigen diesbezüglichen experimentellen Konkurrenzuntersuchungen gezeigt hat, ist die in realen Beständen existierende Umweltvarianz (trotz Versuchsplanung und Wahrung sämtlicher Vorsichtsmaßnahmen) in dem uns interessierenden biologischen Bereich in der Regel sehr viel größer als die betreffenden Parameter („genügend große“ Umweltvarianz bedeutet exakt ja auch lediglich, daß die Umweltstandardabweichung  $\sigma$  gegenüber den genotypischen Unterschieden in den beiden Merkmalen „Konkurrenzfähigkeit“ und „Konkurrenzwirkung“ „genügend groß“ ist), so daß die Voraussetzung „genügend große Umweltvarianz“ dann stets ausreichend genau realisiert ist.

In den weitaus meisten praktisch interessierenden Fällen dürften also die Formeln, Ergebnisse und Schlußfolgerungen des Abschnitts III zur Anwendung kommen.

#### Zusammenfassung von Teil 4

Zur Untersuchung der Wirksamkeit der phänotypischen Selektion in Pflanzenbeständen mit Konkurrenzeffekten und beliebiger sonstiger Umweltvarianz wurden in Teil 3 explizite Ausdrücke (durch Approximation über Taylorrei-

hen) für die in einem Selektionsschritt erzielte Genfrequenzänderung  $\Delta p$  und damit auch für den Selektionsgewinn  $\Delta M$  abgeleitet und diskutiert. Alle diese im Fall „Lineare Approximation“ durchgeführten Ansätze, Überlegungen und Formel-Ableitungen wurden schließlich in dem vorliegenden 4. Teil der Arbeit (Kap. III Ed) auch für den Fall „Quadratische Approximation“ angegeben und diskutiert. Diese quadratische Approximation führt zu exakteren Resultaten mit einem größeren Anwendungs- und Gültigkeitsbereich.

Abschließend werden dann in Abschnitt III noch Möglichkeiten beschrieben, wie eventuell erforderliche höhere Approximationen durchgeführt werden können.

In Abschnitt IV wurden Genfrequenzänderung und Selektionsgewinn in einem numerischen Beispiel (für verschiedene Konkurrenzwirkungsparameter, verschiedene Umweltvarianzen und verschiedene Selektionspunkte auf der phänotypischen Skala) berechnet. Die in tabellarischer Form angegebenen Ergebnisse werden ausführlich diskutiert, und es werden allgemeingültige Folgerungen daraus abgeleitet.

Abschließend werden in der vorliegenden Arbeit zunächst die Ergebnisse der beiden Abschnitte II (kleine Umweltvarianz) und III (beliebige Umweltvarianz) verglichen, und schließlich wird die für die praktische Anwendung interessierende Frage untersucht, wann und unter welchen Bedingungen welche der abgeleiteten Formeln für die durch phänotypische Selektion in einem Selektionsschritt erzielte Genfrequenzänderung und damit auch für den Selektionsgewinn gültig sind, und es werden aufgrund der Ergebnisse der vorliegenden Arbeit Anwendungsregeln gegeben und diskutiert.

**Schlagworte zu Teil 4:** Phänotypische Selektion, Konkurrenz, Genfrequenzänderung und Selektionsgewinn bei positiver Massenauslese, numerisches Beispiel.

#### Summary of part 4

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

To study the efficiency of phenotypic selection in plant stands with competitive effects and arbitrary other environmental variance explicit expressions (deduced by approximation with taylorseries) of the change of gene-frequency  $\Delta p$  and the gain of selection  $\Delta M$ , which is reached in one step of selection, are derived and discussed in the previously published parts of this paper.

All results, considerations and formulae, which are obtained in the case “linear approximation” are now given and discussed too in the present part 4 of the paper (chapter III E d) for the case “quadratic approximation”. With this “quadratic approximation” one obtains results, which are more precise and which have a larger region of applicability and validity.

Finally in chapter III possibilities are described how to develop approximations of a higher degree, if they are needed eventually. In chapter IV the change in gene-frequency and the gain of selection are computed for a numerical example — for different numerical parameter-values of the character “competitive influence”, for different numerical values of the environmental variance and for different points of selection on the phenotypic scale.

The results — given in tabular form — are discussed intensively and inferences of general validity are deduced from the results of this numerical example.

Next the results of chapter II (small environmental variance) and chapter III (arbitrary environmental variance) are compared. A question with special interest for practical application is investigated finally: When and under which conditions which of the derived formulae for the change in gene-frequency and therefore for the gain of selection too (which are obtained by phenotypic selection

in one step of selection with given selection intensity) are valid? Based on the results of the present paper rules for the application of the various formulae are given and discussed.

#### Literaturverzeichnis von Teil 4

HILL, W. G., and ROBERTSON, A.: The effect of linkage on limits to artificial selection. *Genet. Res.* 8, 269—294 (1966). — KENDALL, M. G.: The advanced theory of statistics. Volume I. 5th Ed. Charles Griffin & Company Limited, London, 1952. — KIMURA, M., and OHTA, T.: Genetic loads at a polymorphic locus which is maintained by frequency-dependent selection. *Genet. Res.* 16, 145—150 (1970). — KOJIMA, K. I.: Effects of dominance and size of population on response to mass selection. *Genet. Res., Camb.*, 2, 177—188 (1961). — LATTER, B. H. D., and ROBERTSON, A.: The effects of inbreeding and artificial selection on reproductive fitness. *Genet. Res.* 3, 110—138 (1962). — LATTER, B. H. D.: The response to artificial selection due to autosomal genes of large effect. I. Changes in gene frequency at an additive locus. *Aust. J. Biol. Sci.* 18, 585—598 (1965). — LATTER,

B. H. D.: The response to artificial selection due to autosomal genes of large effect. II. The effects of linkage on limits to selection in finite populations. *Aust. J. Biol. Sci.* 18, 1009—1023 (1965). — LATTER, B. H. D.: The response to artificial selection due to autosomal genes of large effect. III. The effect of linkage on the rate of advance and approach to fixation in finite populations. *Aust. J. Biol. Sci.* 19, 131—146 (1966). — LATTER, B. H. D.: The interaction between effective population size and linkage intensity under artificial selection. *Genet. Res., Camb.*, 7, 313—323 (1966). — LATTER, B. H. D., and NOVITSKI, C. E.: Selection in finite populations with multiple alleles. I. Limits to directional selection. *Genetics* 62, No. 4, 859—876 (1969). — LATTER, B. H. D.: Selection in finite populations with multiple alleles. II. Centripetal selection, mutation and isoallellic variation. *Genetics* 66, 165—186 (1970). — MATHER, K.: Polymorphism as an outcome of disruptive selection. *Evolution* 9, 52—61 (1955). — SCHUTZ, W. M., BRIM, C. A., and USANIS, S. A.: Intergenotypic competition in plant populations. I. Feedback systems with stable equilibria in populations of autogamous homozygous lines. *Crop Science* 8, 61—66 (1968).

*Hinweis:* Die Teile 1—3 dieser Publikation erschienen in *Silvae Geneticae* 22, p. 72—81, p. 82—90, p. 128—135 (1973).

#### Referate

RONE, V. M.: Möglichkeiten zur Schätzung der additiven Varianz einiger Merkmale bei der Fichte. *Lesovedenie* 5 (4), 79—84 (1972). [*Russ. m. engl. Zsfg.*]

Zur Schätzung von Wachstumsunterschieden und von ökologischen Differenzen zwecks Feststellen einer Korrelation von Eltern- und Nachkommenschaftsmerkmalen verwendete man verklonte Nachkommenschaften, die durch Ppropfen auf ein homogenes Unterlagenmaterial erhalten werden konnten. Auch die Klone wurden miteinander verglichen.

PAULE

PAULE

SEKAWIN, M.: La selezione precoce del pioppo nei riguardi dell'accrescimento. (Frühhauslese auf Wachstum bei Pappeln.) *Cellulosa e Carta* 23, 35—44 (1972). [*Ital. m. Zsfg.*]

Korrelationskoeffizienten zwischen Durchmessern von Pappelstämmen in der Baumschule und den Umfängen in verschiedenem Alter im Bestand sind bei Klonen errechnet worden. — Im Verhalten der einzelnen taxonomischen Gruppen gab es deutliche Unterschiede. Bei den *Leuce*-Pappeln und bei *Populus deltoides* besteht eine ziemlich straffe Korrelation. Bei den *P. × euramericanana*-Bastarden fanden sich nur schwache oder keine Korrelationen. Frühhauslese ist deshalb bei letzteren nur mit Vorbehalt durchführbar.

SEITZ

ŠIKA, A., und HEGER, B.: Eine Bewertung der ersten Douglasien-Provenienzversuche in Böhmen. *Práce VULHM, Zbraslav-Strnady*, 41, 105—121 (1972). [*Tschech. m. russ. u. engl. Zsfg.*]

Bei den ersten internationalen Douglasien-Provenienzversuchen wurden das 12- und 13jährige Wachstum auf 5 Versuchsflächen festgestellt. Aus dem bisherigen Wachstumsverlauf geht hervor, daß in den Buchen-Eichen- und den Eichen-Buchen-Vegetationsstufen Böhmens die Provenienzen aus dem nördlichen Teil der Kaskaden (bis zu 500 m) das beste Wachstum gezeigt haben. Es sind vor allem die Provenienzen Granite Falls, Startup Wind River und Darrington, die allerdings unter rauen Bedingungen häufig Frostschäden erlitten haben. — Unter solchen rauen klimatischen Bedingungen haben sich die Provenienzen aus den südlichen binennändischen Gebieten von British Columbia (Salmon Arm und Shuswap Lake) besser bewährt.

PAULE

PAULE

ŠINDELÁR, J.: Einige neue Erkenntnisse über das Fruktifizieren der Lärche (*Larix decidua* Mill.). *Práce VULHM, Zbraslav-Strnady*, 41, 45—61 (1972). [*Tschech. m. russ. u. engl. Zsfg.*]

Das Fruktifizieren und die Samenqualitäten von 17 Probestämmen der Lärche wurde analysiert. Dazu hat man die Kronen der

Bäume in 12 Sektionen (3 vertikale Schichten und 4 horizontale Sektionen nach Himmelsrichtungen) eingeteilt. Von den Qualitätsmerkmalen der untersuchten Samen waren die Keimfähigkeit der vollen Samen und die Zapfenlänge wenig variabel. Sehr variabel waren dagegen die Samenergiebigität der Zapfen (Anteil der vollen Samen je Zapfen) und die Keimenergie. — Es zeigte sich, daß die wichtigste und statistisch signifikante Ursache der Varianz das unterschiedliche Verhalten der Probestämme selbst ist. Der Einfluß der Schichten und Sektionen der Kronen und deren Himmelsrichtungen waren meist nicht signifikant.

PAULE

WENDEL, G. W.: Results of a 20-year test of hybrid poplars in West Virginia. *USDA Forest Serv. Res. Paper NE-237*, 5 pp. (1972).

Fifty hybrid poplar clones of the genus *Populus* were outplanted on a bottomland site in West Virginia. After 20 years, 7 clones have averaged 0.40 inch or more d.b.h. growth, and 5 have averaged more than 3.5 feet height growth per year. The best overall clone was NE-50, which averaged 10.0 inches d.b.h. and 80.5 feet in height.

Author's Abstract

BELOUS, V. I.: Hybrid populations of *Quercus robur* and *Q. petraea* in the Ukraine. *Lesovedenie* 6 (6), 37—46 (1972). [*Russ. w. summ.*]

In south-eastern regions of Ukraine the natural mixed stands of *Quercus robur* and *Q. petraea* were studied, in which was discovered an introgressive hybridization of both taxons. The intensity of hybridization processes depended on biological peculiarities of parent species and their ecological claims.

PAULE

BENČAT, F., und TOKÁR, F.: Wachstumsvariabilität und Korrelationsverhältnisse bei 1- und 2jährigen Pflanzen von *Castanea sativa* Mill. *Lesnický časopis* 18 (4), 329—340 (1972). [*Slowak. m. russ., dtsc. Zsfg.*]

Untersucht wurden biometrische Merkmale ober- und unterirdischer Teile und deren Korrelationsverhältnisse bei 1- und 2jährigen Pflanzen von *Castanea sativa* Mill. — Besonders interessierten die Korrelationen zwischen Pflanzenhöhe und Hauptwurzel-länge, zwischen Pflanzenhöhe und Wurzelhalsdurchmesser und zwischen diesem und der Hauptwurzel-länge. — Alle waren statistisch signifikant, besonders die Korrelation zwischen Pflanzenhöhe und Wurzelhalsdurchmesser. — Eine sehr enge Abhängigkeit besteht zwischen Samengröße bzw. Samengewicht und der Pflanzenhöhe. Es wird deshalb empfohlen, vor den Aussaatn die Samen entsprechend zu sortieren.

PAULE