

Aus dem Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung I
der Justus-Liebig-Universität Gießen
Lehrstuhl für Pflanzenzüchtung
Prof. Dr. Dr. h.c. Wolfgang Friedt

Untersuchungen zur Aufdeckung von Marker-Merkmala-Assoziationen bezüglich agronomisch relevanter Merkmale der Wintergerste (*Hordeum vulgare*) anhand von Daten der amtlichen Sortenzulassung

Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades eines
Doktors der Agrarwissenschaften
Doctor agriculturæ
- Dr. agr. -

am Fachbereich
Agrarwissenschaften, Ökotoxikologie und Umweltmanagement der
Justus-Liebig-Universität Gießen

vorgelegt von
Dipl. Ing. agr. Frauke Urban
geboren am 08.04.1980 in Braunschweig

Güstrow, im November 2013

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	7
1.1 Anbau und Bedeutung der Wintergerste	7
1.2 Vorstellung des Projektes GABI GENOBAR	7
1.3 Sortenzulassung in Deutschland	9
1.4 Nutzen historischer Daten	9
1.5 Zuchtmethodik bei der Gerste	10
1.6 Identifizieren molekularer Marker	11
1.7 Verwendung sogenannter historischer Daten für Assoziationsstudien	12
1.8 Ziel der vorliegenden Arbeit	13
2. Material und Methoden	15
2.1 Versuchsansatz	15
2.2 Beschreibung der verwendeten phänotypischen Daten	16
2.3 Genotypische Daten	21
2.4 Wetterdaten	22
2.5 Kombination der phänotypischen Daten mit den Wetterdaten	23
2.6 Statistische Modellberechnung	23
2.7 Korrektur des Einflusses von Standort- und Wetterparametern im phänotypischen Datensatz	24
2.8 Berechnung der Phänotyp-Genotyp Assoziationen	25
2.9 Erstellung der Graphiken	25
3. Ergebnisse	27
3.1 Eignung von Regressionsmodellen zur Erklärung der beobachteten phänotypischen Varianz	27
<i>Vergleich der Modelle 1 und 2 (basierend auf unterschiedlich fein aufgelösten Wetterdaten)</i>	27
<i>Ergebnisse von Modell 2 auf Basis monatlicher Witterungsdaten</i>	32
3.2 Korrektur der phänotypischen Daten	38
3.3 Assoziation von SNP-Markern mit phänotypischen Daten	39

4. Diskussion.....	51
4.1 Aktuelle und erwartete Folgen des Klimawandels für die landwirtschaftliche Pflanzenproduktion.....	51
4.2 Einsatz von Regressionsmodellen für die Identifikation agronomisch relevanter Merkmale der Wintergerste	57
<i>Regressionensmodelle basierend auf langjährigen Klimadaten (Modell 1)</i>	<i>57</i>
<i>Regressionensmodelle basierend auf monatlichen Mittelwerten der Temperatur und des Niederschlags (Modell 2).....</i>	<i>61</i>
4.3 Nutzung historischer Daten für die Identifikation von Marker-Merkmals-Assoziationen bei verschiedenen Kulturen	65
<i>Vergleich der zum Ausgleich der auftretenden Variabilität verwendeten Korrektursätze.....</i>	<i>66</i>
4.4 Auf Basis der korrigierten Daten berechnete Marker-Merkmals-Assoziationen	68
4.5 Übereinstimmung der detektierten Marker-Merkmals-Assoziationen mit bereits bekannten Assoziationen oder QTL	70
4.6 Bewertung der in der vorliegenden Arbeit verwendeten Daten und Methoden	72
5. Zusammenfassung	74
6. Summary	77
7. Literatur.....	80
8. Anhang.....	87
9. Danksagung	91
10. Eidesstattliche Erklärung.....	92

Verzeichnisse

Abbildungen

Abb. 1:	Anzahl von Sorten des Sortiments je Zulassungsjahr	16
Abb. 2:	Histogramme wichtiger Standort- und Wetterparameter wichtiger Versuchstandorte	18
Abb. 3:	Kornerträge der zweizeiligen Sorten in Stufe 2, 1970 - 2006	20
Abb. 4:	Populationsstruktur der mehrzeiligen Wintergerstensorten	21
Abb. 5:	Populationsstruktur der zweizeiligen Wintergerstensorten	22
Abb. 6:	Schematische Darstellung des Arbeitsverlaufs	26
Abb. 7:	Partielle Korrelationskoeffizienten Modell 1	30
Abb. 8:	Partielle Korrelationskoeffizienten Modell 2	34
Abb. 9:	Venn-Diagramme aller signifikante SNPs	42
Abb. 10:	Assoziationsprofil Kornertrag Stufe 1	44
Abb. 11:	Assoziationsprofil Kornertrag Stufe 2	45
Abb. 12:	Assoziationsprofil Tausendkorngewicht	46
Abb. 13:	Assoziationsprofil Kornzahl pro Ähre	47
Abb. 14:	Assoziationsprofil Bestandesdichte	48
Abb. 15:	Korrelation der $\log(p)$ -Werte Kornertrag Stufe 1	49
Abb. 16:	Korrelation der $\log(p)$ -Werte Tausendkorngewicht	50

Tabellen

Tab. 1:	Anzahl Genotypen, Standorte und Versuche je Wertprüfungsstandort	15
Tab. 2:	Kennwerte für die untersuchten Merkmale	19
Tab. 3:	Bestimmtheitsmaße der Regressionsmodelle	27
Tab. 4:	Regressionsmodelle basierend auf langjährigen Wettermitteln	32
Tab. 5:	Regressionsmodelle basierend auf monatlichen Witterungsdaten	36
Tab. 6:	Pearson-Korrelationskoeffizienten der korrigierten Datensätze untereinander	38
Tab. 7:	Signifikant mit den untersuchten Merkmalen assoziierte SNP-Marker	40
Tab. A8:	Angaben zu den Sorten des untersuchten Sortiments	87
Tab. A9:	Kennwerte der untersuchten Merkmale je Jahr, mehrzeilige Sorten	90
Tab. A10:	Kennwerte der untersuchten Merkmale je Jahr, zweizeilige Sorten	90
Tab. A11:	Ergebnisse Assoziationen Kornertrag Stufe 1	90
Tab. A12:	Ergebnisse Assoziationen Kornertrag Stufe 2	90
Tab. A13:	Ergebnisse Assoziationen Tausendkorngewicht	90
Tab. A14:	Ergebnisse Assoziationen Kornzahl pro Ähre	90
Tab. A15:	Ergebnisse Assoziationen Bestandesdichte	90

Abkürzungen

°C	Grad Celsius
BMBF	Bundesministerium für Bildung und Forschung
BSA	Bundessortenamt Hannover
cM	centimorgen
DArT	Diversity Arrays Technology; Sequenzmarker
DH	Doppelhaploide
DNA	deoxyribonucleic acid, Desoxyribonukleinsäure
DWD	Deutscher Wetterdienst, Offenbach
dt	Dezitonne
et al.	et alia; und andere
F ₂	zweite Filialgeneration
ha	Hektar
JKI	Julius Kühn - Institut Quedlinburg
JLU	Justus Liebig Universität Gießen
k. A.	keine Angabe
LD	linkage disequilibrium; Kopplungsungleichgewicht
m	Meter
m ²	Quadratmeter
Mb	Megabase
mm	Millimeter
N	Nitrogenium; Stickstoff
NN	Normalnull
QTL	quantitative trait locus; Region eines quantitativen Merkmals
r	Korrelationskoeffizient
R ²	Bestimmtheitsmaß
SNP	Single Nucleotide Polymorphism; Einzelnukleotidpolymorphismus
SSR	Single Sequence Repeat; Mikrosatellit
St.	Stufe
TP	Teilprojekt
UPOV	Union internationale pour la protection des obtentions végétales; Internationaler Verband zum Schutz von Pflanzenzüchtungen
VCU	variety tests for cultivation and use
x	gekreuzt mit

1. Einleitung

1.1 Anbau und Bedeutung der Wintergerste

Wintergerste (*Hordeum vulgare*) ist nach Winterweizen das in Deutschland am häufigsten angebaute Getreide (Statistisches Bundesamt 2012, 2013). Gerste ist weltweit die am fünfthäufigsten angebaute Feldfrucht, wobei Deutschland hinsichtlich des Hektarertrages nach dem Vereinigten Königreich und Frankreich an dritter Stelle liegt (Ullrich 2011).

Gerste wird hauptsächlich für die Fütterung von Nutztieren (insbes. Schweine) verwendet (55-60%), gefolgt von 30-40% für die Bierproduktion, 2-3% für die menschliche Ernährung (z.B. Graupen) und 5% als Saatgut (Ullrich 2011).

Aufgrund ihres im Vergleich zu Sommergerste relativ hohen Proteingehaltes dient Wintergerste größtenteils als Futter. Insbesondere zweizeilige Sorten sind jedoch - bei angepasster N-Düngung und niedrigem Eiweißgehalt - auch als Braugerste geeignet. Aufgrund ihres höheren Ertrages gegenüber Sommergerste und der besseren Anpassung an ungünstige Klimabedingungen ist die Entwicklung von Winterbraugerste mit geringerem Proteingehalt und besserer Brauqualität ein wichtiges Zuchtziel, um die Nachfrage für den Anbau als Braugerste zu decken. Darüber hinaus haben sich in jüngerer Zeit neue Nutzungsrichtungen für Wintergerste entwickelt, wie die Produktion von Ethanol (Nghiem et al. 2010, 2011) oder die Verwendung von Ganzpflanzensilagen für die Erzeugung von Biogas.

1.2 Vorstellung des Projektes GABI GENOBAR

Im Hinblick auf die züchterische Steigerung und Sicherung des Ertrags von Wintergerste besteht aktuell und künftig Optimierungsbedarf. Forschungsprojekte wie das durch das Bundesministerium für Bildung und Forschung (BMBF) im Rahmen des GABI-FUTURE-Programms geförderte Projekt GABI GENOBAR mit dem Titel „A genome wide approach to associate genetic diversity to agronomically important traits in barley“ verfolgen dieses Ziel durch angewandte Züchtungsforschung. Insgesamt bestand das Verbundprojekt GENOBAR aus acht Arbeitspaketen. Die allgemeinen Ziele des Gesamtprojektes waren:

1. Gewinnung detaillierter Informationen über die genomweite Diversität in deutschen Gerstensorten und das Ausmaß des genomweiten Kopplungsungleichgewichts (linkage disequilibrium; LD),
2. Entwicklung einer Datenbank für alle vorhandenen und im Projekt gewonnenen Informationen,
3. Entwicklung robuster statistischer Methoden zur Berechnung von Marker-Merkmal-Assoziationen,

4. Berechnung stabiler Assoziationen und Entwicklung züchterisch nutzbarer Marker daraus,
5. Verifizierung dieser Marker anhand von Feldversuchen mit neu zu erstellenden DH-Linien,
6. Untersuchung der Haplotyp-Struktur und des LD-Musters von 30 Kandidatengenomen, die in den C- und N-Metabolismus involviert sind,
7. Herstellung einer unstrukturierten Population aus Landrassen, die an das temperierte Klima angepasst sind, für eine hoch auflösende LD-Analyse sowie
8. die Überprüfung der Nützlichkeit öffentlich verfügbarer Daten für die Berechnung von Marker-Merkmal-Assoziationen.

Das Arbeitspaket 8 stellt das Thema der vorliegenden Arbeit dar. Dafür sollten Daten aus sog. Wertprüfungen genutzt werden. Dabei handelt es sich um offizielle Leistungsprüfungen des Bundessortenamtes im Rahmen der Prüfung der Voraussetzungen des „landeskulturellen Wertes“; letzterer beinhaltet zahlreiche agronomische Merkmale sowie Nutzeigenschaften und ist Grundlage für eine evtl. Sortenzulassung.

Um die Ergebnisse dieses Vorhabens untereinander vergleichen zu können, wurden die genutzten Sortimente der einzelnen Teilvorhaben so gewählt, dass teilweise Überschneidungen vorhanden waren. Eine besonders enge Zusammenarbeit bestand zwischen denjenigen Teilvorhaben, die die Berechnung von Marker-Merkmal-Assoziationen zum Ziel hatten (Arbeitspakete 4 und 8, s.o.). Für ein Sortiment aus Wintergerstensorten, die zwischen 1959 und 2003 durch das Bundessortenamt (BSA) zugelassen wurden, lagen schon Ergebnisse von dreijährigen, mehrortigen Feldversuchen vor. Die genotypischen Daten für dieses Sortiment wurden in dem Projekt erstellt (Illumina SNP Marker und DArT-Marker). Der Unterschied zwischen den beiden betreffenden Teilvorhaben bestand in der Art der verwendeten phänotypischen Daten: Im Teilvorhaben des Julius-Kühn-Instituts (JKI) Quedlinburg wurden die vorhandenen Daten aus den erwähnten Feldversuchen als phänotypische Daten verwendet, während im Teilprojekt der Justus-Liebig-Universität (JLU) die entsprechenden Daten aus den Wertprüfungen zur Sortenzulassung durch das Bundessortenamt verwendet wurden.

1.3 Sortenzulassung in Deutschland

Die *Union internationale pour la protection des obtentions végétales* (UPOV) ist eine zwischenstaatliche Organisation zum Schutz von Pflanzenzüchtungen, der Deutschland wie zahlreiche andere Länder angehört. Diese Länder haben das sogenannte UPOV-Übereinkommen abgeschlossen, gemäß dem neue Sortenkandidaten als Voraussetzung für ihre evtl. Zulassung zum Anbau in mehrjährigen, mehrortigen Feldversuchen getestet werden müssen um nachzuprüfen, ob sie die Bedingungen für die Sortenzulassungen erfüllen. Zunächst ist in einer sog. „Registerprüfung“ zu prüfen, ob die jeweils angemeldete Sorte neu, beständig, unterscheidbar und homogen ist; dies wird anhand von bestimmten, stark erblichen Eigenschaften (z.B. morphologische Merkmale) überprüft; ferner muss die Sorte einen eintragungsfähigen Namen haben. Nach positivem Ergebnis der meist zweijährigen Registerprüfung kann Sortenschutz erteilt werden. Für eine Vermarktung muss die eingetragene Sorte zusätzlich eine überlegene Leistungsfähigkeit in den zwei- bis dreijährigen Wertprüfungen (siehe oben) nachweisen. Der nachzuweisende landeskulturelle Wert ist gegeben, wenn eine Sorte in wesentlichen Anbau- und Verwertungseigenschaften besser ist als alle bereits vorhandenen Sorten. Mit diesem Nachweis kann eine Sorte zugelassen und damit entsprechendes Saatgut produziert und gehandelt werden.

Folglich sind für jede Sorte, die sich aktuell im Anbau befindet oder früher befunden hat, in der Regel Daten aus drei Versuchsjahren vorhanden, welche aus mehrortigen Feldversuchen stammen, in denen die Sortenkandidaten gemeinsam mit sogenannten Verrechnungssorten und teilweise auch Vergleichssorten angebaut wurden. Diese als Messlatte dienenden Verrechnungssorten stellen den Standard der aktuell verwendeten Sorten einer Fruchtart dar und werden - dem Zuchtfortschritt folgend - regelmäßig durch neuere Sorten ausgetauscht.

1.4 Nutzen historischer Daten

Da mehrjährige und mehrortige Feldversuche je nach Anzahl und Komplexität der zu bestimmenden Merkmale sehr kostenintensiv sind, ist es sinnvoll, schon vorhandene Daten auch für die Beantwortung übergeordneter oder weitergehender Fragen zu nutzen.

Als Beispiel seien hier Untersuchungen über die Auswirkungen des Klimawandels genannt. Hierfür sind viele und möglichst exakte Daten über lange Zeiträume erforderlich (siehe auch Butterworth et al. 2010). Solche Daten sind u.a. durch die Wertprüfungen des Bundessortenamtes mit landwirtschaftlichen Kulturpflanzen in der Bundesrepublik Deutschland für die letzten Jahrzehnte verfügbar.

Besonders wertvoll sind solche Daten in der Pflanzenzüchtung. Auf diesen Bereich soll im Folgenden näher eingegangen werden. Nach wie vor stellt die Phänotypisierung komplexer Merkmale eine besondere Herausforderung in der Züchtung dar. Aufgrund des technischen Fortschritts auf dem Gebiet der DNA-Analytik und Sequenzierung ist es heute ohne weiteres möglich, sehr viele genotypische Daten kostengünstig zu generieren. Dagegen ist die Phänotypisierung nach wie vor arbeits-, zeit- und kostenaufwändig. Daher ist es sinnvoll, wenn immer möglich, vorhandene Daten zu nutzen, bevor neue Daten aufwändig generiert werden.

1.5 Zuchtmethodik bei der Gerste

Die Gerste ist ein diploider Selbstbefruchter ($2n = 2x = 14$). Daher sind hier bis heute die Methoden der Linienzüchtung vorherrschend und waren es bis vor kurzer Zeit sogar ausschließlich. Seit einigen Jahren steht nun ein geeignetes Hybridsystem für die Wintergerste zur Verfügung, und in der aktuellen Beschreibenden Sortenliste (2013) sind bereits vier mehrzeilige Hybridsorten enthalten (2012: vier, 2011: zwei). Es ist daher davon auszugehen, dass in Zukunft vermehrt neue Hybridsorten dazukommen werden. Vorerst bleibt es noch schwierig, die hohe Ertragsleistung der Hybriden mit herausragender Qualität zu kombinieren.

Zuchtziele in der Wintergerstenzüchtung sind ein hoher und stabiler Kornertrag - bei zweizeiliger Gerste verbunden mit möglichst hoher Malz- und Brauqualität - bzw. auch ein hoher Biomasse- und Biogasertrag für die Nutzung als Ganzpflanzengetreide. Hierzu gehören neben den Ertragskomponenten Bestandesdichte, Kornzahl pro Ähre und Tausendkorngewicht weitere ertragsbestimmende Merkmale, wie z.B. Wuchshöhe (Lager), Resistenzen gegen biotischen und abiotischen Stress sowie qualitätsbestimmende Eigenschaften, bei der (mehrzeiligen) Wintergerste zur Tierernährung z.B. ein hoher Proteingehalt.

Im klassischen Zuchtgang der Linienzüchtung werden zunächst biparentale Kreuzungen durchgeführt, um über Rekombination meist neue Genkombinationen zu erhalten, aus denen dann diejenigen mit den besten Merkmalskombinationen zu selektieren sind. Da dieser Prozess einschließlich der zugehörigen Feldversuche lange dauert, werden seit einiger Zeit vermehrt doppelhaploide (DH) Linien eingesetzt, um den Züchtungsprozess zu beschleunigen. DH Linien sind homozygot und werden - im Gegensatz zu den sonst verwendeten homozygoten Inzuchtlinien - praktisch in einem Schritt aus den Kreuzungsnachkommen (F_1) gewonnen. Diese DH Linien können entweder selbst neue Sortenkandidaten

darstellen oder wiederum als Kreuzungseltern dienen, um wieder neue Kombinationen zu generieren.

Die Erstellung der homozygoten Linien und Selektion auf die gewünschten Eigenschaften im Feld ist ein zeitaufwändiger Vorgang. Die hier durchgeführte Selektion erfolgt nach dem Phänotyp der Linien, der ja neben dem Genotyp auch von der Umwelt abhängt. Um die Umwelteffekte möglichst genau schätzen zu können, sind eben mehrjährige, mehrortige Feldversuche notwendig.

1.6 Identifizieren molekularer Marker

Um die Selektion statt auf der phänotypischen bereits auf der genotypischen Ebene durchzuführen, können als erster Ansatz molekulare Marker verwendet werden. Mit deren Hilfe ist es möglich, gerade auf Merkmale, die von einem oder wenigen Genen kontrolliert werden, einfacher und früher, d.h. schneller und damit zeitsparender zu selektieren. Bei komplexen Merkmalen, wie dem Ertrag, gestaltet sich das wesentlich schwieriger. Hierfür werden mehrere bis viele Marker gebraucht, die möglichst eng mit dem Merkmal assoziiert sind. Um diese zu finden, werden heute QTL-Analysen bzw. Assoziationsstudien durchgeführt.

Für das Kartieren von QTL wird zunächst aus einer biparentalen Kreuzung eine Population hergestellt, z.B. eine F_2 , eine DH- oder Rückkreuzungspopulation oder auch rekombinante Inzuchtlinien (RIL). Das Material wird mit genetischen Markern genomweit genotypisiert und für die Merkmale von Interesse phänotypisiert. Diese Daten werden dann über das sogenannte „*linkage mapping*“ kartiert, welches darauf beruht, wie häufig zwei Gene bzw. Genomabschnitte gemeinsam vererbt werden oder nicht. Liegen zwei Bereiche eng beieinander, ist die Wahrscheinlichkeit gering, dass zwischen den zugehörigen Merkmalen Rekombination stattfindet. Je mehr Rekombinationen also umgekehrt zwischen zwei Genen stattfinden, desto weiter liegen sie im Genom auseinander; bei unabhängiger Vererbung (keine Kopplung) liegen die Gene auf verschiedenen Chromosomen oder sehr weit voneinander entfernt auf dem gleichen Chromosom. Problematisch an klassischen Kartierungspopulationen ist ihre relativ geringe Größe von etwa 100-500 Individuen, bedingt durch die Art der Herstellung. Naturgemäß ist hier die Rekombinationshäufigkeit und damit die Auflösung der genetischen Karte vergleichsweise gering. Da die Rekombinationen, die in einer solchen Population vorliegen, alle auf einem einzigen Rekombinationsereignis aus einer biparentalen Kreuzung beruhen, können bei der QTL-Kartierung nur zwei Allele an einem Locus beobachtet werden. Die Allele an einem Locus können nur von einem der El-

tern stammen. In einer biparentalen Kreuzung sind dies zwei Eltern, sodass nur zwei verschiedene Allele an einem bestimmten Locus vorhanden sein können.

Um diese Nachteile zu umgehen, kann als Alternative gegenüber der QTL-Kartierung die Assoziationsanalyse angewendet werden, die auf dem Kopplungsungleichgewicht (*linkage disequilibrium*; LD) basiert. Bei diesem Verfahren werden die Rekombinationsereignisse in den Vorfahren der verwendeten Genotypen genutzt, um Marker-Merkmal-Assoziationen zu berechnen. Es wird untersucht, ob bestimmte Allele in einer Population häufiger mit gewissen Phänotypen verbunden sind, als zu erwarten ist. Vorteile der Assoziations- gegenüber der QTL-Analyse sind:

1. die Möglichkeit, bereits existierende Genotypen (Wildformen, Landsorten, Zuchtsorten, Linien) zu verwenden anstatt eine Population neu zu generieren,
2. die Möglichkeit, eine größere Anzahl von Allelen pro Locus gleichzeitig zu untersuchen, während bei einer QTL-Analyse anhand einer biparentalen Kreuzung lediglich zwei Allele pro Locus betrachtet werden, und
3. die Möglichkeit der deutlichen Erhöhung der Auflösung durch die fast unbegrenzte Größe der Population (Assoziationsset).

Gerade für eine spätere Anwendung in der praktischen Pflanzenzüchtung sind mittels Assoziationsstudien identifizierte Marker vorzuziehen, da häufig in einer bestimmten Population detektierten QTL auch dann nicht in anderen Populationen bestätigt werden können, wenn ein Elter der beiden Populationen übereinstimmt (Mihaljevic et al. 2004). Auch entspricht die Vorgehensweise bei einer Assoziationsstudie eher dem Vorgehen in der praktischen Züchtung: Während QTL-Kartierungsstudien meist eine große, spaltende Kartierungspopulation, die aus einer einzigen biparentalen Kreuzung hervorgeht, bei der oft der beste mit dem schlechtesten Genotyp gekreuzt wird, untersuchen (Schön et al. 2004), arbeiten Züchter überwiegend mit spaltendem Material, das auf vielen Kreuzungen basiert (Jansen et al. 2003), wobei hier „Beste x Beste“ - Kreuzungen vorgenommen werden.

1.7 Verwendung sogenannter historischer Daten für Assoziationsstudien

Da für die Berechnung von Assoziationen eine beliebige, heterogene Kollektion von Varietäten verwendet werden kann bzw. sollte, ist es möglich ein Sortiment aus bestehenden Sorten einzusetzen und dafür schon vorhandene, sogenannte historische Daten wie z.B. aus den Wertprüfungsberichten im Rahmen der Sortenzulassung zu nutzen. Je nachdem, welche Sorten für die Analyse ausgewählt werden, ist allerdings der Zeitraum, in dem diese Daten gewonnen wurden, mehr oder weniger lang. Da die Wertprüfungen, je nach Jahr

der dreijährigen Prüfung, an 15 bis 30 Orten (Jahr 1 und 2 an 15, Jahr 3 an 30 Orten; seit 1984) durchgeführt werden und dabei darauf geachtet wird, dass die typischen Anbauregionen für Wintergerste in Deutschland berücksichtigt sind, unterscheiden sich die einzelnen Anbaujahre hauptsächlich bezüglich der Witterung. Diese naturgegebene Varianz sollte bei der Auswertung der Wertprüfungsdaten mit geeigneten Methoden analysiert werden, um die Ausgangsdaten für die Assoziationsberechnungen so anzupassen, dass die Variabilität kleiner wird. Auf der anderen Seite ist die hohe Bandbreite an Umwelteffekten, die sich in den Daten niederschlägt, ein Vorteil, der in den meisten exakten Feldversuchen durch die beschränkte Zahl von Versuchsstandorten nicht erreicht werden kann (Mackay et al. 2011).

Beispiele für die Verwendung von historischen Daten für die Berechnung von Assoziationen finden sich zu den Fruchtarten Sommergerste (Kraakman et al. 2004), Winterweizen (Cossa et al. 2007) und Kartoffel (Malosetti et al. 2007). Andere mögliche Anwendungsfelder für historische Daten sind bspw. die Analyse der Ursachen von Ertragssteigerungen im Laufe der Zeit - seien sie genetisch, technisch oder klimatisch bedingt, insbesondere auch von Resistenzbrüchen im Zusammenhang mit Klimaänderungen sowie als Trainings- oder Testsets für genomische Selektionsansätze (Mackay et al. 2011).

1.8 Ziel der vorliegenden Arbeit

Im Hinblick auf die Steigerung und Sicherung des Getreideertrages in Deutschland sollten in der vorliegenden Doktorarbeit Marker-Merkmala-Assoziationen für agronomisch relevante Merkmale berechnet werden. Dabei geht es auch um eine notwendige Überprüfung der konkreten Nutzbarkeit öffentlich verfügbarer Daten. Darüber hinaus sind für die aktuelle und künftige Sortenzüchtung zur Anpassung unserer Kulturpflanzen an den Klimawandel Informationen zu den speziellen Ertragseffekten von genetischen und nicht-genetischen Faktoren in speziellen Entwicklungsstadien und Zeitpunkten höchst relevant. Auch solche Informationen können mit Hilfe der Daten aus den vorliegenden Akten des Bundesortenamtes gewonnen werden.

Spezieller Untersuchungsgegenstand der Arbeit war dabei die Wintergerste, eine der hierzulande wichtigsten landwirtschaftlichen Kulturen. Für die untersuchten Merkmale Kornertrag der Stufen 1 und 2 (für Erklärung der Stufen siehe Kapitel 2.2), Tausendkorngewicht, Kornzahl pro Ähre sowie Bestandesdichte wurde eine Korrektur der verwendeten Rohdaten um den Einfluss der Witterung mit Hilfe von gemischten Modellen unter Verwendung zuvor berechneter multipler Regressionsmodelle durchgeführt. Für die Regressionsmodel-

le wurden neben den Standortparametern Ackerzahl und Höhe über dem Meeresspiegel Wetterdaten in verschiedener zeitlicher Auflösung verwendet: Modell 1 basiert auf den in den Wertprüfungsberichten für jeden Standort zur Verfügung gestellten langjährigen Mitteln für Temperatur und Niederschlag, Modell 2 hingegen auf monatlichen Mitteln derselben Parameter.

Neben der Möglichkeit einer Korrektur der phänotypischen Daten aus den Wertprüfungen um den Einfluss von Standort- und Wetterparametern liegt ein zusätzlicher Nutzen dieser Regressionsmodelle darin, dass das Ausmaß der Varianz der untersuchten Merkmale durch eben diese Standort- und Wetterparameter erklärt werden kann. Hieraus ergeben sich Hinweise für den Einfluss der untersuchten Parameter auf kritische Stadien und Zeitpunkte während der Entwicklung der Wintergerste in einer Vegetationsperiode. Daraus können unter Berücksichtigung der Prognosen zu den Auswirkungen des Klimawandels wieder spezielle, neue Zuchtziele abgeleitet werden.

Zusammengefasst ergeben sich folgende Ziele der Arbeit:

1. Erfassung der Umweltvarianz (Standort, Jahr) agronomisch relevanter Merkmale (siehe 3.) der Wintergerste anhand von langjährigen amtlichen Wertprüfungsdaten.
2. Korrektur der Rohdaten um den Einfluss des Standortes und der Witterung mit Hilfe multipler Regressionsmodelle und gemischter Modelle.
3. Berechnung von Marker-Merkmal-Assoziationen für die Merkmale Kornertrag, Tausendkorngewicht, Kornzahl pro Ähre und Bestandesdichte.

2. Material und Methoden

2.1 Versuchsansatz

Wie bereits in der Einleitung erläutert, basiert diese Arbeit auf einem Teilprojekt des Verbundvorhabens GABI-GENOBAR (JLU), das in enger Kooperation mit einem Teilprojekt (TP) des JKI durchgeführt wurde. In beiden Teilprojekten wurde die gleiche Wintergerstenpopulation untersucht, wobei jedoch unterschiedliche phänotypische Daten erhoben wurden: Am JKI wurden die Daten aus dreijährigen Exaktversuchen der Jahre 2003/2004, 2004/2005 und 2005/2006 an 12 Standorten verwendet, während dem TP JLU bzw. der vorliegenden Arbeit langjährige Daten des Bundessortenamtes zugrunde liegen (1970 - 2006; siehe Kapitel 2.2; Abb. 7). In beiden Teilprojekten wurden die gleichen genotypischen Daten verwendet. Damit sind auch die darauf basierenden Datensätze, wie z.B. die Populationsstruktur, identisch. Da die Genotypisierung und auch die Bearbeitung der daraus entstandenen Datensätze sowie z.T. deren Auswertung am JKI erfolgte, werden hier nur die wichtigsten Fakten dargestellt und bzgl. genauerer Angaben auf die Publikation der Ergebnisse aus dem JKI verwiesen. Die in der vorliegenden Arbeit vorgestellten Ergebnisse wurden anhand der Daten aus den Exaktversuchen validiert. Im Folgenden wird zur besseren Unterscheidbarkeit der Versuche von Wertprüfungsversuchen einerseits und andererseits von sogenannten Exaktversuchen, in denen das gesamte Sortiment dreijährig gemeinsam geprüft wurde, gesprochen.

Tabelle 1

Anzahl Genotypen, Standorte und Versuche je Standort für jedes Erntejahr des phänotypischen Datensatzes aus den Wertprüfungsberichten des Bundessortenamtes zwischen 1970 und 2006.

Erntejahr	Anzahl		
	Genotypen	Standorte	Versuche
1970	4	17	1
1971	5	19	2
1972	5	20	2
1973	6	19	2
1974	5	19	2
1975	8	18	2
1976	6	18	2
1977	9	17	2
1978	7	18	2
1979	9	11	2
1980	8	12	2
1981	10	12	2
1982	11	12	2
1983	8	13	2
1984	11	44	6
1985	10	47	6
1986	12	50	6
1987	19	47	6
1988	19	51	6
1989	10	39	6
1990	8	38	6
1991	15	53	6
1992	18	53	6
1993	16	54	6
1994	18	51	6
1995	22	55	6
1996	21	57	6
1997	26	58	6
1998	25	57	6
1999	38	57	6
2000	36	57	6
2001	25	55	6
2002	13	59	6
2003	11	58	6
2004	13	56	6
2005	10	52	6
2006	10	48	6

Einen Überblick über die Daten und in welche Analysen sie jeweils einfließen gibt Abbildung 6, am Ende des Kapitels 2.

2.2 Beschreibung der verwendeten phänotypischen Daten

Für die Untersuchungen wurden 107 Wintergerstensorten, darunter 56 mehrzeilige und 51 zweizeilige, ausgewählt. Eine Liste der Sorten inklusive Abstammung, Ursprungszüchter und Zulassungsjahr findet sich im Anhang (Tab. A8). Der Zeitraum, aus dem Daten in die Untersuchungen eingeflossen sind, wurde auf die Spanne zwischen 1970 und 2006 beschränkt. Alle verwendeten Sorten wurden zwischen 1970 und 2006 vom Bundessortenamt in Wertprüfungen (siehe oben) getestet und zwischen 1959 und 2006 zur Verwendung zugelassen. Die vor 1970 zugelassenen Sorten dienten als Verrechnungssorten und wurden wegen ihrer großen Bedeutung in das Sortiment aufgenommen. Dieses Sortiment wurde auf der Basis der Vermehrungsfläche und Anbaubedeutung der Sorten zusammengestellt, d.h. es wurden jeweils die wichtigsten Sorten der einzelnen Dekaden verwendet. Wichtiger als eine gleichmäßige Verteilung der Sorten über die Jahre war dabei die landwirtschaftliche Bedeutung und die Leistungsfähigkeit in Hinblick auf Kornertrag und Resistenzeigenschaften (Abb. 1).

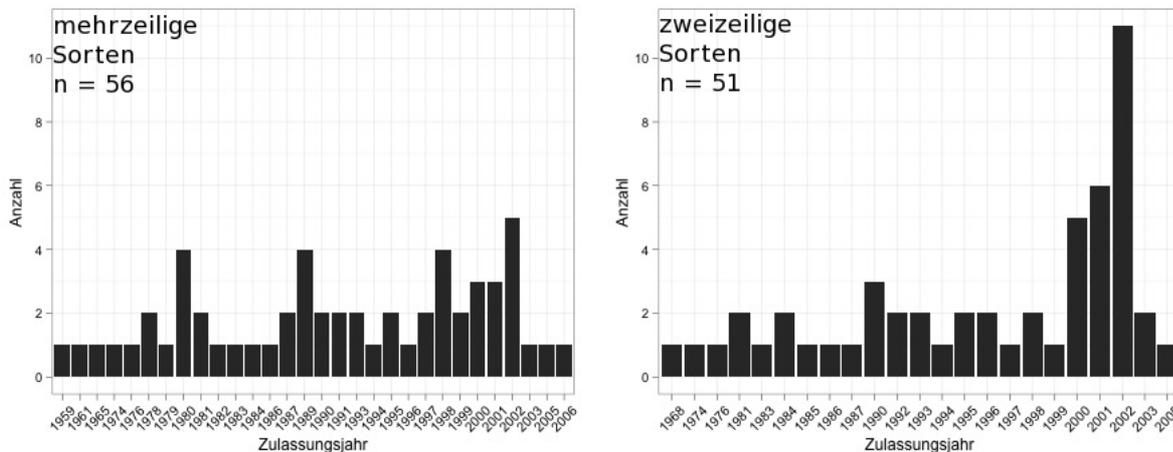


Abbildung 1

Anzahl von Sorten des Sortiments je Zulassungsjahr getrennt nach mehr- (links) und zweizeiligen (rechts) Sorten.

Die Daten für die zu untersuchenden Merkmale wie Kornertrag und Ertragskomponenten wurden den Wertprüfungsberichten des Bundessortenamtes für den Zeitraum 1970 bis 2006 entnommen. Die schon früher zugelassenen Sorten Mädru (1959), Dura (1961), Vogelsanger Gold (1965) und Malta (1968) wurden zusätzlich ausgewählt, da sie im betrachteten Untersuchungszeitraum wichtige Verrechnungssorten darstellten. In Tabelle 1 finden

sich Angaben zur Zahl der Sorten, Versuchsorte und einzelnen Versuche. Neue Sortenkandidaten werden durch das BSA über drei Jahre an mindestens 10 Orten im Vergleich zu bedeutenden Verrechnungs- und Vergleichssorten getestet; erstere bilden die Messlatte, während letztere neue Eigenschaften (z.B. Qualität) bzw. Verwendungen Rechnung tragen. Neue Sorten, die eine größere Praxisbedeutung erlangen, können später wiederum selbst Verrechnungssorten werden. So kam es zu der vorliegenden Situation, dass die hier untersuchten Sorten zwischen 3 und 14 Jahren in amtlichen Wertprüfungen standen. Aufgrund der rasch steigenden Anbaubedeutung der Wintergerste seit den 1980er Jahren nahm die Intensität der Züchtung und Anzahl neuer Sorten dann deutlich zu. Dementsprechend sind für die späteren Jahre (d.h. 2000 ff.) mehr Sorten im Datensatz vorhanden als für die 1970er Jahre.

Auch wegen der kleineren Zahl von Sortenkandidaten wurde zunächst nur ein Wertprüfungsversuch pro Jahr angelegt. Ab dem Jahr 1971 wurden dann die Versuche in jährlich zwei Behandlungsstufen geteilt: eine „unbehandelte“ Stufe 1 ohne zusätzliche Pflanzenschutzmittel und Wachstumsregulatoren und die Stufe 2 unter Verwendung zusätzlicher Fungizid-Applikation gemäß ortsüblicher fachlicher Praxis. Zudem werden seit dem Jahr 1984 bis heute mehr- und zweizeilige Sorten getrennt geprüft; beide Teilsortimente durchlaufen eine dreijährige Wertprüfung. Diese geänderte Verfahrensweise des Bundessortenamtes erklärt die unterschiedliche Anzahl durchgeführter Versuche in den einzelnen Jahren des Untersuchungszeitraums.

Zwecks näherer Charakterisierung der Versuchsstandorte sind in Abbildung 2 die Hauptmerkmale der Standorte wie Höhe über dem Meeresspiegel (Höhe über Normalnull; NN), Ackerzahl sowie langjährige Mittelwerte der Temperatur und des Niederschlages in Form von Histogrammen dargestellt.

Die Höhe über NN der verwendeten Versuchsstandorte reicht von 0 bis 800 m über dem Meeresspiegel, allerdings liegen die meisten Orte in den Klassen 0-100 m und 200-500 m über NN. Die Ackerzahl der Standorte variiert zwischen 20 und 100 Punkten. Die Werte sind nahezu normalverteilt, mit zwei Ausnahmen: Die Klassen 35-40 und 50-55 Punkte sind überproportional häufig vertreten. Diese kennzeichnen typische Standorte mit niedriger bzw. höherer Produktivität. In ihren jeweiligen Bereichen sind die langjährigen Mittel für Temperatur (6-10,5 °C) und Niederschlag (400-966 mm) auch mehr oder weniger normalverteilt. Die meisten Standorte weisen eine durchschnittliche Temperatur von 8,6-9,0°C auf und repräsentieren damit das milde und ausgeglichene Klima Deutschlands.

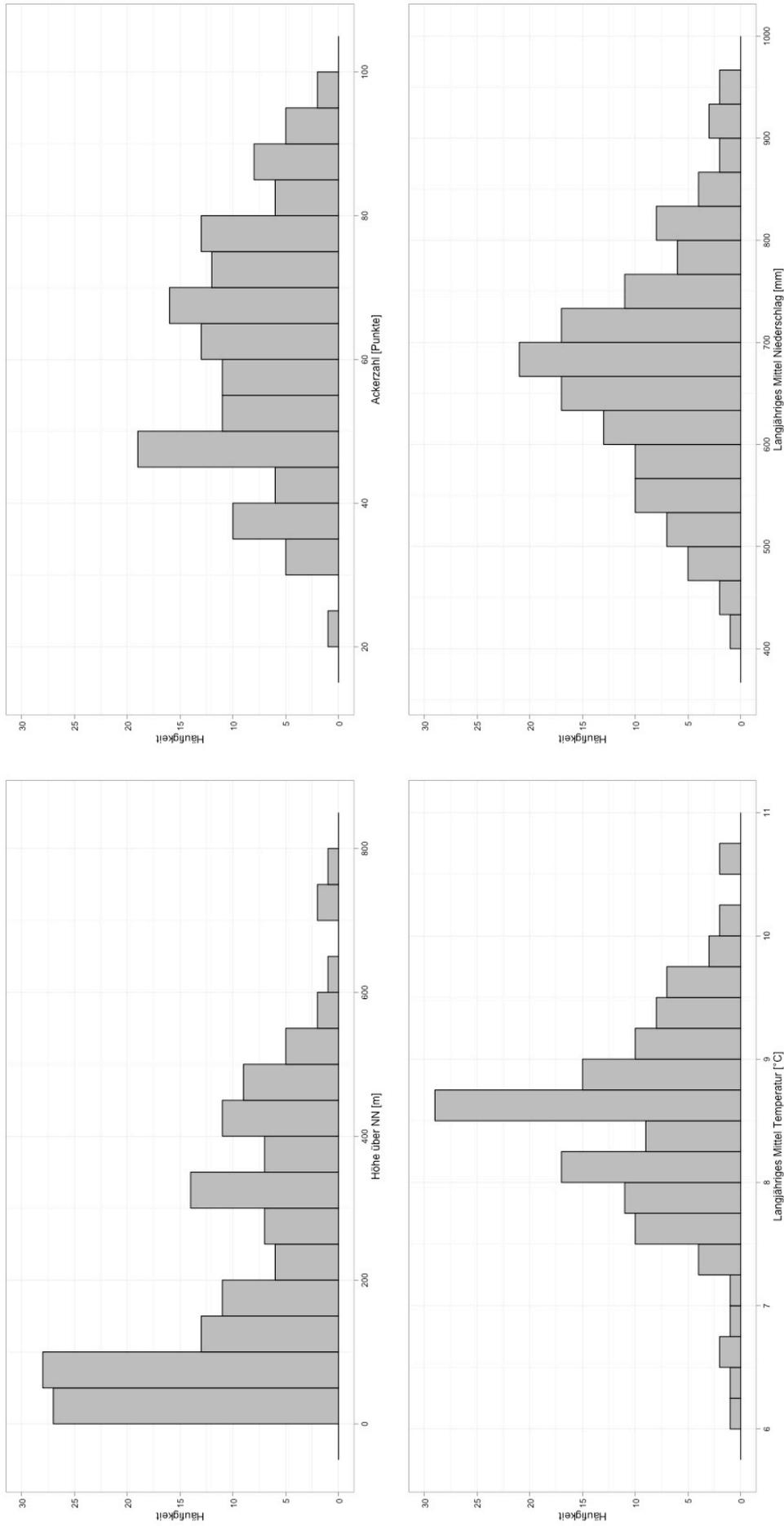


Abbildung 2
 Histogramme maßgeblicher Standort- und Wetterparameter der Versuchsstandorte in Deutschland: Höhe über Normalnull, Ackerzahl sowie die langjährigen Mittel von Temperatur und Niederschlag.

Die Wertprüfungsberichte werden in jedem Jahr erstellt. Dieses Jahr stellt das Erntejahr der Wintergerste dar, es ist nicht identisch mit dem Zulassungsjahr einer Sorte. Im Folgenden gibt der Begriff „Erntejahr“ also jeweils das Jahr an, aus dem die Daten stammen, das Jahr der Ernte des jeweiligen Versuchs.

Aus den Einzelwerten der Sorten an jedem Standort und in jedem Erntejahr wurden nach Zeiligkeit getrennt Mittelwerte für den Kornertrag beider Stufen (siehe oben) und die Ertragskomponenten Tausendkorngewicht, Anzahl Körner pro Ähre und Bestandesdichte berechnet, sodass für jedes Erntejahr und jeden Standort entsprechend ein Wert für das dort geprüfte Sortiment, mehrzeilig oder zweizeilig, vorliegt.

Die Merkmale Kornertrag, Tausendkorngewicht und Bestandesdichte wurden direkt bestimmt, d.h. gewogen, gemessen oder gezählt. Die Kornzahl pro Ähre wurde aus diesen Daten errechnet.

Die Tabelle 2 zeigt die arithmetischen Mittel sowie die Minimum- und Maximumwerte der mehr- und zweizeiligen Sorten für alle Merkmale. Die entsprechenden Werte, getrennt nach Erntejahren, finden sich im Anhang (Tab. A9 und A10). Typischerweise sind die zweizeiligen Sorten durch ein höheres Tausendkorngewicht bei weniger Körnern pro Ähren als die mehrzeiligen Sorten charakterisiert. Die höhere Bestandesdichte, die bei zweizeiligen Sorten angestrebt wird, kann normalerweise die geringere Kornzahl pro Ähre nicht ausgleichen, sodass die mehrzeiligen Sorten die zweizeiligen im Kornertrag in beiden Intensitätsstufen übertreffen.

Tabelle 2

Arithmetische Mittel-, Minimum- und Maximumwerte der mehr- und zweizeiligen Sorten für die Merkmale Kornertrag (Stufe 1 und Stufe 2) sowie Tausendkorngewicht, Kornzahl pro Ähre und Bestandesdichte als Mittel über alle Standorte und Jahre.

Merkmal	mehrzeilige Sorten			zweizeilige Sorten		
	arith. Mittel	Minimum	Maximum	arith. Mittel	Minimum	Maximum
Kornertrag Stufe 1 [dt/ha]	67,9	34,1	99,6	63,0	32,7	89,2
Kornertrag Stufe 2 [dt/ha]	77,5	39,8	110,5	72,1	36,8	100,3
Tausendkorngewicht [g]	40,8	30,4	53,4	49,7	37,0	63,3
Körner / Ähre	35	19	61	19	11	38
Bestandesdichte [ährentragende Halme /m ²]	548	276	914	778	361	1276

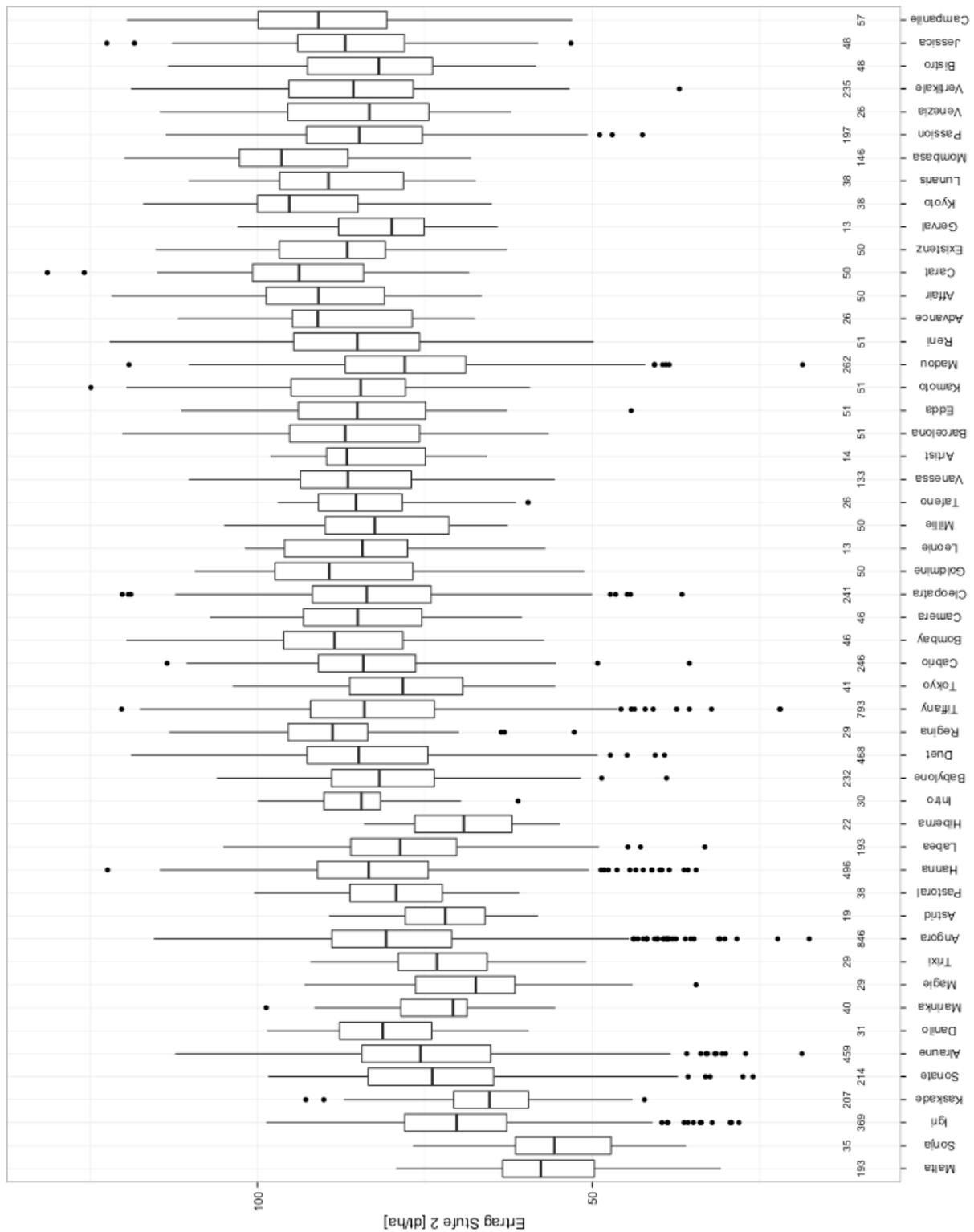


Abbildung 3

Kornerträge der zweizeiligen Sorten in Stufe 2. Die Sortierung der Sorten erfolgte nach Zulassungsjahr, wobei dieses von links nach rechts ansteigt, ältere Sorten befinden sich also links, jüngere rechts. Die horizontalen Abschlüsse der Box stellen jeweils das 25 bzw. das 75% - Quartil dar, die horizontale Linie zeigt den arithmetischen Mittelwert. Die vertikalen „Whisker“ stellen die Varianz dar, die Punkte bezeichnen die Ausreißer. Die Werte unter den jeweiligen Boxen sind die Fallzahlen der Werte für die jeweilige Sorte.

Beispielhaft sind in Abbildung 3 die Erträge der Stufe 2 für alle verwendeten zweizeiligen Sorten in Form von Boxplots dargestellt. Die horizontalen Abschlüsse der Box stellen jeweils das 25 bzw. das 75% - Quartil dar, die horizontale Linie zeigt den arithmetischen Mittelwert. Die vertikalen „Whisker“ stellen die Varianz dar, die Punkte bezeichnen die Ausreißer. Die Werte unter den jeweiligen Boxen sind die Fallzahlen der Werte für die jeweilige Sorte.

Es wird deutlich, dass neuere Sorten einen höheren Ertrag erzielen als ältere und dass die Varianz der verschiedenen Versuchsjahre sehr groß ist.

2.3 Genotypische Daten

Das gesamte Sortiment wurde zunächst mit 72 *Simple Sequence Repeat* (SSR) oder Mikrosatelliten-Markern, die das gesamte Gerstengenom abdecken (Ramsay et al. 2000), genotypisiert (Rode et al. 2012).

Diese genotypischen Daten wurden für die Berechnung der Populationsstruktur mit dem Programm „STRUCTURE“ (Version 2.2; Pritchard et al. 2000) verwendet (siehe Rode et al. 2012). Die Speicherung der Populationsstruktur erfolgte in einer Q-Matrix; diese gibt an, mit welchen Anteilen ein Genotyp den einzelnen Subpopulationen angehört. Die Populationsstruktur ist erläuternd in den Abbildungen 4 und 5 graphisch dargestellt. In diesen Graphiken stellt jeder Balken eine Sorte dar, die Zugehörigkeit zu den jeweiligen Subpopulationen ist farblich differenziert. Auf der y-Achse ist Q als Maß für die Populationszugehörigkeit abgetragen. Sowohl bei den mehr- als auch bei den zweizeiligen Sorten lassen sich vier dominierende Subpopulationen ausmachen.

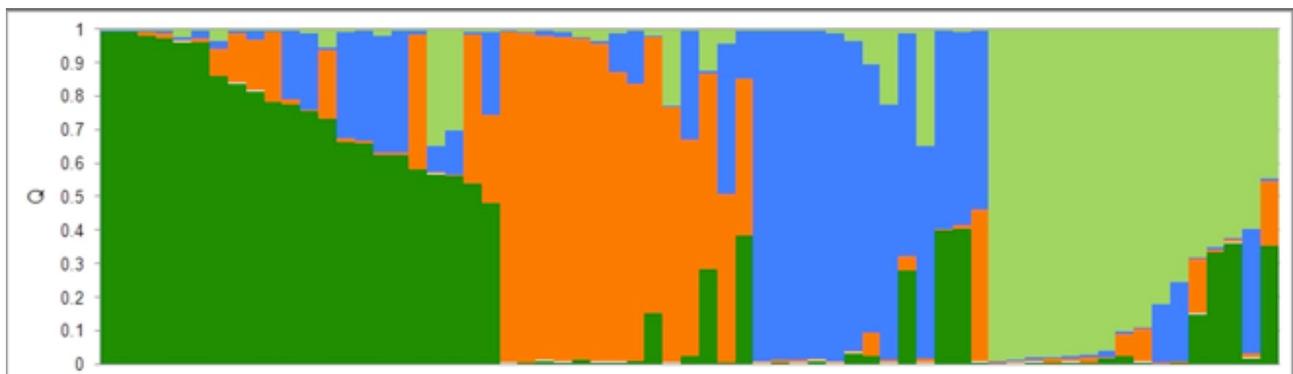


Abbildung 4

Populationsstruktur der mehrzeiligen Wintergerstesorten. Jeder Balken stellt eine Sorte dar, die Zugehörigkeit zu den einzelnen Subpopulationen ist farblich gekennzeichnet. (aus: Rode et al. 2012)

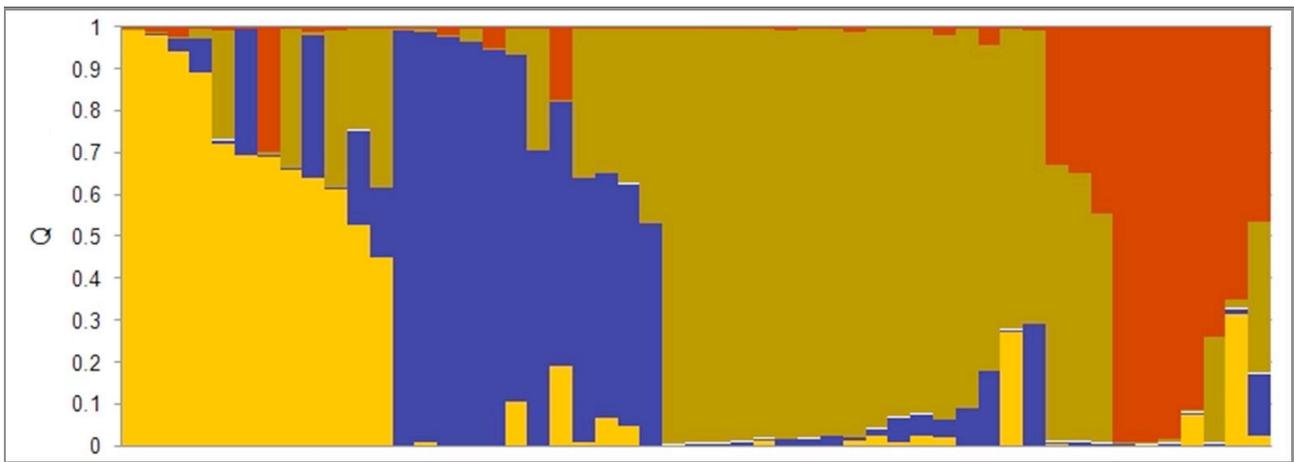


Abbildung 5

Populationsstruktur der zweizeiligen Wintergerstensorten. Jeder Balken stellt eine Sorte dar, die Zugehörigkeit zu den einzelnen Subpopulationen ist farblich gekennzeichnet. (aus: Rode et al. 2012)

Weiterhin wurde die Gesamtpopulation mit einem Set von 1536 Single Nucleotide Polymorphism (SNP)-Markern mit Hilfe des Illumina GoldenGate BeadArrays genotypisiert. Der verwendete Chip IPK-OPA (unveröffentlicht) basiert auf den Pilotenassays pOPA1 und pOPA2. Die genaue Vorgehensweise hierbei und bei der Weiterbearbeitung der Rohdaten ist bei Rode et. al. (2012) beschrieben. Für die Assoziationsberechnungen wurden nur polymorphe Marker mit einer Allelfrequenz $> 5\%$ verwendet. Aufgrund dieser Qualitätskriterien wurden 833 SNPs für die weiteren Berechnungen verwendet.

2.4 Wetterdaten

Der Begriff „Wetterdaten“ wird in dieser Arbeit als Oberbegriff für Klima- und Witterungsdaten verwendet, wenn beide Arten von Daten zusammengefasst werden sollen. Laut Definition ist das „Wetter“ der augenblickliche Zustand der Atmosphäre an einem bestimmten Ort, das „Klima“ eines Klimaraums hingegen beschreibt die typischen meteorologischen Bedingungen dort, die Kenngrößen werden mit statistischen Methoden aus den Wetterbeobachtungen errechnet (vergl. Häckel 1999). Die „Witterung“ bildet eine Übergangsform und beschreibt das Wetter über einen längeren Zeitraum, wie z.B. eine Schönwetterperiode. Bei den in dieser Arbeit verwendeten Daten handelt es sich also einerseits um Klimadaten (langjährige Mittel von Temperatur und Niederschlag) und andererseits um Witterungsdaten, d.h. die monatlichen Mittelwerte für die gleichen meteorologischen Parameter. Die Wetterdaten des Deutschen Wetterdienstes (DWD), Offenbach, von 1970 - 2006 wurden verwendet, um die phänotypischen Daten um Witterungseinflüsse zu korrigieren.

Zunächst wurden die langjährigen Mittelwerte für Temperatur und Niederschlag aus den Wertprüfungsberichten in den phänotypischen Datensatz eingearbeitet und für die Korrektur der Daten genutzt (Modell 1). Zur Verbesserung der Datenkorrektur wurden Daten des DWD für den gleichen Zeitraum verwendet (Modell 2). Aus den vorliegenden Tageswerten für die Minimum- und Maximumtemperatur sowie die Niederschlagssumme wurden die entsprechenden Monatswerte errechnet, so dass zusätzlich zu den langjährigen Mittelwerten auch höher aufgelöste Wetterdaten zur Verfügung standen. Anhand der vorhandenen geographischen Koordinaten wurde die am nächsten gelegene Wetterstation für jeden Wertprüfungsstandort ausgewählt. Aus diesen Informationen wurde ein Datensatz erstellt, der für jeden Wertprüfungsstandort und jedes Versuchsjahr die monatlichen Werte der Minimum- und Maximumtemperatur sowie den Niederschlag und eben die geographischen Standortkoordinaten enthält.

2.5 Kombination der phänotypischen Daten mit den Wetterdaten

Als Voraussetzung für die weiteren Berechnungen war es zunächst notwendig, den phänotypischen Datensatz mit den Wetterdaten zu verschneiden. Dies geschah anhand der in beiden Datensätzen vorhandenen geographischen Koordinaten der Versuchsstandorte bzw. der Wetterstationen mittels der MERGE Prozedur der SAS Software (SAS Software Version 9.2, SAS Institute Inc., Cary, North Carolina).

2.6 Statistische Modellberechnung

Die statistischen Berechnungen wurden für zwei verschiedene Modelle durchgeführt, die sich hinsichtlich der Genauigkeit der verwendeten Wetterdaten unterscheiden: In Modell 1 wurden für Temperatur und Niederschlag jeweils die langjährigen Mittel verwendet; Modell 2 basiert dagegen auf den monatlichen Mittelwerten der Minimum- (September bis April) bzw. Maximum-Temperatur (Mai bis Juli) sowie dem Niederschlag. Je nachdem, welche Temperatur im Einzelfall kritisch ist, d.h. eine niedrige oder hohe, wurde die Minimum- oder die Maximum-Temperatur eingesetzt, um ein „Overfitting“ der Modelle zu vermeiden: Wenn zu erwarten war, dass (zu) niedrige Temperaturen die Kultur ggf. schädigen (September bis April), wurde die Minimum-Temperatur verwendet. Die Maximum-Temperatur ist zum Einsatz gekommen, wenn erwartet werden konnte, dass hohe Temperaturen sich schwerwiegender auswirken (d.h. im Mai bis Juli).

In beide Modelle gingen Erntejahr, Ackerzahl und Vegetationsperiode als unabhängige Variablen ein. Bei Modell 1 wurde zusätzlich die Höhe des Standortes über dem Meeresspie-

gel einbezogen, nicht jedoch in Modell 2, da die Korrelation zwischen der Höhe und den monatlichen Temperaturmittelwerten relativ hoch ist (durchschnittlich $r > 0,6$).

Anhand von zufällig ausgewählten zwei Dritteln der Daten wurden multiple lineare Regressionen mit Hilfe des *stepwise* Verfahrens des Regressions-Moduls in der PASW Software berechnet (PASW Statistics 18, Version 18.0.0, SPSS Inc., IBM Company, Chicago, Illinois). Der p-Wert zum Einschluss der Daten wurde bei 5% festgesetzt, der für den Ausschluss bei 10%.

Die Validierung der Modelle wurde anhand des dritten, zuvor nicht verwendeten Drittels der Daten durchgeführt. Für jedes Modell wurden die Regressionskoeffizienten, partielle Korrelationskoeffizienten sowie die Bestimmtheitsmaße als ein Schätzer für die Güte der Anpassung berechnet.

2.7 Korrektur des Einflusses von Standort- und Wetterparametern im phänotypischen Datensatz

Zur Korrektur der phänotypischen Daten (siehe 2.2) um den Einfluss von Witterungseffekten wurden gemischte Modelle berechnet. Die im Folgenden beschriebenen Modelle wurden ausschließlich mit Hilfe des *mixed model* Moduls der Statistiksoftware PASW berechnet (PASW Statistics 18, Version 18.0.0, SPSS Inc., IBM Company, Chicago, Illinois). Die Daten für jeden der untersuchten Parameter wurden für die mehrzeiligen und die zweizeiligen Sorten getrennt korrigiert. Zur Korrektur wurden zunächst die Faktoren Sorte, Erntejahr und Ort verwendet. In einem zweiten Ansatz wurden neben den schon im ersten Ansatz verwendeten Faktoren Sorte und Erntejahr als Faktoren zur genaueren Beschreibung des Ortes zusätzlich diejenigen Parameter aus den Regressionsmodellen als Kovariaten verwendet, die sich als signifikant erwiesen hatten. Dabei wird die Sorte als fixer Faktor eingesetzt, während Erntejahr und Ort als zufällige Faktoren betrachtet werden. Die Kovariaten wurden als zufällig gesetzt. Es wurden jeweils die Randmittel für die Sorten geschätzt, die letztendlich für die Berechnungen der Assoziationen verwendet wurden.

Zur Bestimmung der Güte der Übereinstimmung der phänotypischen Daten wurden diese miteinander korreliert, d.h. auf der einen Seite die korrigierten Daten und andererseits die Daten aus den exakten Feldversuchen (proc corr, SAS 9.3, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA).

2.8 Berechnung der Phänotyp-Genotyp Assoziationen

Die Marker-Merkmals-Assoziationen wurden mit dem *general linear model* (GLM) Ansatz im Programm TASSEL (<http://www.maizegenetics.net/tassel>; Version 2.0; Bradbury et al. 2007) berechnet. Dabei gingen die Populationsstruktur als Kovariate und die Zeiligkeit als Faktor in das Modell ein. Für alle untersuchten Parameter, d.h. Kornertrag (Stufen 1 und 2), Tausendkorngewicht, Kornzahl pro Ähre und Bestandesdichte, wurden die Assoziationen zwischen den genotypischen (siehe 2.3) und phänotypischen Daten (siehe 2.2) berechnet. Als phänotypische Daten wurden drei verschiedene Datensätze verwendet: 1) Korrektur der Daten aus den Wertprüfungsberichten über ein gemischtes Modell basierend auf den Faktoren Sorte, Jahr und Ort, 2) Korrektur der Daten aus den Wertprüfungsberichten über ein gemischtes Modell basierend auf Sorte, Jahr und den signifikanten Parametern aus den Regressionsmodellen sowie zur Validierung, 3) arithmetische Mittel der Daten aus den exakten, dreijährigen Feldversuchen (im Folgenden Ansatz 1-3). Für alle SNP-Marker wurden die $-\log_{10}(p)$ -Werte des Korrelationskoeffizienten zwischen dem jeweiligen SNP-Marker sowie dem jeweiligen Merkmal berechnet. Verwendet wurden drei verschiedene Signifikanzschwellen: $-\log_{10}(p) = 2, 2,5$ und 3 . Für jeden Marker wurden die Korrelationskoeffizienten (r^2) berechnet, die angeben, welchen Anteil der beobachteten Varianz ein Marker erklärt. In den zugehörigen Graphiken (Abb. 10 - 13) sind die $-\log_{10}(p)$ -Werte gegen die genomische Position aufgetragen. Alle Signifikanzschwellen sind hier dargestellt. Dabei wurde überprüft, welche SNPs in einer, zwei oder allen drei Ansätzen signifikant sind. Mit allen Ansätzen identifizierte signifikante SNPs werden gesondert dargestellt.

2.9 Erstellung der Graphiken

Alle Graphiken wurden in R 2.15.2 (A Language and Environment 2012, The R Development Core Team) mit dem Paket „ggplot2“ (Wickham 2009) angefertigt.

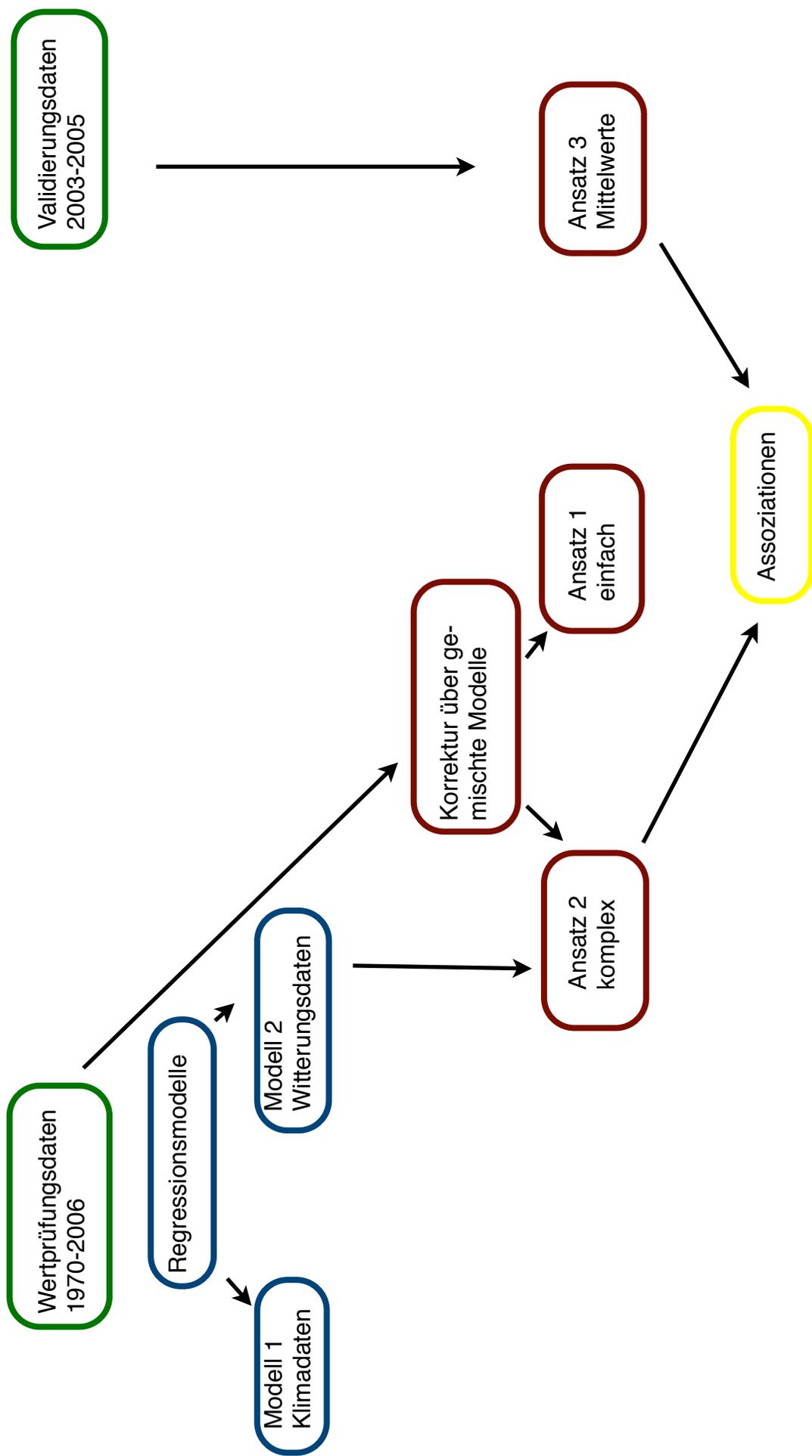


Abbildung 6

Schematische Darstellung des Arbeitsverlaufs. Es wird sichtbar, welche Daten in welche Analysen einfließen. Die Datengrundlagen sind in grün dargestellt. Der zeitliche Verlauf der Arbeiten entspricht der Darstellung von oben nach unten. Die verschiedenen Arbeitsschritte sind jeweils in einer Farbe dargestellt: blau - Berechnung der Regressionen, rot: Korrektur der Daten, gelb: Berechnung der Assoziationen.

3. Ergebnisse

Wesentliches Ziel dieses Promotionsvorhabens war das Auffinden von Assoziationen genetischer Marker mit agronomisch wichtigen Merkmalen anhand von öffentlich verfügbaren Daten aus Wertprüfungen des Bundessortenamtes mit mehr- und zweizeiligen Wintergersten. Dazu wurden verschiedene Regressionsmodelle erstellt, die zur Bereinigung der Daten um den Einfluss von relevanten Standort- und Wetterparametern dienen. Die letztendliche Korrektur der Daten wurde mittels gemischter Modelle durchgeführt. Die Ergebnisse werden im Folgenden zwecks besserer Übersichtlichkeit analog zu Kapitel 2 in den Unterkapiteln Eignung von Regressionsmodellen zur Erklärung der beobachteten Varianz, Korrektur der Daten und Assoziationen dargestellt.

3.1 Eignung von Regressionsmodellen zur Erklärung der beobachteten phänotypischen Varianz

Vergleich der Modelle 1 und 2 (basierend auf unterschiedlich fein aufgelösten Wetterdaten)

Zunächst war es erforderlich, die generelle Eignung der Modelle zur Erklärung der phänotypischen Varianz näher zu untersuchen, da sie zur Bereinigung der phänotypischen Daten, d.h. zur Verringerung der Umwelt-Varianz, eingesetzt werden sollen. Hierzu sind in Tabelle 3 zunächst die Bestimmtheitsmaße der einzelnen Modelle und ihrer Validierungen dargestellt.

Tabelle 3

Bestimmtheitsmaße (R^2) der Regressionsmodelle für den Kornertrag und die Ertragskomponenten sowie die Bestimmtheitsmaße der Validierung und die Differenzen zwischen Modell 1 und Modell 2.

	R^2									
	Kornertrag Stufe 1		Kornertrag Stufe 2		Tausendkorngewicht		Kornzahl / Ähre		Bestandesdichte	
	mehr-zeilig	zwei-zeilig	mehr-zeilig	zwei-zeilig	mehr-zeilig	zwei-zeilig	mehr-zeilig	zwei-zeilig	mehr-zeilig	zwei-zeilig
Modell 1	0,215	0,148	0,227	0,163	0,324	0,124	0,069	0,062	0,089	0,05
Validierung	0,2197	0,086	0,2296	0,1158	0,322	0,1432	0,0693	0,0212	0,0871	0,0302
Modell 2	0,293	0,246	0,369	0,284	0,454	0,258	0,114	0,125	0,214	0,25
Validierung	0,2353	0,1304	0,3067	0,2217	0,2434	0,1482	0,0234	0,0633	0,1685	0,1681
Differenz	0,078	0,098	0,142	0,121	0,13	0,134	0,045	0,063	0,125	0,2

Die Gegenüberstellung macht die Unterschiede zwischen Modell 1 und 2 deutlich (Tabelle 3). Die Differenz zwischen den beiden Modellen ist jeweils positiv; das zeigt, dass der Anteil der erklärten Varianz durch Verwendung von Wetterdaten mit höherer zeitlicher Auflösung erhöht wird. Es ist daher eindeutig, dass die Verwendung monatlicher Wettermittelwerte der Verwendung langjähriger Mittel unbedingt vorzuziehen ist. Der Anteil der durch die Modelle erklärten Varianz reicht von 5% für das Merkmal Bestandesdichte zweizeiliger Sorten (Modell 1) bis zu 45% bzgl. des Tausendkorngewichts mehrzeiliger Sorten (Modell 2). Interessanterweise ist beim Kornertrag fast kein Unterschied zwischen den Ergebnissen nach beiden Modellen beider Behandlungsstufen feststellbar: Stufe 1 (mehrzeilig 21,5%, zweizeilig 14,8%) und Stufe 2 (mehrzeilig 22,7%, zweizeilig 16,3%) gemäß Modell 1. Die Regressionsmodelle für den Kornertrag in Stufe 2 sind etwas besser angepasst als die für den Kornertrag in Stufe 1, das Modell 2 wird also den realen Daten besser gerecht als das Modell 1, es erklärt einen höheren Anteil der beobachteten Varianz. In beiden Behandlungsstufen erklären die Modelle für die mehrzeiligen Sorten einen größeren Anteil der Varianz als die für die zweizeiligen Sorten, für die in beiden Intensitätsstufen aber der Anteil der erklärten Varianz im selben Bereich liegt. Bei Anwendung von Modell 2, das auf den monatlichen Wettermitteln basiert, ergibt sich ein größerer Unterschied hinsichtlich der erklärten Varianz zwischen den Behandlungsstufen. Der Unterschied zwischen den Modellen beträgt hier 14,2 bzw. 12,1 Prozentpunkte für die mehr- bzw. die zweizeiligen Sorten; bei Einsatz von Modell 1 liegt dieser Unterschied bei 7,8 bzw. 9,8 Prozentpunkten für die mehr- bzw. zweizeiligen Sorten. Auch die Validierung ist für das Modell 2 besser als bei Modell 1. Diese Beobachtung trifft auch auf die untersuchten Ertragskomponenten zu: Überall erklärt Modell 2 einen höheren Anteil der beobachteten phänotypischen Varianz als Modell 1, oft sind die Modelle für die mehrzeiligen Sorten besser angepasst als die für die zweizeiligen. Die meiste Varianz wird in beiden Modellen für das Tausendkorngewicht erklärt.

Die Anpassung des Modells 1 für die Merkmale Körner pro Ähre und Bestandesdichte ist unzulänglich. Im Fall der Bestandesdichte wird durch das Modell 2 ein größerer Anteil der phänotypischen Varianz erklärt als nach Modell 1. Für das Merkmal Kornzahl pro Ähre ist der Einsatz präziserer Wetterdaten in Modell 2 weniger wirksam; dieser Befund ist möglicherweise mit einer höheren Heritabilität des Merkmals erklärbar.

Allgemein lässt sich festhalten, dass für die untersuchten Merkmale der Wintergerste Modell 2 besser als Modell 1 dafür geeignet ist, die beobachtete Varianz durch konkrete Umwelteffekte zu erklären.

Ergebnisse von Modell 1 auf Basis langjähriger Klimadaten

Die berechneten Regressionsmodelle geben zudem auch Auskunft über die Beziehungen zwischen dem Kornertrag und dessen primären Komponenten mit Standort- sowie Wetterparametern. Die zugehörigen partiellen Korrelationskoeffizienten, die den Zusammenhang einer unabhängigen Variable mit der abhängigen Variable, deren Ausprägung durch das Modell erklärt werden soll, beschreiben, sind in den Abbildungen 7 und 8 dargestellt. Die Regressionskoeffizienten als Ergebnis des Modells 1 für alle untersuchten Merkmale finden sich in Abbildung 7. Schwarze Balken repräsentieren die mehrzeiligen Sorten, während die grauen Balken zweizeilige Sorten darstellen. Auf der x-Achse sind alle betrachteten unabhängigen Variablen, das sind Erntejahr, Ackerzahl, Höhe über Normalnull, Vegetationsperiode und die langjährigen Mittel für Temperatur und Niederschlag, abgetragen. Ist für eine unabhängige Variable ein Balken dargestellt, so zeigt das einen signifikanten Effekt dieser Variable auf die jeweilige abhängige Variable. Auf der y-Achse sind die zugehörigen partiellen Korrelationskoeffizienten abgetragen; die Höhe der Balken gibt die Intensität der jeweiligen Zusammenhänge an.

Es wird deutlich, dass das Erntejahr, das den Zulassungszeitraum bei den Wintergerstensorten angibt, mit fast allen untersuchten Merkmalen einen positiven Zusammenhang zeigt. Darin deutet sich ein positiver Zuchtfortschritt an. Eine Ausnahme ist hier die Ertragskomponente Anzahl Körner pro Ähre (Abb. 7 D). Für den Kornertrag in beiden Behandlungsstufen (Abb. 7 A und Abb. 7 B) sowie das Tausendkorngewicht (Abb. 7C) ist dieser Zusammenhang vergleichsweise eng. Offenbar wurde das Tausendkorngewicht der mehrzeiligen Sorten im Laufe des betrachteten Zeitraums besonders stark erhöht. Dies ist, wie oben erwähnt, auch das am besten angepasste Modell.

Es ist bekannt, dass der Produktionsstandort wie z.B. die geographische Lage eines Feldes und die dort herrschenden Umweltbedingungen einen signifikanten Einfluss auf das Ergebnis der dort praktizierten landwirtschaftlichen Pflanzenproduktion hat. Zu erwarten ist bspw. ein starker Einfluss der Bodenqualität, hier repräsentiert durch die Ackerzahl, auf den Ertrag (Abb. 7 A und B). Diese Erwartung wird durch die erzielten und hier gezeigten Ergebnisse bestätigt. Die Bodenqualität ist auch stark mit der Ertragskomponente Bestandesdichte assoziiert (Abb. 7 E), dagegen nicht mit dem Tausendkorngewicht und der Kornzahl pro Ähre.

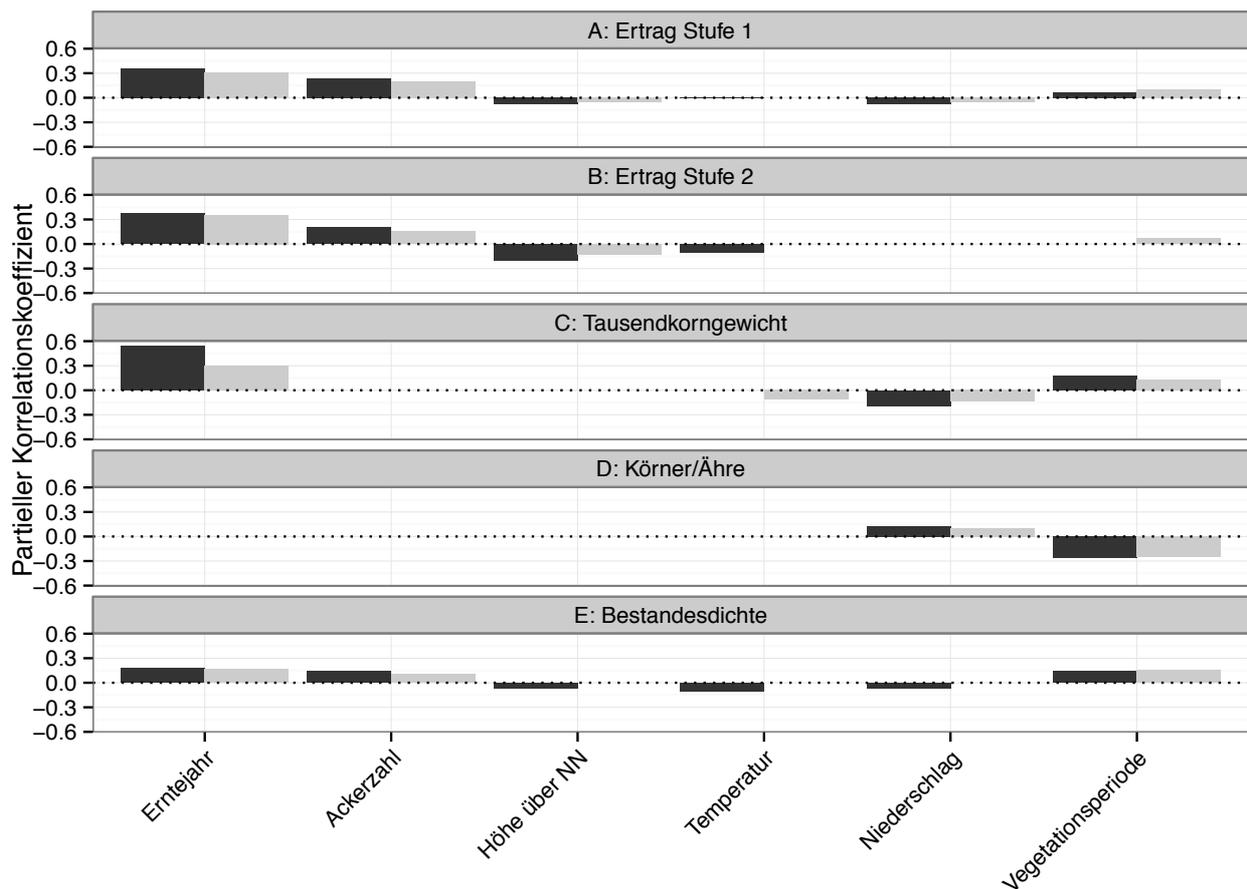


Abbildung 7

Partielle Korrelationskoeffizienten basierend auf den langjährigen Mittelwerten von Temperatur und Niederschlag (Modell 1): A: Kornertrag Stufe 1, B: Kornertrag Stufe 2, C: Tausendkorngewicht, D: Anzahl Körner pro Ähre, E: Bestandesdichte. Die mehrzeiligen Sorten sind durch schwarze, die zweizeiligen durch graue Balken dargestellt. Die x-Achse zeigt alle unabhängigen Variablen.

Ein weiteres sehr ertragsrelevantes Charakteristikum eines Standortes ist seine Höhe über Meeresspiegel; die Erfahrung zeigt, dass die Produktivität negativ mit der Höhe korreliert ist. Dies belegen auch die hier erzielten Ergebnisse sowohl für mehr- als auch zweizeilige Wintergerstensorten (Abb. 7 A und B). Ein vergleichbares Ergebnis zeigt sich bezgl. der Bestandesdichte der mehrzeiligen Sorten, nicht jedoch der zweizeiligen (Abb. 7 E).

Die an einem Standort herrschende Temperatur hängt neben anderen Variablen hauptsächlich von der Höhe über Meeresspiegel ab. Naturgemäß beeinflussen die standorttypischen Temperaturbedingungen (Extreme und Mittel) die Ergebnisse der dortigen Pflanzenproduktion. Die Ergebnisse dieser Arbeit belegen, dass der Kornertrag der Stufe 2 negativ mit den langjährigen Temperaturmittelwerten korreliert (Abb. 7 B), insbesondere für die mehrzeiligen Sorten. Ähnliche Effekte konnten für andere Merkmale der beiden Win-

tergersten-Konvarietäten beobachtet werden: So sind beispielsweise auch die Bestandesdichte der mehrzeiligen Sorten und das Tausendkorngewicht der zweizeiligen negativ mit der Temperatur korreliert (Abb. 7 C und E).

Ein weiterer ertragsbestimmender Faktor ist das pflanzenverfügbare Wasser (nutzbare Feldkapazität) an einem Standort. Daher war zu erwarten, dass das langjährige Niederschlagsmittel negativ mit dem Ertrag korreliert. Das ist tatsächlich auch so festgestellt worden für den Kornertag der Stufe 1, ebenso wie für das Tausendkorngewicht und die Bestandesdichte der mehrzeiligen Sorten (Abb. 7 A, C und E). Im Gegensatz dazu deuten die Ergebnisse an, dass die Kornzahl pro Ähre mit höherem Niederschlag zunimmt.

Die vorherrschenden Witterungsbedingungen eines Standorts bestimmen die für diesen Standort typische Vegetationsperiode. Wie die Daten im vorliegenden Fall zeigen, hat eine längere Vegetationsperiode bei fast allen untersuchten Merkmalen der Wintergerste einen positiven Effekt (Abb. 7). Kein signifikanter Effekt wurde für den Kornertag der zweizeiligen Sorten bei Stufe 2 (Abb. 7 B) festgestellt, und ein negativer Effekt zeigt sich für die Kornzahl pro Ähre beider Sortentypen (Abb. 7 D). Interessanterweise ist die Vegetationsperiode die einzige Variable unter den Standortparametern, die bezüglich Kornertag und Bestandesdichte einen stärkeren Einfluss auf die zweizeiligen als auf die mehrzeiligen Sorten hat.

Die Regressionsmodelle, die sich durch die entsprechenden konstanten Terme und die Regressionskoeffizienten darstellen lassen, sind für alle Merkmale und Sortentypen in Tabelle 4 für alle Modelle und alle potentiellen unabhängigen Variablen dargestellt. Es handelt sich hier um additive Modelle, sodass sich z.B. das Modell für das Tausendkorngewicht der mehrzeiligen Sorten folgendermaßen in einer mathematischen Funktion darstellen ließe:

$$\text{Tausendkorngewicht} = -616,390 + 0,324 \cdot \text{Erntejahr} - 0,009 \cdot \text{Niederschlag} + 65 \cdot \text{Vegetationsperiode}$$

Entsprechend können auch alle weiteren Regressionsmodelle abgelesen werden.

Tabelle 4

Konstante Terme und Regressionskoeffizienten für Kornertrag und Ertragsparameter auf Basis der langjährigen Wettermittel (Modell 1). Werte zeigen signifikante Effekte der unabhängigen Variablen auf das jeweilige Merkmal.

	Modell 1									
	Kornertrag Stufe 1		Kornertrag Stufe 2		Tausendkorngewicht		Kornzahl / Ähre		Bestandesdichte	
	mehr- zeilig	zwei- zeilig	mehr- zeilig	zwei- zeilig	mehr- zeilig	zwei- zeilig	mehr- zeilig	zwei- zeilig	mehr- zeilig	zwei- zeilig
konstanter Term	-1186,606	-953,846	-1628,19	-1478,15	-616,390	-310,141	90,619	65,780	-5702,12	-8795,92
Erntejahr	0,619	0,493	0,866	0,764	0,324	0,178			3,010	4,359
Ackerzahl	0,182	0,142	0,200	0,129					1,139	1,141
Höhe über NN	-0,006	-0,004	-0,023	-0,011						
Temperatur			-2,780			-0,825			-24,418	
Niederschlag	-0,011	-0,008			-0,009	-0,008	0,012	0,009	-0,087	
Vegetations- periode	0,066	0,113		0,085	65	0,059	-0,212	-0,173	1,613	2,861

Ergebnisse von Modell 2 auf Basis monatlicher Witterungsdaten

Für die Erstellung des Modells 2 wurden die langjährigen Mittel der Temperatur und des Niederschlags durch monatliche Mittelwerte für die Minimum- (September bis April) bzw. Maximum-Temperatur (Mai bis Juli) und monatliche Niederschlagsmittel ersetzt. Einzelheiten zur Auswahl des relevantesten Temperaturwerts finden sich in Kapitel 2.6; diesbezüglich musste eine Festlegung getroffen werden, um ein *Overfitting* zu vermeiden. Die gemäß Modell 2 errechneten partiellen Korrelationskoeffizienten sind in Abb. 8 dargestellt. Wieder ist das Erntejahr mit fast allen Ertragsmerkmalen korreliert, insbesondere mit dem Kornertrag in Stufe 2 (Abb. 8 B) und dem Tausendkorngewicht der mehrzeiligen Sorten (Abb. 8 C). Mit Hilfe dieses Modells konnte keine signifikante Beziehung zwischen dem Erntejahr und dem Tausendkorngewicht der zweizeiligen Sorten festgestellt werden.

Die nach Modell 2 berechneten Effekte der Bodenqualität auf die verschiedenen Parameter sind vergleichbar mit den Ergebnissen nach Modell 1: Die Bodenqualität ist in beiden Intensitätsstufen positiv mit dem Kornertrag und der Ertragskomponente Bestandesdichte korreliert (Abb. 8 A, B und E). Für die Merkmale Kornertrag (Stufe 2) und Tausendkorngewicht, die nach Modell 1 weniger durch die Vegetationsperiode beeinflusst waren, hatte dieser Parameter im Modell 2 keinen signifikanten Effekt (Abb. 7 bzw. 8 B und C). Im Ge-

gensatz zu Modell 1 ist die Vegetationsperiode hier jedoch negativ mit dem Kornertrag der zweizeiligen Sorten (Stufe 1) korreliert. Während eine lange Vegetationsperiode gemäß den Resultaten nach Modell 1 zu einer niedrigen Kornzahl pro Ähre führt (Abb. 7 D), konnte diese Beziehung nach Modell 2 nicht festgestellt werden (Abb. 8 D). Für die Ertragskomponente Bestandesdichte hat sich der positive Einfluss der gemäß Modell 1 gefundenen Variablen auch durch die Ergebnisse nach Modell 2 bestätigt (Abb. 7 E und 8 E). Nach Modell 1 konnten Beziehungen zwischen fast allen ertragsbestimmenden Parametern und dem langjährigen Mittel der Temperatur und/ oder des Niederschlags identifiziert werden. Die Nutzung monatlicher Mittelwerte der Klimavariablen in Modell 2 differenziert diese allgemeineren Effekte in zahlreichere, aber dafür speziellere Effekte auf, d.h. die allgemeine Korrelation zwischen einer Klimavariablen und einem Merkmal kann einem bestimmten Zeitpunkt und damit einer bestimmten Wachstumsphase zugeordnet werden. Hier wird deutlich, dass mehrere Variablen mit kleineren signifikanten Effekten die Bestandesdichte und den Kornertrag der Stufe 1 (Abb. 8 A und E) beeinflussen. Für den Kornertrag der Stufe 2 sowie das Tausendkorngewicht liegen die Verhältnisse dahingehend anders, dass einige Variablen überdurchschnittliche Effekte zeigen (Abb. 8 B und C). Ebenso wie gemäß Modell 1 ist die Ertragskomponenten Kornzahl pro Ähre auch gemäß Modell 2 am wenigsten durch die betrachteten Wetterbedingungen beeinflusst (Abb. 8 C).

Die konstanten Terme und Regressionskoeffizienten für Modell 2 sind in Tabelle 5 aufgeführt. Wieder sind alle unabhängigen Variablen wie Erntejahr, Ackerzahl, Vegetationsperiode und monatliche Temperatur- und Niederschlagsmittel aufgeführt und die Richtung und das Ausmaß ihrer signifikanten Effekte gezeigt. Folgende Zusammenhänge sind als besonders wichtig herauszustellen: Das Wetter in den Monaten September, Februar, März, April und Juni hat eine signifikante Bedeutung für die Ausprägung der betrachteten, wichtigen agronomischen Merkmale. Hervorgehoben werden soll der Monat Juni; es ist offensichtlich, dass die Temperatur und der Niederschlag in diesem Monat einen besonders starken Einfluss auf die meisten Ertragsmerkmale haben.

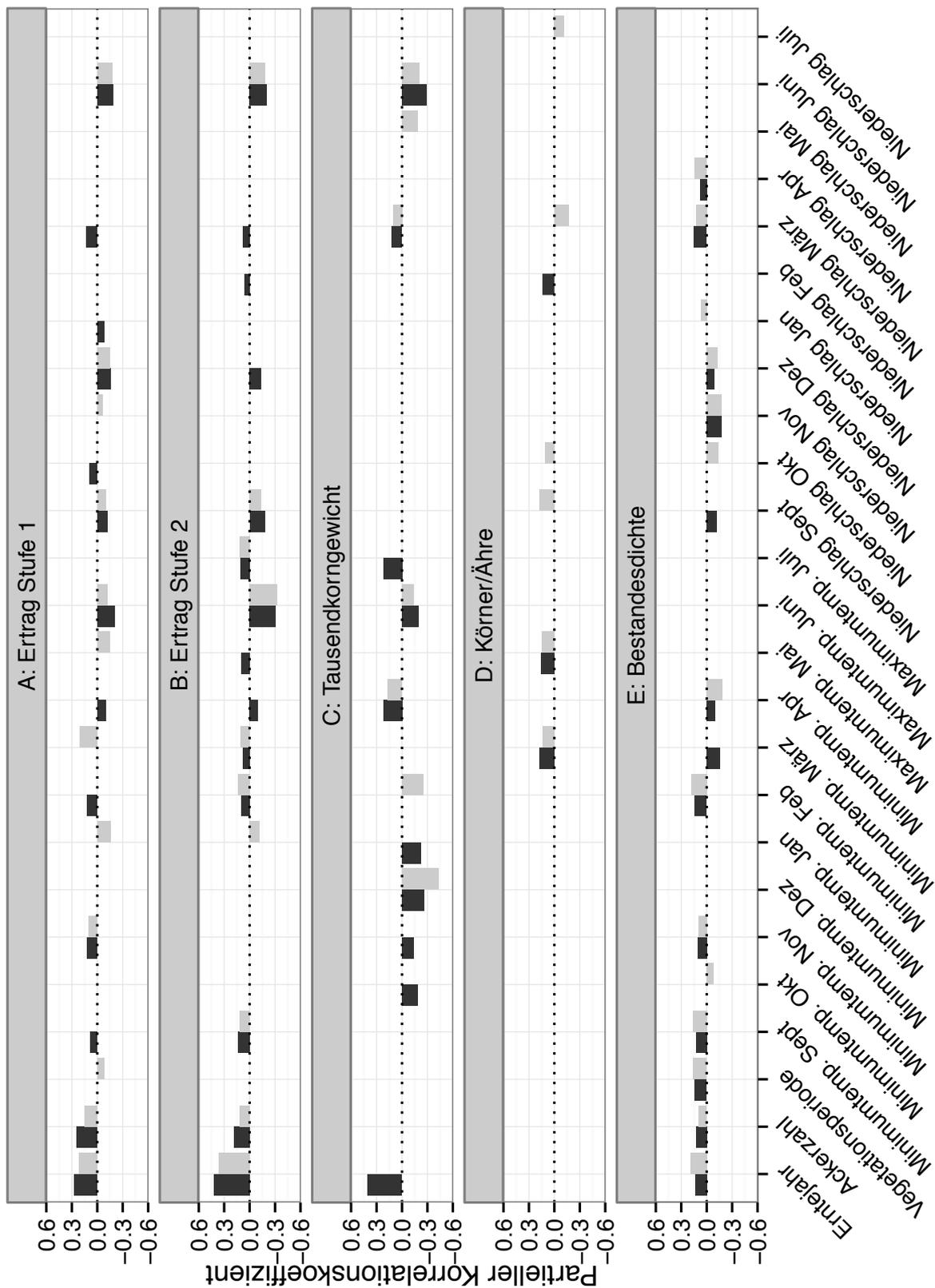


Abbildung 8

Partielle Korrelationskoeffizienten basierend auf monatlichen Wetterdaten (Modell 2): A: Kornertrag Stufe 1, B: Kornertrag Stufe 2, C: Tausendkorngewicht, D: Anzahl Körner pro Ähre, E: Bestandesdichte. Die mehrzeiligen Sorten sind durch schwarze, die zweizeiligen durch graue Balken dargestellt. Die x-Achse zeigt alle unabhängigen Variablen.

Zunächst spielt das September-Wetter eine größere Rolle: Eine überdurchschnittliche Minimumtemperatur hat offenbar einen positiven Effekt auf die Bestandesentwicklung (Bestandesdichte) und den Kornertrag insgesamt. Auch die Kornzahl pro Ähre der zweizeiligen Sorten wird dadurch gesteigert - allerdings in einem geringen Maße, während ein überdurchschnittlicher Niederschlag diese Merkmale negativ beeinflusst.

Niedrige Temperaturen im Februar können die Bestandesdichte sowie den Kornertrag reduzieren und zu einem leicht erhöhten Tausendkorngewicht bei den zweizeiligen Sorten führen.

Auch der Monat März stellt einen kritischen Zeitpunkt dar. Höhere Temperaturen können zu einem höheren Kornertrag, einem höheren Tausendkorngewicht und einer niedrigeren Bestandesdichte mehrzeiliger Sorten führen. Auch verursachen hohe Niederschläge tendenziell bei den zweizeiligen Sorten (Stufe 1) einen hohen Kornertrag und eine hohe Bestandesdichte sowie ein hohes Tausendkorngewicht bei Betrachtung aller untersuchten Sorten. Bei zweizeiligen Sorten führen hohe Märznieberschläge zu einer unterdurchschnittlichen Kornzahl pro Ähre.

Dagegen beeinflussen hohe Temperaturen im April die Bestandesdichte und den Kornertrag negativ, während das Tausendkorngewicht durch eine hohe Minimumtemperatur, d.h. für den April vergleichsweise hohe Temperaturen, tendenziell gesteigert wird.

Schließlich können hohe Temperaturen sowie Niederschläge im Juni eine Abnahme des Kornertrags und des Tausendkorngewichts bei der Wintergerste verursachen.

Zusammenfassend ist festzustellen, dass solche statistischen Modelle, die auf differenzierteren, monatlichen Wetterdaten mit einer höheren Auflösung basieren, besser dafür geeignet zu sein scheinen, die beobachtete phänotypische Varianz bezüglich Kornertrag und Ertragskomponenten der Wintergerste kausal zu erklären. Allerdings erwiesen sich die für die Modellierung verwendeten Variablen als nicht ausreichend, um die phänotypische Varianz der Merkmale Bestandesdichte und Kornzahl pro Ähre erklären zu können. Für diejenigen Merkmale, für welche die Modelle einen größeren Anteil der Varianz erklärt haben, konnten signifikante Variablen und relevante Zeitpunkte in der Entwicklung der Wintergerste identifiziert werden: Die Bodenqualität (Ackerzahl) und die Witterungsbedingungen im Mai und Juni sowie im Herbst erwiesen sich als besonders wichtig für die Produktivität und den Kornertrag der Wintergerste, so weit von den vorliegenden Ergebnisse des untersuchten Sortiments geschlossen werden kann.

Tabelle 5

Konstante Terme und Regressionskoeffizienten für Kornertag und Ertragsparameter auf Basis der monatlichen Wettermittel für die Vegetationszeit der Wintergerste (September - Juli; Modell 2). Werte zeigen signifikante Effekt der unabhängigen Variablen auf das jeweilige Merkmal.

	Modell 2									
	Kornertag Stufe 1		Kornertag Stufe 2		Tausendkorngewicht		Kornzahl / Ähre		Bestandesdichte	
	mehr- zeilig	zwei- zeilig	mehr- zeilig	zwei- zeilig	mehr- zeilig	zwei- zeilig	mehr- zeilig	zwei- zeilig	mehr- zeilig	zwei- zeilig
konstanter Term	-1090,04	-694,419	-2408,286	-1787,053	-444,471	56,738	17,647	9,575	-5264,438	-11307,626
Erntejahr	0,592	0,419	1,261	0,947	0,246				2,667	5,621
Ackerzahl	0,162	0,09	0,137	0,086					0,832	0,929
Vegetati- onsperiode		-0,113							1,466	2,746
September										
Minimum- temperatur	0,074		0,15	0,114					1,177	2,518
Nieder- schlag	-0,122	-0,096	-0,242	-0,15				0,1	-1,192	
Oktober										
Minimum- temperatur						-0,036				-0,895
Nieder- schlag	0,089							0,057		-2,158
November										
Minimum- temperatur	0,079	0,057				-0,026			0,725	1,087
Nieder- schlag		-0,082							-2,516	-4,038
Dezember										
Minimum- temperatur						-0,064	-0,115			
Nieder- schlag	-0,208	-0,174	-0,201						-1,214	-2,605
Januar										
Minimum- temperatur		-0,083		-0,074	-0,038					
Nieder- schlag	-0,105									1,526

Fortsetzung Tab. 5

	Modell 2									
	Kornertrag Stufe 1		Kornertrag Stufe 2		Tausendkorngewicht		Kornzahl / Ähre		Bestandesdichte	
	mehr- zeilig	zwei- zeilig	mehr- zeilig	zwei- zeilig	mehr- zeilig	zwei- zeilig	mehr- zeilig	zwei- zeilig	mehr- zeilig	zwei- zeilig
Februar										
Minimum- temperatur	0,051		0,062	0,069		-0,038			0,682	1,264
Nieder- schlag			0,119				0,122			
März										
Minimum- temperatur		0,157	0,076	0,107			0,094	0,054	-1,221	
Nieder- schlag	0,174				0,053	0,052		-0,114	2,164	2,602
April										
Minimum- temperatur	-0,104		-0,124		0,07	0,063			-1,008	-3,149
Nieder- schlag			0,072						1,338	3,609
Mai										
Maximum- temperatur		-0,111	0,083				0,076	0,052		
Nieder- schlag						-0,075				
Juni										
Maximum- temperatur	-0,123	-0,097	-0,302	-0,243	-0,037	-0,03				
Nieder- schlag	-0,24	-0,209	-0,312	-0,262	-0,11	-0,096				
Juli										
Maximum- temperatur			0,069	0,066	0,034					
Nieder- schlag								-0,062		

3.2 Korrektur der phänotypischen Daten

Um zu bestimmen, welcher Korrekturansatz (siehe Kapitel 2.7) eine genauere Schätzung ermöglicht, d.h. eine bessere Übereinstimmung mit den „exakten“ Daten aus den Feldversuchen zeigt, wurden für die Ergebnisse aller Korrekturansätze die Korrelationen dieser Ergebnisse untereinander berechnet. In Tabelle 6 sind die zugehörigen Pearson-Korrelationskoeffizienten (r) dargestellt. Die Korrelation erfolgte für alle untersuchten Merkmale getrennt nach mehr- und zweizeiligen Sorten. Der „Ansatz 3“ stellt die Daten aus den exakten Feldversuchen dar, die für die Validierung der nachfolgenden Assoziationen dienen sollten. Je enger ein Korrekturverfahren mit diesem Ansatz 3 korreliert, desto besser ist die Anpassung. Bei einem Vergleich der Vorgehensweisen zeigt sich, dass die engsten Korrelationen zwischen den Resultaten der Ansätze 1 und 2, also den beiden über gemischte Modelle bereinigten Datensätzen, bestehen. Die Korrelationen der beiden bereinigten Datensätze mit dem Validierungsdatensatz (Ansatz 3) sind schwächer, aber auch noch relativ hoch, mit wenigen Ausnahmen, auf die weiter unten eingegangen wird. Dabei ist es nicht so, dass eine der Bereinigungsverfahren in allen Fällen besser wäre als die andere. Die Korrelationen sind jedoch fast immer für die zweizeiligen Sorten besser als für die mehrzeiligen. Eine niedrigere Korrelation zeigt sich für das Merkmal Kornzahl pro Ähre bei den bereinigten Datensätzen ($r < 0,67$), die ja auf den Wertprüfungsdaten basieren. Auch für die Bestandesdichte der mehrzeiligen Sorten ($r < 5,5$) und den Kornertrag (Stufe 2) dieser Sorten ($r < 0,66$) sind die Korrelationen eher niedrig.

Tabelle 6

Pearson-Korrelationskoeffizienten für die unterschiedlich korrigierten Datensätze bzw. des Validierungsdatensatzes untereinander für die Assoziationen, getrennt nach Sortentyp für alle untersuchten Merkmale. Ansatz 1) Wertprüfungsdaten bereinigt basierend auf gemischtem Modell mit Ort und Sorte, 2) Wertprüfungsdaten bereinigt basierend auf gemischtem Modell mit allen signifikanten Parametern aus dem entsprechenden Regressionsmodell und 3) Daten aus den exakten Feldversuchen zur Validierung.

	Kornertrag Stufe 1		Kornertrag Stufe 2		Tausendkorngewicht		Kornzahl pro Ähre		Bestandesdichte	
	mehrzeilig	zweizeilig	mehrzeilig	zweizeilig	mehrzeilig	zweizeilig	mehrzeilig	zweizeilig	mehrzeilig	zweizeilig
1 vs. 2	0,907	0,982	0,964	0,919	0,972	0,982	0,938	0,718	0,888	0,940
1 vs. 3	0,793	0,848	0,652	0,858	0,885	0,931	0,342	0,664	0,476	0,880
2 vs. 3	0,754	0,846	0,551	0,816	0,877	0,942	0,296	0,454	0,530	0,819

3.3 Assoziation von SNP-Markern mit phänotypischen Daten

Die Assoziation von SNP-Markern mit den relevanten Merkmalen wurde auf der Basis von drei verschiedenen Datensätzen berechnet. Zwei der Datensätze beinhalten die Ergebnisse der Wertprüfungen, die auf zwei verschiedene Arten korrigiert wurden (siehe 2.7; Ansatz 1 und 2), bei dem dritten Datensatz handelt es sich um Ergebnisse aus „exakten“ Feldversuchen, in denen dasselbe Sortiment zeitgleich geprüft wurde. Der Ansatz 3 (Datensatz 3) stellt somit quasi einen Standard für die Validierung dar, mit dem die anderen beiden Ansätze verglichen werden.

In Tabelle 7 sind diejenigen SNP-Marker aufgeführt, die signifikant ($-\log(p) > 3.0$) mit einem oder mehreren untersuchten Merkmalen assoziiert sind. Es handelt sich jeweils um die Bezeichnung des SNPs, dessen Position im Genom, d.h. Chromosom und spezifische Position darauf, die $-\log(p)$ -Werte und r^2 der Marker für die drei Ansätze sowie das assoziierte Merkmal.

Der SNP-Marker 1319 auf Chromosom 2H für den Ertrag (Behandlungsstufe 2) ist gemäß Schätzung nach Ansatz 2 nicht signifikant, wird aber hier berücksichtigt, weil er einerseits nach den anderen Ansätzen signifikant ist und andererseits auch für das Merkmal Kornertrag (Stufe 1) nach allen Ansätzen Signifikanz zeigt. Für beide Behandlungsstufen sind die gleichen beiden SNPs nach allen Ansätzen signifikant, einer auf Chromosom 2H, der andere auf Chromosom 6H. Auf Chromosom 2H sind zwei weitere signifikante SNPs lokalisiert, diesmal für das Merkmal Tausendkorngewicht. Für dieses Merkmal gibt es einen dritten signifikanten Marker auf Chromosom 5H. Die meisten signifikanten SNPs wurden für das Merkmal Bestandesdichte gefunden, möglicherweise der komplexesten Ertragskomponente. Es sind insgesamt 12 signifikante Marker, von denen einer auf dem Chromosom 6H, die anderen 11 auf Chromosom 7H lokalisiert sind.

Der Marker auf Chromosom 6H ist nicht identisch mit dem signifikanten Marker für den Kornertrag auf demselben Chromosom. Da die Marker auch nicht benachbart sind, handelt es sich offenbar um zwei verschiedene Gene. Bei den assoziierten SNPs auf dem Chromosom 7H ist zu beachten, dass sieben der SNPs an demselben Locus liegen und ein weiterer in unmittelbarer Nachbarschaft. Zwei der anderen vier signifikanten SNPs sind auch so nah beisammen lokalisiert, dass es sich hier wahrscheinlich um denselben Genomlocus handelt. Mithin sind mit der Ertragskomponente Bestandesdichte insgesamt vier Genomabschnitte auf dem Chromosom 7H signifikant assoziiert.

Der Variationskoeffizient (r^2) für die Marker zeigt an, welcher Anteil der phänotypischen Varianz durch den entsprechenden Marker erklärt werden kann. Es handelt sich fast aus-

schließlich um kleine Effekte, die zwischen 2 und 10% der Varianz erklären. Der Marker 3777 erklärt für den Kornertrag (Stufen 1 und 2) gemäß Ansatz 1 immerhin 15 bzw. 16% der Varianz, nach Ansatz 2 jedoch nur 2 und 7% sowie gemäß Ansatz 3 jeweils 8%; hier überschätzt Ansatz 1 mithin den Markereffekt deutlich. Für das Merkmal Kornzahl pro Ähre konnte kein Marker identifiziert werden, der gemäß allen drei Ansätzen signifikant assoziiert wäre.

Tabelle 7

Signifikante SNP-Marker ($-\log(p) > 3.0$), die bei allen verwendeten Ansätzen Assoziationen zu den untersuchten Merkmalen Kornertrag (Stufe 1 und 2), Tausendkorngewicht und Bestandesdichte zeigen. Es sind die $-\log(p)$ -Werte sowie die r^2 für den jeweiligen Marker angegeben. (Chr. = Chromosom)

Merkmal	Chr.	SNP	Position [cM]	Ansatz					
				1		2		3	
				$-\log(p)$	r^2 Marker	$-\log(p)$	r^2 Marker	$-\log(p)$	r^2 Marker
Kornertrag Stufe 1	2H	1319	82,8	4,71	0,081	3,87	0,016	3,02	0,073
	6H	3777	17,0	5,38	0,158	4,72	0,020	3,19	0,082
Kornertrag Stufe 2	2H	1319	82,8	3,41	0,103	1,95	0,043	3,02	0,073
	6H	3777	17,0	5,16	0,161	3,17	0,074	3,19	0,082
Tausendkorngewicht	2H	21	59,2	4,66	0,077	4,26	0,035	3,35	0,046
	2H	5739	223,3	4,09	0,067	3,79	0,031	3,43	0,047
	5H	2760	17,4	3,91	0,064	3,36	0,028	4,00	0,056
Bestandesdichte	6H	3346	0,1	7,21	0,041	5,89	0,040	5,82	0,027
	7H	5394	73,8	3,54	0,021	4,41	0,030	3,56	0,017
	7H	460	78,2	4,07	0,023	4,46	0,030	3,14	0,014
	7H	950	78,2	3,04	0,017	3,65	0,025	3,26	0,015
	7H	2296	78,2	3,37	0,019	3,80	0,026	3,15	0,014
	7H	2398	78,2	3,07	0,017	3,68	0,025	3,30	0,015
	7H	3237	78,2	3,07	0,017	3,68	0,025	3,30	0,015
	7H	3632	78,2	3,31	0,019	3,74	0,026	3,09	0,014
	7H	4166	78,2	3,37	0,019	3,80	0,026	3,15	0,014
	7H	5310	80,9	3,36	0,019	3,78	0,026	3,20	0,015
	7H	2330	86,4	4,99	0,029	3,04	0,020	5,00	0,023
	7H	3125	87,2	6,14	0,035	3,79	0,026	6,92	0,032

Einen Überblick über die Anzahlen signifikanter Assoziationen je Merkmal bei unterschiedlichen Signifikanzschwellen geben die Venn-Diagramme in Abbildung 9. Hier ist die jeweilige Anzahl signifikanter Assoziationen für jeden Ansatz angegeben sowie die entsprechenden Anzahlen für alle möglichen Schnittmengen; eine „Assoziation“ bezeichnet eine Kombination von SNP und Merkmal. Die SNPs, die an gleicher genomischer Position liegen, wurden jeweils einzeln gezählt und nicht zusammengefasst.

Unter allen Signifikanzschwellen werden die meisten Assoziationen für Ansatz 3 (auf Basis der Felddaten) gefunden, gefolgt von Ansatz 1 (Wertprüfungsdaten mit einfachem Modell korrigiert) und schließlich Ansatz 2 (Wertprüfungsdaten mit komplexem Modell korrigiert). Ansatz 1 hat mehr Assoziationen mit Ansatz 3 gemeinsam als Ansatz 2 (mit Ansatz 3).

Dass es mehr gemeinsame Marker für alle Ansätze ($-\log(p)$ -Wert > 3) gibt, als in der Schnittmenge der Ansätze 2 und 3 enthalten sind, ist dadurch bedingt, dass bei den Markern, die in allen Ansätzen signifikant sind, die Ausnahme für SNP 1319 auf Chromosom 2H für den Ertrag (Stufe 2) gemacht worden ist (siehe oben). In den folgenden Abbildungen 10 - 14 sind die Assoziationen graphisch für jedes untersuchte Merkmal einzeln dargestellt.

Wie die Abbildung 10 deutlich zeigt, werden auf Basis der Felddaten (Ansatz 3, grün) mehr signifikante Assoziationen für das Merkmal Kornertrag (Stufe 1) gefunden als auf Basis der bereinigten Daten, was auch den Venn-Diagrammen (Abb. 9) zu entnehmen ist. Die Abweichung betrifft die Chromosomen 1H, 3H und 5H. Die beiden signifikanten Assoziationen, die mit allen drei Ansätzen detektiert werden, sind auch hier sichtbar, sie werden durch die Bereinigungsverfahren überschätzt.

Je höher die Signifikanzschwelle gesetzt wird, desto weniger Assoziationen sind selbstverständlich signifikant; wird die Schwelle herabgesetzt, so werden umgekehrt mehr Assoziationen, die bei allen Ansätzen signifikant sind, gefunden (siehe auch Abb. 10 - 14). Zusammenstellungen aller signifikanten Assoziationen für jede der Schätzmethode finden sich im Anhang (Tab. A11 - A15; CD-ROM).

Das Assoziationsprofil für den Kornertrag der Stufe 2 (Abb. 11) zeigt weniger SNPs mit signifikanten Assoziationen als jenes für den Kornertrag der Stufe 1. Nach allen Ansätzen sind die Effekte für den Ertrag bei Behandlungsstufe 1 (extensiv) kleiner als die für den Kornertrag der Stufe 2. Diejenigen SNPs jedoch, die für den Ertrag der Stufe 1 hochsignifikant waren, erweisen sich auch hier als hochsignifikant.

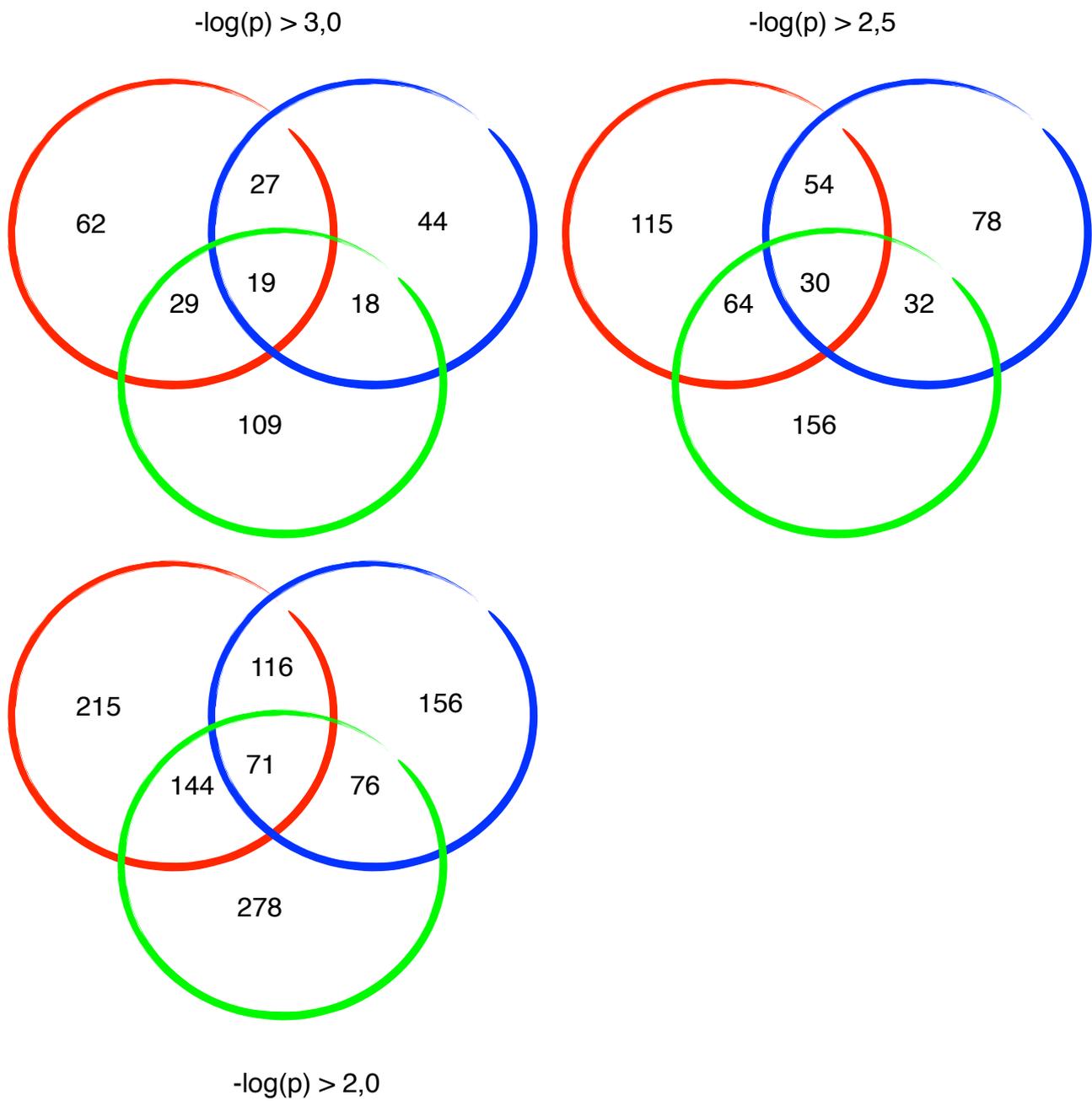


Abbildung 9

Venn-Diagramme für alle signifikanten SNPs gemäß der drei Ansätze für die Signifikanzschwellen $-\log(p) > 2,0$, $2,5$ und $3,0$ (rot - Ansatz 1: Korrektur über Erntejahr, Sorte und Ort, blau - Ansatz 2: Korrektur über Erntejahr, Sorte und signifikante Parameter aus Regressionsmodellen, grün - Ansatz 3: Mittelwerte der Daten aus den exakten Feldversuchen).

Das Assoziationsprofil für das Merkmal Tausendkorngewicht unterscheidet sich von denen zu den Kornerträgen (Abb. 12). Es ist deutlich sichtbar, dass hierfür andere Genomregionen eine Rolle spielen als für den Ertrag, und die Assoziationen sind schwächer. Allerdings erweisen sich mehr Assoziationen bei allen Ansätzen als signifikant: Relevant sind hier die Chromosomen 2H, 4H, 5H und 6H.

Wie schon aus Tabelle 7 ersichtlich, gibt es keinen SNP, der nach allen Ansätzen signifikant mit dem Merkmal Kornzahl pro Ähre assoziiert ist (Abb. 13). Es zeigen sich nur zwei bei einer Signifikanzschwelle von $-\log(p) > 3$ signifikante Marker gemäß Ansatz 3, der die Vergleichsbasis darstellt. Diese Marker liegen auf den Chromosomen 5H und 6H und sind gemäß der anderen Ansätze nicht signifikant.

Für das Merkmal Bestandesdichte wurden bei allen Ansätzen die meisten signifikant assoziierten Marker identifiziert; sie repräsentieren wenige Abschnitte der Chromosomen 6H und 7H (Abb. 14). Hier zeigen sich auch die meisten Übereinstimmungen der drei Ansätze.

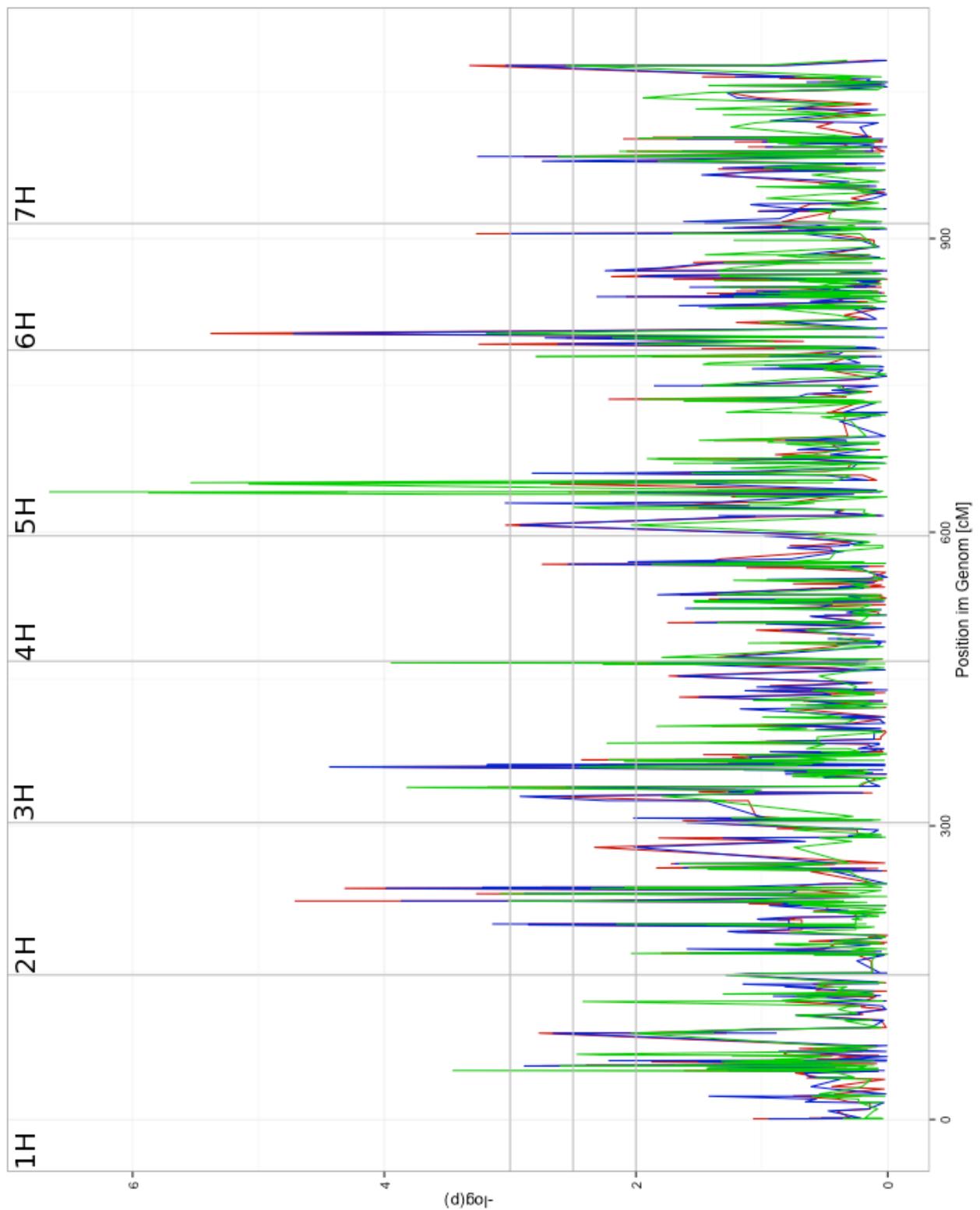


Abbildung 10

Assoziationsprofil für das Merkmal Kornertrag (Stufe 1): $-\log(p)$ -Werte zu deren Genomposition für die verwendeten Ansätze (rot - Ansatz 1: Korrektur über Erntejahr, Sorte und Ort, blau - Ansatz 2: Korrektur über Erntejahr, Sorte und signifikante Parameter aus Regressionsmodellen, grün - Ansatz 3: Mittelwerte der Daten aus den exakten Feldversuchen), waagerechte Linien stellen die Signifikanzschwellen bei $-\log(p)$ -Werten von 2, 2,5 und 3 dar, die vertikalen Linien grenzen die Chromosomen (1H-7H) ab.

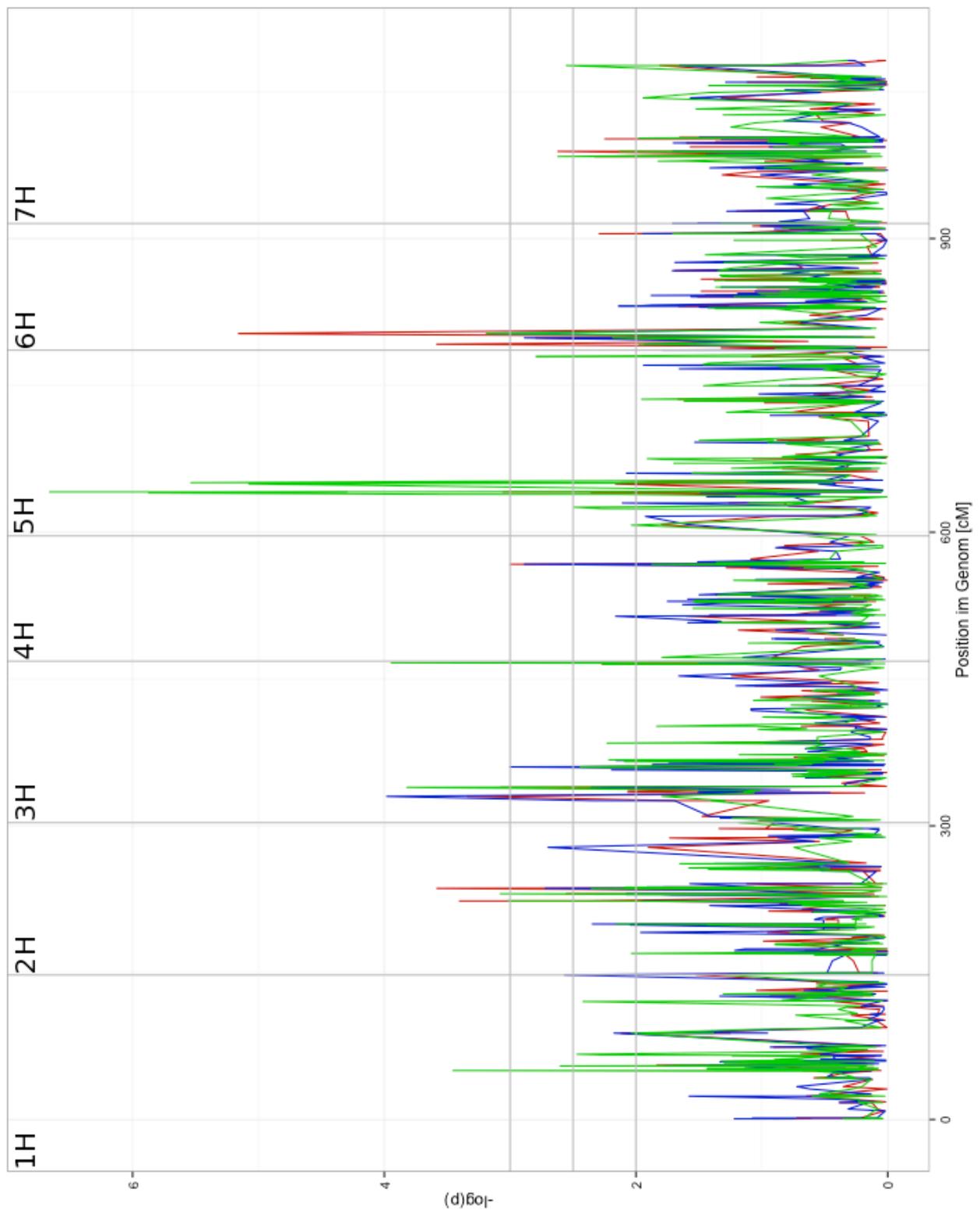


Abbildung 11

Assoziationsprofil für das Merkmal Kornertrag (Stufe 2): $-\log(p)$ -Werte zu deren Genomposition für die verwendeten Ansätze (rot - Ansatz 1: Korrektur über Erntejahr, Sorte und Ort, blau - Ansatz 2: Korrektur über Erntejahr, Sorte und signifikante Parameter aus Regressionsmodellen, grün - Ansatz 3: Mittelwerte der Daten aus den exakten Feldversuchen), waagerechte Linien stellen die Signifikanzschwellen bei $-\log(p)$ -Werten von 2, 2,5 und 3 dar, die vertikalen Linien grenzen die Chromosomen (1H-7H) ab.

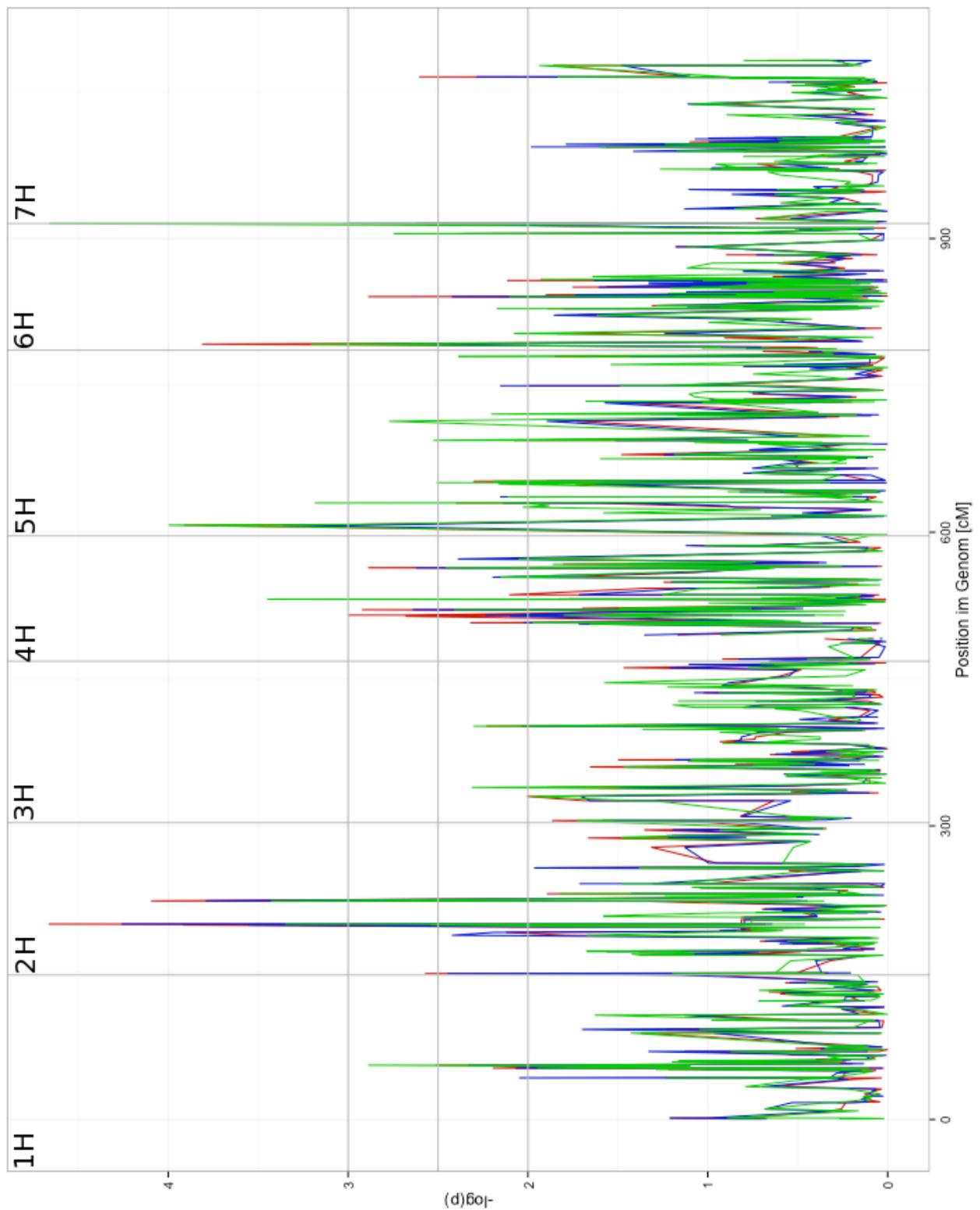


Abbildung 12

Assoziationsprofil für das Merkmal Tausendkorngewicht: $-\log(p)$ -Werte zu deren Genomposition für die verwendeten Ansätze (rot - Ansatz 1: Korrektur über Erntejahr, Sorte und Ort, blau - Ansatz 2: Korrektur über Erntejahr, Sorte und signifikante Parameter aus Regressionsmodellen, grün - Ansatz 3: Mittelwerte der Daten aus den exakten Feldversuchen), waagerechte Linien stellen die Signifikanzschwellen bei $-\log(p)$ -Werten von 2, 2,5 und 3 dar, die vertikalen Linien grenzen die Chromosomen (1H-7H) ab.

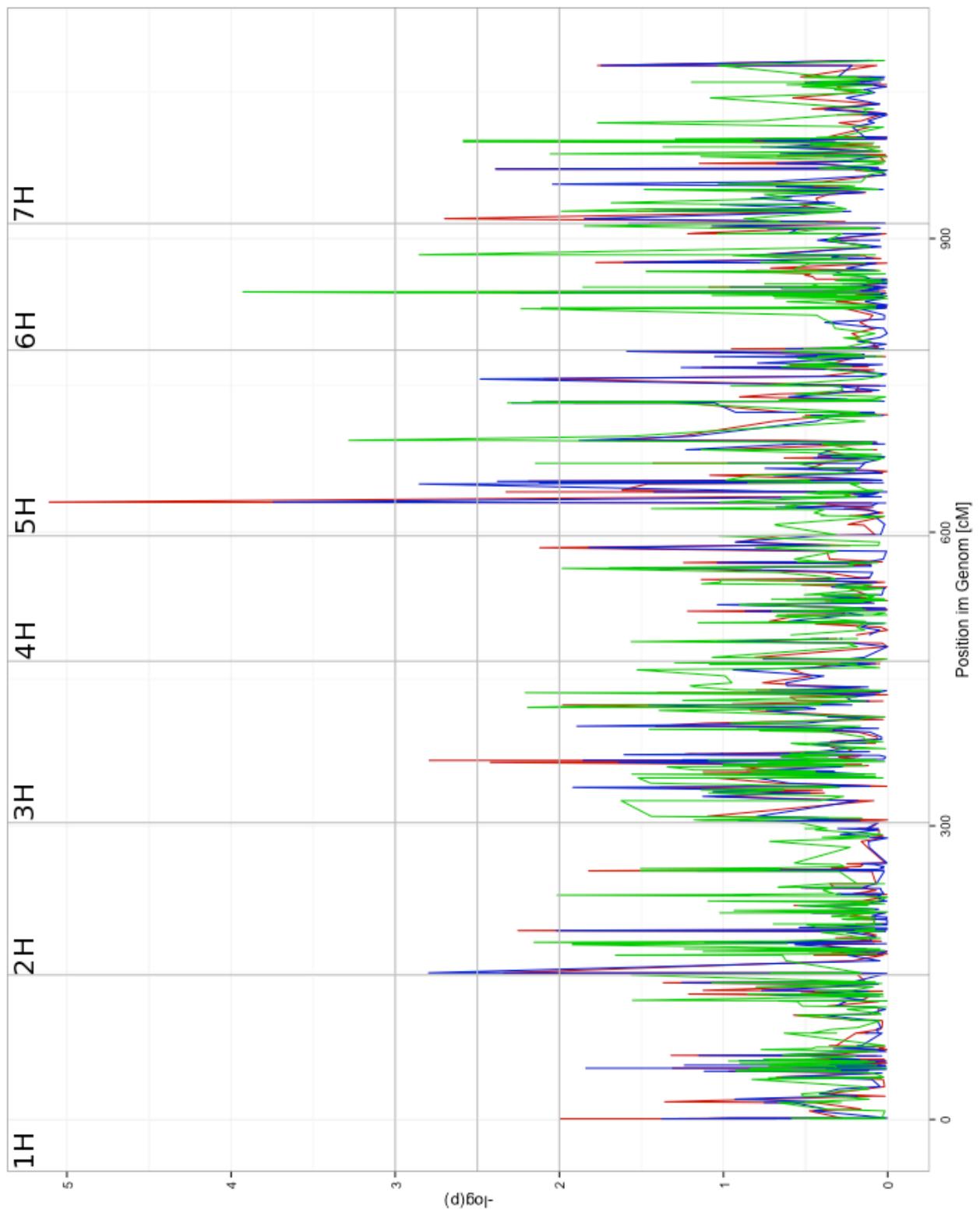


Abbildung 13

Assoziationsprofil für das Merkmal Kornzahl pro Ähre: $-\log(p)$ -Werte zu deren Genomposition für die verwendeten Ansätze (rot - Ansatz 1: Korrektur über Erntejahr, Sorte und Ort, blau - Ansatz 2: Korrektur über Erntejahr, Sorte und signifikante Parameter aus Regressionsmodellen, grün - Ansatz 3: Mittelwerte der Daten aus den exakten Feldversuchen), waagerechte Linien stellen die Signifikanzschwellen bei $-\log(p)$ -Werten von 2, 2,5 und 3 dar, die vertikalen Linien grenzen die Chromosomen (1H-7H) ab.

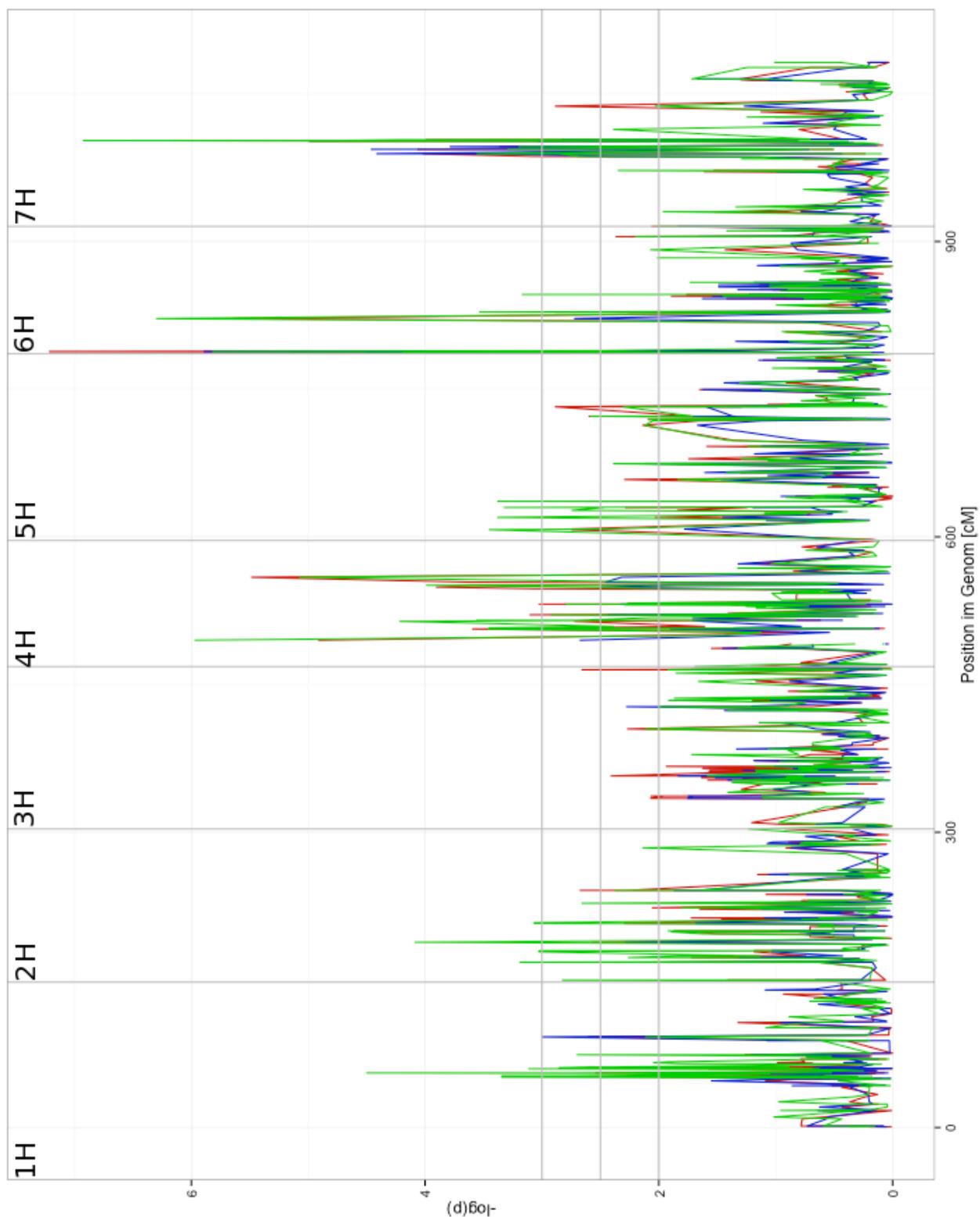


Abbildung 14

Assoziationsprofil für das Merkmal Bestandesdichte: $-\log(p)$ -Werte zu deren Genomposition für die verwendeten Ansätze (rot - Ansatz 1: Korrektur über Erntejahr, Sorte und Ort, blau - Ansatz 2: Korrektur über Erntejahr, Sorte und signifikante Parameter aus Regressionsmodellen, grün - Ansatz 3: Mittelwerte der Daten aus den exakten Feldversuchen), waagerechte Linien stellen die Signifikanzschwellen bei $-\log(p)$ -Werten von 2, 2,5 und 3 dar, die vertikalen Linien grenzen die Chromosomen (1H-7H) ab.

Die Abbildungen 15 und 16 zeigen die Korrelationen zwischen den $-\log(p)$ -Werten für die Assoziationen für die Merkmale Kornertrag (Stufe 1) und Tausendkorngewicht, die einerseits auf den korrigierten Wertprüfungsdaten, und andererseits auf den exakten Feldversuchen basieren. Es sind jeweils die Resultate beider Korrekturansätze dargestellt. Es ist deutlich sichtbar, dass der einfachere Korrekturansatz 1, der auf Erntejahr, Sorte und Ort beruht, besser mit den Daten aus den Feldversuchen übereinstimmt als der komplexe Ansatz 2, der anstelle des Ortes die signifikanten Parameter aus den Regressionsmodellen verwendet. Dies trifft auch für die anderen Merkmale zu: Kornertrag der Stufe 2 (Ansatz 1: $r^2 = 0,39$, Ansatz 2: $r^2 = 0,1$), Kornzahl pro Ähre (Ansatz 1: $r^2 = 0,18$, Ansatz 2: $r^2 = 0,14$) und Bestandesdichte (Ansatz 1: $r^2 = 0,74$, Ansatz 2: $r^2 = 0,58$). Dieser Befund bestätigt noch einmal die in den Venn-Diagrammen dargestellten Ergebnisse (Abb. 9): Die Schnittmengen der gemeinsamen signifikanten SNPs sind für die Ansätze 1 und 3 immer größer als diejenigen für Ansätze 2 und 3. Die Stärke der Korrelation ist abhängig vom Merkmal: Die Ergebnisse für das Tausendkorngewicht und die Bestandesdichte sind enger korreliert als die für Kornertrag und Kornzahl pro Ähre. Ferner sind die Korrelationen für den Kornertrag der Stufe 2 wesentlich schwächer als diejenigen für den Kornertrag der Stufe 1.

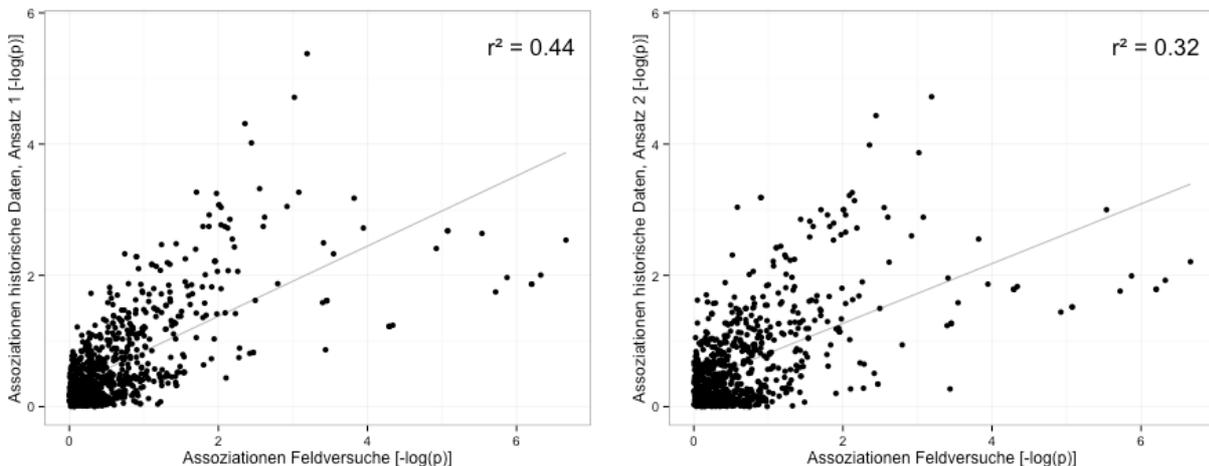


Abbildung 15

Korrelation der $\log(p)$ -Werte der Assoziationen für das Merkmal Kornertrag (Stufe 1) auf Basis der historischen Daten (links: korrigiert nach Ansatz 1, rechts: korrigiert nach Ansatz 2) mit denjenigen auf Basis der exakten Feldversuche.

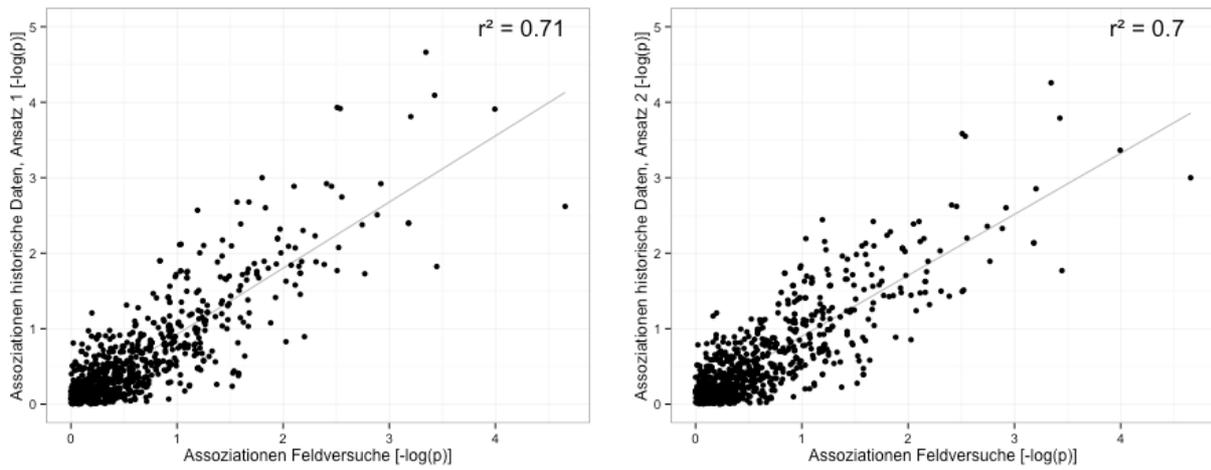


Abbildung 16

Korrelation der $\log(p)$ -Werte der Assoziationen für das Merkmal Tausendkorngewicht auf Basis der historischen Daten (links: korrigiert nach Ansatz 1, rechts: korrigiert nach Ansatz 2) mit denjenigen auf Basis der exakten Feldversuche.

4. Diskussion

Wie einleitend ausgeführt, ist es in Anbetracht der hohen Kosten von Feldversuchen angebracht und sinnvoll, bereits vorhandene phänotypische Daten für verschiedene Auswertungen zur Beantwortung unterschiedlicher wissenschaftlicher und auch praktischer Fragestellungen zu verwenden. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden daher zwei Verwendungen für diese Daten untersucht.

Zunächst wurden die Daten aus den Wertprüfungen des Bundessortenamtes zu Wintergerste zur Berechnung von multiplen Regressionsmodellen verwendet. Hierbei stand die Frage im Fokus, inwiefern und in welchem Ausmaß agronomisch relevante Merkmale wie der Kornertrag bei unterschiedlichen Intensitätsstufen, das Tausendkorngewicht, die Kornzahl pro Ähre und die Bestandesdichte über verfügbare und relativ leicht zugängliche Standort- und Wetterparameter erklärt werden können. Diese Analysen hatten zwei Hauptziele:

1. Es sollten so für die Getreidezüchtung - insbesondere Wintergerste - relevante Zeitpunkte und Stadien der Entwicklung aufgedeckt werden, die gerade im Hinblick auf die akuten und erwarteten Folgen des Klimawandels für die Entwicklung daran angepasster Wintergerstensorten eine Rolle spielen.
2. Die Ergebnisse dieser Analysen sollten zur Korrektur der phänotypischen Daten um den Einfluss von Standort- und Wetterparametern dienen, um die nicht-genetische Variation der Daten zu minimieren bzw. zu charakterisieren und so die zu berechnenden Marker-Merkmala-Assoziationen besser abzusichern. Dafür wurden die vorliegenden Wertprüfungsdaten anhand zweier Ansätze bereinigt, um Assoziationen der untersuchten Merkmale mit SNP-Markern zu identifizieren. Solche Assoziationen können in der praktischen Gerstenzüchtung für eine indirekte Selektion auf die Zielmerkmale verwendet werden.

4.1 Aktuelle und erwartete Folgen des Klimawandels für die landwirtschaftliche Pflanzenproduktion

Langjährige Klimadaten und aktuelle Wetterbeobachtungen lassen darauf schließen, dass sich das globale Klima möglicherweise dramatisch ändern wird, einschließlich eines signifikanten Anstiegs der durchschnittlichen Jahrestemperatur (z.B. Luterbacher et al. 2004; Christensen et al. 2007). Entsprechende Modelle zeigen, dass der vorhergesagte Temperaturanstieg in der nördlichen Hemisphäre stärker als in der südlichen ausfallen könnte. Die am stärksten von den Änderungen betroffene Jahreszeit wird möglicherweise der Win-

ter sein, gefolgt vom Frühjahr und Sommer, während die Temperaturen im Herbst sich am wenigsten ändern sollen (z.B. Vose et al. 2005). Abgeleitet aus den aktuellen Witterungsbedingungen sowie anhand von Modellen für das zukünftige Klima kamen bereits Easterling et al. (2000) zu dem Schluss, dass extrem hohe Temperaturen und Starkregenereignisse häufiger, extrem niedrigere Temperaturen dagegen seltener auftreten werden.

Dementsprechend wird ein deutlicher Temperaturanstieg in Europa erwartet. Gleichzeitig wird eine höhere Variabilität der Sommertemperaturen vorhergesagt, während die Wintertemperaturen sich zwar erhöhen, aber dabei eher gleichmäßig und stabil, d.h. ohne starke Variationen, bleiben sollen. Die Jahresniederschlagsmenge soll ansteigen, wohingegen die Sommer wahrscheinlich trockener werden (Christensen et al. 2007). Besonders heftige, mehrtägige Regenperioden im Sommer (Juli bis September) würden danach wahrscheinlicher. Dies kann zu häufigeren Überflutungen führen, wie auch schon in den letzten Jahren beobachtet wurde (Christensen und Christensen 2003). Barriopedro et al. (2011) erwarten ein häufigeres Auftreten von sommerlichen Hitzewellen. Auf der anderen Seite könnten Schneeperioden im Winter weniger häufig auftreten (Christensen et al. 2007). Dieser Schlussfolgerung widersprechen Liu et al. (2012): Sie kommen aufgrund ihrer Untersuchungen zu dem Schluss, dass das Winterwetter in Europa, Nordamerika und Ostasien durch mehr Schnee geprägt sein werde. In Europa werden diese vermehrten Schneefälle zu Beginn des Winters, in den anderen Regionen während des ganzen Winters erwartet. Auch die Frequenz extremer Witterungsbedingungen im Winter soll steigen (Liu et al. 2012).

Am Beispiel von Großbritannien konnte anhand von Simulationen des Ertrages und Krankheitsbefalls von Raps gezeigt werden, dass sich die Auswirkungen des Klimawandels schon über relativ wenige Breitengrade (50 - 59 °N) stark unterscheiden können. Es werden generell bessere Wachstumsbedingungen erwartet; gleichzeitig werden jedoch für England (50 - 55 °N) höhere Verluste durch Pflanzenkrankheiten vorhergesagt als für Schottland (55 - 59 °N), sodass wenigstens in dieser Hinsicht der Norden gewissermaßen vom Klimawandel profitieren würde, während der Süden Großbritanniens eher Nachteile hinnehmen müsste (Butterworth et al. 2010). Für Deutschland gibt es bislang noch keine entsprechenden Prognosen. Aufgrund der geographisch bedingten klimatischen Unterschiede können die Ergebnisse aus Großbritannien nicht direkt auf Deutschland übertragen werden, jedoch geben sie wichtige Hinweise auf die möglichen Folgen des Klimawandels auf unsere Großregion.

Sollten die beschriebenen Klimaänderungen so eintreffen, würden sie selbstverständlich die gesamten Lebensbedingungen und alle Wirtschaftsbereiche, und insbesondere auch die Landwirtschaft, massiv beeinflussen. Allerdings könnten die Folgen für die Landwirtschaft auch weniger gravierend als erwartet oder teilweise sogar positiv ausfallen. Besonders in Nordeuropa könnten die vorhergesagten Wetterbedingungen zu einer Intensivierung der Landwirtschaft führen. Andererseits könnte dieser Effekt durch die Ausbreitung von Krankheiten und Schädlingen in bisher befallsfreie Gebiete im Norden auch wieder verringert werden.

Es gibt verschiedene Möglichkeiten, auf die Auswirkungen des Klimawandels zu reagieren, einschließlich einer Verschiebung der Anbaugelände von Nutzpflanzen und Veränderung von Fruchtfolgen sowie die Adaptation „neuer“ Arten, inkl. Anpassung von Aussaat- oder Pflanzzeiten, und die Optimierung von Düngung, Pflanzenschutz und ganzen Anbausystemen. Andere Möglichkeiten umfassen die Verlegung landwirtschaftlich genutzter Flächen in besser geeignete Regionen und die Änderung von Landnutzungskonzepten (Huntingford et al. 2005, Porter und Semenov 2005, Evans et al. 2008, Butterworth et al. 2010, Bindi und Oleson 2011, Elsgaard et al. 2012). Bei Weizen konnte in Großbritannien gezeigt werden, dass der Einfluss des sich ändernden Klimas nicht nur von der räumlichen und zeitlichen Dimension dieser Änderungen abhängt, sondern auch von den Eigenschaften der angebauten Pflanzenarten und Sorten. Die in dieser Studie von Semenov und Halford (2009) durchgeführten Simulationen haben ergeben, dass vorhergesagte trockenere und wärmere Sommer bei heutigen Sorten nicht unbedingt zu Ertragsverlusten durch Trockenstress führen müssen, da auch die Pflanzenentwicklung sich entsprechend ändert und z.B. eine schnellere Entwicklung und frühere Abreife eintritt (Semenov und Halford 2009).

Für eine effektive Anpassung von Pflanzenbausystemen an die sich ändernden Klimabedingungen ist es notwendig, die kritischsten Faktoren und Zeitpunkte ihres größten Einflusses auf den Ertrag und Ertragskomponenten an einem gegebenen Standort zu identifizieren und zu verstehen (vergl. Porter und Semenov 2005). Präzisere Informationen auf diesem Gebiet würden es ermöglichen,

1. besser angepasste Pflanzenarten zu wählen,
2. bessere Sorten zu entwickeln und zu nutzen und
3. Aussaat- und Behandlungstermine sowie weitere pflanzenbauliche Maßnahmen den geänderten Standort- und Wetterbedingungen anzupassen.

Frühere Versuche mit verschiedenen Anbausystemen für Winterweizen einschließlich der Stickstoff-Düngung unter verschiedenen Umweltbedingungen zeigten den Einfluss der witterungsbedingten Umweltbedingungen als entscheidende Faktoren mit Wirkung auf die Komponenten Bestandesdichte, Tausendkorngewicht und Korngewicht je Ähre sowie den Kornertrag insgesamt (Macák et al. 2009).

Auch Chmielewski und Köhn (1999, 2000) untersuchten die Beziehung zwischen atmosphärischen Einflüssen (z. B. Wetterparameter, Sättigungsdefizit oder potentielle Evapotranspiration) und dem Kornertrag verschiedener Getreidearten, einschließlich Sommergerste, Hafer und Winterroggen. Weiterhin untersuchten auch sie den Witterungseinfluss auf die Hauptertragskomponenten Bestandesdichte, Kornanzahl pro Ähre und Korngewicht. Die Ergebnisse belegen einen starken Einfluss der Sommertemperatur auf diese Merkmale bei den Sommergetreiden, während beim Winterroggen die Witterung im Herbst einen besonders starken Einfluss hatte. Die Autoren konnten auch zeigen, dass Kornertrag und bestimmte Ertragskomponenten auf verschiedene Weise und unterschiedlich stark beeinflusst werden können. Die Ergebnisse für die Sommergetreide zeigen, dass der stärkste Einfluss der Witterung auf die Kornzahl pro Ähre bzw. Rispe besonders im Mai während der Ährenentwicklung, auf die Bestandesdichte im Juni durch Triebreduktion während des Schossens und auf das Korngewicht im Juni und Juli während der Kornfüllung auftritt. Der Kornertrag der Sommergerste wird hauptsächlich durch die Bestandesdichte und die Kornzahl pro Ähre bestimmt, während für den Hafer die ausschlaggebende Komponente die Kornzahl pro Rispe ist, die wie oben erwähnt stark von den Witterungsbedingungen im Mai abhängen. Bei Winterroggen sind für eine vorteilhafte Entwicklung der Bestandesdichte und Kornzahl pro Ähre ausreichend hohe Temperaturen im Herbst und ein früher Wachstumsbeginn nach dem Winter notwendig. Über die Verlängerung der Ährenbildung durch moderate Temperaturen vor dem Schossen kommt es zu einer ansteigenden Anzahl von Ähren und damit schlussendlich auch zu einer höheren Kornzahl pro Ähre. Während der Reife können hohe Temperaturen und Trockenheit negative Auswirkungen auf das Korngewicht haben, da diese Witterungsbedingungen die Dauer der Kornfüllung reduzieren (Chmielewski und Köhn, 1999 und 2000).

Der zu erwartende Effekt verschiedener Klimawandel-Szenarien auf den Winterweizen-Ertrag in Dänemark wurde von Kristensen et al. (2011) mittels gemischter Regressionsmodelle untersucht. Die Ergebnisse zeigen, dass Weizenpflanzen besonders während kritischer Zeitpunkte in der Entwicklung wie der Etablierung der Kultur, des vegetativen Wachstums und der Kornfüllung durch Temperatur und Strahlung beeinflusst werden.

Während der Etablierung der Kultur sorgen zu niedrige Temperaturen zu einem gering ausgebildeten Wurzelsystem, sodass spätere Trockenperioden schlechter überbrückt werden können, oder sogar zum Absterben von Pflanzen (sehr niedrige Temperaturen), während zu hohe Temperaturen im Winter zu einer Verkürzung der Bestockungsphase und so zu weniger Trieben führen. In der Phase des vegetativen Wachstums sorgen ausreichende Niederschläge für einen höheren Ertrag, wohingegen der Kornertrag verringert werden kann, wenn die Witterung so feucht ist, dass insbesondere Pilzkrankheiten gute Bedingungen auffinden und verstärkt auftreten. Während der Kornfüllung schließlich führen erhöhte Temperaturen zu einem sinkenden Kornertrag. Hohe Niederschläge können zu vermehrtem Pilzbefall führen, ebenso zu einer Verzögerung der Ernte, wenn sie spät in der Vegetationsperiode auftreten. Vorhersagen für verschiedene getestete Klimawandel-Szenarien in dieser Studie zeigten, dass - wenigstens in einem Land wie Dänemark - mit verringerten Erträgen gerechnet werden muss, wenn die prognostizierten Folgen des Klimawandels, die hier schon beschrieben wurden, eintreffen. Die von den Autoren verwendeten Klimawandel-Szenarien stammen aus verschiedenen Studien und Veröffentlichungen und basieren auf zwei europäischen Simulationsmodellen aus dem ENSEMBLES-Projekt (<http://www.ensembles-eu.org/>), einem EU-Projekt, das zum Ziel hatte, Klimawandelszenarien für Europa zu entwickeln, Wirkungen des Klimawandels vorherzusagen und daraus Handlungsempfehlungen abzuleiten (Kristensen et al. 2011). Aufgrund seiner außerordentlichen Wichtigkeit für die Landwirtschaft und menschliche Ernährung haben solche Ertragsverluste bei Weizen eine beträchtliche ökonomische Bedeutung. Ähnliche Ergebnisse erhielten auch verschiedene Forschungsteams in Großbritannien: Anhand von Simulationsmodellen konnte Semenov (2009) zeigen, dass durch erhöhte Temperaturen die Entwicklung des Weizens in England und Wales beschleunigt wird, sodass eine höhere Trockenheit im Sommer keine so große Rolle spielt, da durch eine frühere Abreife die prognostizierten Trockenperioden im Sommer gemieden werden („Escape“). Die beschleunigte Entwicklung beruht auf der Tatsache, dass die Entwicklung über Temperatursummen gesteuert wird und so unter wärmeren Bedingungen beschleunigt wird, die Ergebnisse der Simulationen sagen eine um 14 Tage frühere Blüte und eine um 21 Tage frühere Abreife voraus als unter aktuellen Bedingungen. Allerdings nimmt die Wahrscheinlichkeit von Hitzestress während der Blüte zu, sodass dadurch Schäden verursacht werden können, indem z.B. die Befruchtung durch Schädigung der männlichen und/oder weiblichen Blütenanteile eingeschränkt oder verhindert wird.

Butterworth et al. (2010) untersuchten den Einfluss der Klimaänderungen auf Ertragsverluste durch Krankheiten. Ihre Ergebnisse lassen erwarten, dass der Rapserttrag in England durch das vermehrte Auftreten der Wurzelhals- und Stängelfäule (*Phoma lingam*) sinken könnte, da diese Verluste die Ertragssteigerungen durch das wärmere Klima übersteigen. Dagegen soll das in Schottland durch die höheren Ertragszuwächse, die durch die wärmeren Temperaturen erwartet werden, und durch die sinkende Bedeutung von Pilzkrankheiten nicht geschehen. Abhilfe kann in beiden Regionen natürlich der Einsatz von Pflanzenschutzmitteln sowie krankheitsresistenten bzw. toleranten Sorten schaffen.

Es müssen Lösungen für die vorhergehend beschriebenen Probleme gefunden werden, um den erwarteten Schwierigkeiten vorzubeugen oder entgegenzuwirken. Letztendlich werden Sorten gebraucht, die an die zu erwartenden Änderungen angepasst sind. Die schon angesprochene Änderung von Landnutzungskonzepten kann jedoch eine Lösung für den Übergang darstellen. Für eine begrenzte Zeit kann die Produktionsverlagerung der verschiedenen Getreidearten an bisher nur eingeschränkt geeignete Standorte eine Lösung darstellen. Allerdings darf dabei nicht außer Acht gelassen werden, dass bestimmte Getreidearten für die Ernährung unersetzlich sind; beispielsweise stellt der Weizen in Europa die wichtigste Getreideart als Basis für die Ernährung der Bevölkerung dar und wird es auch bleiben. Aktuelle Forschungs- und Entwicklungsprojekte wie das Innovationsnetzwerk Klimaanpassung Brandenburg (<http://www.inka-bb.de/>), in dem an den Klimawandel angepasste Sorten in verschiedenen Feldversuchen identifiziert werden sollen, sind wichtige Aktivitäten auf diesem Weg. Wissenschaftliche Untersuchungen, wie sie in der vorliegenden Arbeit präsentiert werden, geben Hinweise auf besonders anfällige Phasen im Verlauf der Vegetationszeit der Nutzpflanzen, denen man durch die Sortenwahl entweder ausweichen oder deren Wirkung man mit dem Anbau geeigneter Sorten (teilweise) kompensieren kann, wie z.B. den Einsatz trockenheitstoleranter Sorten für Regionen mit neu auftretender Frühsommertrockenheit bei Wintergerste oder Weizen. Daher muss die Züchtung hier ansetzen und neue Sorten entwickeln, die besser an die genannten und andere Folgen des Klimawandels angepasst sind. Es liegt auf der Hand, dass es sich hierbei ggf. um einen langwierigen Prozess handelt.

In Deutschland ist Wintergerste das zweitwichtigste Getreide nach Winterweizen. Während der Kornertrag beider Arten über die letzten Dekaden im Mittel signifikant erhöht werden konnte, wurde auch eine stärkere Variabilität zwischen den Jahren beobachtet (Statistisches Bundesamt Deutschland 2012, <https://www.destatis.de/DE/ZahlenFakten/Wirtschaftsbereiche/LandForstwirtschaft/Ernte/Tabellen/Feldfruechte/Anbauflaechen/Ernte->

mengen. html, Porter und Semenov 2005). Es ist zu vermuten, dass diese Variabilität durch den Klimawandel und damit verbundene extreme Wetterbedingungen verursacht wird.

Für Untersuchungen zu ertragsbestimmenden Faktoren werden Regressionsmodelle verwendet, um Einflussfaktoren auf den Ertrag zu bestimmen und diesen vorherzusagen. Zum Beispiel analysierten Doeving und Mage (2001a, 2001b) den Einfluss der Witterung auf den Fruchtertrag von Erdbeeren mittels Regressionen, ebenso für die Vorhersage des Erntezeitpunkts von Erdbeeren in Norwegen. In der Folge untersuchten Doeving et al. (2009) die Gründe für Ertragsvariabilität, indem sie anhand von Regressionsmodellen die Abhängigkeit des Pflaumenertrags von Klimabedingungen untersuchten. So konnten die Autoren kritische Zeitpunkte in der Entwicklung der Pflaumen identifizieren, die stark durch die Witterung beeinflusst werden, wie z.B. die Blühperiode im Mai und die Reifeperiode im August - September.

4.2 Einsatz von Regressionsmodellen für die Identifikation agronomisch relevanter Merkmale der Wintergerste

Regressionensmodelle basierend auf langjährigen Klimadaten (Modell 1)

Zur Korrektur der Wertprüfungsdaten um den Standort- und Wettereinfluss, der die hauptsächliche Ursache für die Unterschiede in den Ergebnissen für die verschiedenen Jahre darstellt, wurden auch in der vorliegenden Arbeit multiple Regressionsmodelle berechnet. Diese sollten dazu verwendet werden, die Varianz zwischen den Jahren zu verringern, um die Ausgangsdaten für die nachfolgend berechneten Assoziationen einheitlicher zu gestalten, sodass diese verlässlicher und mit denen der Validierungsfeldversuche besser vergleichbar wären. Diese Regressionsmodelle können aber allein schon helfen, die ertragsbestimmenden Prozesse und Zeitpunkte in der Entwicklung der Gerste zu identifizieren. Wie oben dargestellt, ist dies eine wichtige Voraussetzung für die Züchtung an den Klimawandel angepasster Sorten, wozu es verschiedene Ansätze wie z.B. Vermeidung der kritischen Zeiträume durch frühere Abreife oder Toleranzen bzw. Resistenzen gegen abiotischen oder biotischen Stress, der durch den Klimawandel verstärkt wird, gibt. Um den erfolg versprechendsten Ansatz für eine Kulturpflanze auszuwählen, ist die Reaktion dieser Kultur auf das Wetter sowie insbesondere kritische Zeitpunkte und Entwicklungsstadien zu bestimmen. Daher geht es im folgenden Abschnitt um die Interpretation der Ertragsmodelle, zunächst ohne Betrachtung von Assoziationen.

Wie beschrieben, wurden diesen Berechnungen zwei verschiedene Modelle zu Grunde gelegt, die sich in der zeitlichen Auflösung der verwendeten Wetterdaten unterscheiden: Modell 1 basiert auf den in den Wertprüfungsberichten für alle Standorte angegebenen langjährigen Temperatur- und Niederschlagsmittelwerten, während das Modell 2 monatliche Mittelwerte für die Minimum- bzw. Maximumtemperatur und den Niederschlag verwendet. Letzteres gewährleistet genauere Informationen über Wachstumsphasen, in denen der Einfluss der Wetterparameter auftritt (siehe Kapitel 2.6, Material und Methoden). Für das für den Produzenten letztlich wichtigste Merkmal, den Kornertrag, erklären die hier vorgestellten Modelle einen erheblichen Anteil der phänotypischen Varianz (ca. 30%). Dabei hatten Wetterparameter auf den Ertrag beider Intensitätsstufen der Wertprüfungsversuche (siehe Kapitel 2.2) einen starken Einfluss. Allerdings sind dabei die unbehandelten Varianten (Stufe 1) stärker von anderen, hier nicht betrachteten Faktoren wie Krankheiten und Schädlingen betroffen, sodass der Unterschied zwischen den beiden Modellen hier kleiner ist als bei den behandelten Varianten. Die Modelle zeigten bei den mehrzeiligen Sorten für die meisten Merkmale eine bessere Anpassung als bei den zweizeiligen Sorten. Dieser Unterschied dürfte in der besseren Fähigkeit der mehrzeiligen Sorten, ungünstige Witterungsbedingungen durch ihr höheres Ähren-Ertragspotential auszugleichen begründet sein. Für alle untersuchten Merkmale konnte mithilfe der monatlichen Temperatur- und Niederschlagswerte (Modell 2) ein größerer Anteil der phänotypischen Varianz als mit den langjährigen Mittelwerten (Modell 1) erklärt werden, was auf einen hohen Einfluss von Temperatur und Niederschlag hinweist. Die Temperaturdaten für das Modell 2 sind nicht nur zeitlich höher aufgelöst, sondern verwenden statt eines Mittelwertes die jeweils für das Wachstum und die Entwicklung kritischere Temperatur, entweder Minimum- oder Maximumtemperatur. Für die Beschreibung des Temperatureinflusses auf das Wachstum sind diese Werte besser geeignet, da das Wachstum der Pflanzen eher von zu niedrigen bzw. zu hohen Temperaturen begrenzt wird und der Temperaturmittelwert einen ungenaueren Indikator darstellt. So ist erklärbar, dass die Anwendung von Modell 2 bessere Ergebnisse in Hinblick auf den durch das Modell erklärbaren Anteil der phänotypischen Varianz liefert als Modell 1.

Für das Merkmal Kornzahl pro Ähre konnte keine eindeutige Beziehung zu Umwelteffekten identifiziert werden, d.h. keines der Modelle erklärt einen signifikanten Anteil der phänotypischen Varianz. Das könnte durch die höhere Erblichkeit dieses Merkmals (Peighambari et al. 2005) bedingt sein. Der Befund kann aber auch durch die Herkunft der entsprechenden Daten erklärt werden, denn die Anzahl Körner pro Ähre wurde nicht direkt be-

stimmt, sondern aus den anderen agronomischen Merkmalen Bestandesdichte, Tausendkorngewicht und Kornertrag errechnet. Hierbei müssen Annahmen über z.B. die Keimfähigkeit getroffen werden und es können eventuell vorher entstandene Fehler potenziert werden. Daher sind die Daten für dieses Merkmal weniger exakt als die für die übrigen, direkt gemessenen Merkmale, weshalb diesem Merkmal in der folgenden Diskussion auch weniger Bedeutung beigemessen wird, obwohl es sich um eine bedeutende Ertragskomponente handelt.

Die positive Korrelation des Erntejahres, d.h. des Sortenalters mit allen Merkmalen außer der Kornzahl pro Ähre zeigt die Überlegenheit moderner Sorten gegenüber älteren. Dies reflektiert sehr deutlich den im Untersuchungszeitraum erreichten Züchtungsfortschritt bei Wintergerste. Die Kornzahl pro Ähre ist wahrscheinlich durch züchterische Maßnahmen nur schwer zu verbessern, da sie durch viele Genabschnitte (*quantitative trait loci*; QTL) kontrolliert wird, die für verschiedene spezielle Eigenschaften wie Form und Größe der Körner und Ertragskomponenten (z.B. Kornzahl pro Ähre und Tausendkorngewicht) von Bedeutung sind (Ayoub et al. 2002). Während die mehrzeiligen Sorten eine Verbesserung dieses Merkmals erfahren haben, ist dies für zweizeilige Sorten nicht der Fall, da hier die Anzahl Körner pro Ähre durch die geringere Anzahl fruchtbarer Blüten pro Ähre eingeschränkt ist. Andererseits nahm das Tausendkorngewicht der mehrzeiligen Sorten ab, wohingegen es bei den neu gezüchteten zweizeiligen Sorten zunahm (Martiniello et al. 1987). Durch die bei beiden Sortentypen gestiegene Bestandesdichte sowie eine reduzierte Krankheitsanfälligkeit und Wuchshöhe, verbunden mit einer besseren Stabilität durch die verringerte Lageranfälligkeit, konnten weitere wichtige Züchtungsziele der Wintergerste bereits realisiert werden (Martiniello et al. 1987).

Landwirtschaftlich genutzte Standorte sind insbesondere auch durch ihre Ackerzahl, die auf der Qualität des Bodens, d.h. Bodenart sowie Wasserkapazität basiert, charakterisiert. Diese Parameter bestimmen das Ertragspotential eines Standortes. Daher ist zu erwarten, dass besonders die Bestandesdichte und der Kornertrag positiv mit der Ackerzahl korrelieren. Beispielsweise sollte die Bestandesdichte auf einem nährstoffarmen bzw. sandigen Boden nicht zu hoch sein, da das zur Verfügung stehende Wasser begrenzt ist. Andererseits ist kein direkter Einfluss der Bodenqualität auf die Kornqualitätseigenschaften wie das Tausendkorngewicht zu erwarten, da diese stärker durch Witterungseinflüsse als durch die Produktionstechnik beeinflusst werden.

Da die Höhenlage mit der Temperatur korreliert, wurde dieses Kriterium nicht zur Berechnung des Modells 2 verwendet. Wie im Vorfeld erwartet, zeigte Modell 1 bei den mehrzeili-

gen Sorten einen negativen Zusammenhang zwischen Kornertrag und Bestandesdichte mit der Höhenlage. Neben diesem relativ starken Effekt der Höhenlage auf den Kornertrag und die Bestandesdichte (behandelte Versuche) hat auch die Temperatur - wie erwartet - einen Effekt in dieselbe Richtung (Abb. 8 B und E).

Auch der Kornertrag der unbehandelten Varianten wurde von der Höhenlage negativ beeinflusst, allerdings in einem geringeren Ausmaß (Abb. 8 A). So zeigte das langjährige Mittel der Temperatur keinen signifikanten Einfluss auf den Kornertrag der unbehandelten Versuche; dieser Effekt könnte allerdings von dem Effekt der Höhenlage überlagert werden. Wie erwartet waren diejenigen Merkmale, die signifikant von der Höhenlage beeinflusst waren, gleichzeitig auch mit der Ackerzahl korreliert. Dies weist auf eine allgemeine negative Korrelation zwischen Höhenlage und Ackerzahl hin, die sich dadurch erklären lässt, dass Böden an höher gelegenen Standorten oftmals flachgründiger und weniger ertragreich sind als Böden an tiefer gelegenen Standorten.

Die Länge der Vegetationsperiode ist ein weiteres wichtiges Merkmal, das durch Standort- und Klimafaktoren beeinflusst wird. Fast alle der untersuchten Merkmale außer der Kornzahl pro Ähre korrelieren positiv mit der Länge der Vegetationsperiode. Dieser allgemeine Effekt war zu erwarten, da eine längere Wachstumsphase eine höhere Biomasseproduktion ermöglicht, die tendenziell auch einen höheren Kornertrag bedingt.

Der Einfluss von Klimafaktoren und Wetterparametern auf Kornertrag und Ertragsparameter wurde zunächst mit den langjährigen Mitteln für Temperatur und Niederschlag in Modell 1 getestet. Wie schon erwähnt, zeigte die Temperatur einen negativen Einfluss auf einige der untersuchten Merkmale (Abb. 7 A, C und E), wahrscheinlich bedingt durch Effekte extremer Temperaturen. Das Tausendkorngewicht der zweizeiligen Sorten ist signifikant durch die Temperatur beeinflusst, da das Korngewicht der zweizeiligen Sorten genetisch wenig variiert und generell höher ist als das der mehrzeiligen. Das Tausendkorngewicht der mehrzeiligen Sorten war im vorliegenden Fall durch die Temperatur nicht signifikant beeinflusst.

Das langjährige Niederschlagsmittel korreliert negativ mit dem Kornertrag (Stufe 1, unbehandelt; Abb. 7 A), dem Tausendkorngewicht (Abb. 7 C) und der Bestandesdichte (Abb. 7 E). Für den Kornertrag und das Tausendkorngewicht könnte dies durch das vermehrte Auftreten von Krankheiten, die eher durch erhöhte Niederschläge als durch erhöhte Temperaturen hervorgerufen werden (Pilzkrankheiten), verursacht sein. Der negative Zusammenhang von erhöhten Niederschlägen mit der Bestandesdichte kann durch verstärktes Lager erklärt werden, das häufig durch Starkregen ausgelöst wird. Die positive Beziehung des

langjährigen Niederschlagsmittels mit der Kornzahl pro Ähre ist durch eine bessere Wasserversorgung in verschiedenen Wachstumsphasen, von der Bildung der Ährenprimordien über die Blüte bis zur Kornfüllung erklärbar.

Besonders interessant sind die differenzierten Effekte der untersuchten Umweltparameter auf den Kornertrag der unbehandelten und behandelten Versuche (Abb. 7 A und B). Während die behandelten Varianten offenbar stärker durch die Temperatur beeinflusst wurden, waren die unbehandelten stärker von Niederschlagseffekten betroffen. Dieses Ergebnis kann durch das verstärkte Auftreten von Pilzkrankheiten wie Mehltau und Rhynchosporium in den unbehandelten Versuchen erklärt werden, das wiederum bei einer hinreichend hohen Temperatur insbesondere durch erhöhte Niederschläge verstärkt wird. So konnte für Winterraps über die Verknüpfung von Klimaszenarien und Regressionsmodellen gezeigt werden, dass unter den erwarteten Klimabedingungen in England wahrscheinlich der Phoma-Befall steigen wird (Butterworth et al. 2010). Dabei kann das Wetter den Krankheitsbefall auf verschiedene Weise beeinflussen: 1. Wirkung der Wetterbedingungen auf die Erreger selbst, gezeigt z.B. bei Raps (Huang et al. 2005), bei Tabak (Mila 2011) und bei Wein (Pugliese et al. 2011), 2. Wirkung auf Resistenzmechanismen der Pflanze, die z.B. nur bei definierter Temperatur wirksam sind, z.B. bei Raps (Huang et al. 2006), Weizen (Dolores Vazquez et al. 2012) und Arabidopsis (Jorgensen 2012).

Regressionsmodelle basierend auf monatlichen Mittelwerten der Temperatur und des Niederschlags (Modell 2)

Da die gemäß Modell 1 erzielten Ergebnisse manchmal widersprüchlich waren, wurden in Modell 2 die langjährigen Klimamittel durch die monatlichen Mittel der Minimum- bzw. Maximum-Temperatur sowie des Niederschlags ersetzt. Die Modelle auf Grundlage der monatlichen Mittel zeigen mehrere signifikante Effekte der Witterungsparameter auf die verschiedenen untersuchten Merkmale (Abb. 8 A-E). Die nach Modell 1 gefundenen Effekte von Temperatur und Niederschlag auf die Bestandesdichte und die Kornzahl pro Ähre teilen sich gemäß Modell 2 in eine Anzahl kleinerer Effekte auf: Zum Beispiel zeigte das langjährige Niederschlagsmittel einen positiven Effekt auf die Kornzahl pro Ähre (Modell 1, Abb. 8 D), während Modell 2 zeigt, dass allein der Niederschlag in den Monaten September, Februar und Juli einen signifikanten Einfluss auf diesen Parameter hat (Abb. 8 D). Es handelt sich also jeweils um kleinere Effekte in verschiedenen Wachstumsphasen.

Sowohl die Temperatur als auch der Niederschlag haben einen nachweislichen Effekt auf die Bestandesdichte und die Kornzahl pro Ähre, wenn auch erwartungsgemäß zu unter-

schiedlichen Zeitpunkten. Es ragen aber keine Variablen, d.h. kein Zeitpunkt bzw. Entwicklungsstadium als besonders bedeutsam heraus. Dies ist wenig überraschend, da die Kornzahl pro Ähre durch eine hohe Heritabilität gekennzeichnet ist (Peighambari et al. 2005). Die Bestandesdichte der Gerste ist durch die Saaddichte und die Bestockung der jeweiligen Sorte bestimmt. Da Wintergerste üblicherweise im September gesät wird und die Bestockung bereits vor dem Winter vollendet sein kann, ist dieses Merkmal besonders von den Umweltbedingungen in frühen Wachstumsstadien bestimmt. Spätere Effekte im Frühjahr und Frühsommer können durch Lager und durch ungünstige Witterungsbedingungen - wie Starkregen oder Hagel - ausgelöst werden. Daher gibt es keinen ausgesprochen wichtigen Zeitpunkt in der Vegetationsperiode, zu dem die Bestandesdichte besonders stark modifiziert werden könnte.

Die Merkmale Kornertrag und Tausendkorngewicht (Stufe 2, behandelt) waren auf andere Weise betroffen: Hier konnten einige Variablen mit kleineren oder größeren Effekten identifiziert werden. Mittlere Effekte wurden für den Kornertrag in den unbehandelten Versuchen beobachtet, d.h. es trat keine Variable mit besonders starkem Einfluss hervor. Während die meisten Variablen kleine Effekte haben, konnten doch einige mit größerem Einfluss identifiziert werden: Insgesamt erwiesen sich die Monate September, Februar, März, April und Juni als besonders einflussreich mit besonders hohen Effekten von Temperatur und Niederschlag auf die meisten untersuchten Merkmale (Tab. 5). Zum Beispiel kann ein regnerischer September die Aussaat und/oder den Aufgang der Saat verzögern und so letztendlich den Ertrag reduzieren. Im Gegensatz dazu kann eine höhere Temperatur in diesem Zeitraum die Keimung und die Pflanzenentwicklung fördern.

Ein weiterer wichtiger Zeitraum für viele Merkmale ist der Februar: Wenn die Temperaturen besonders niedrig sind, können die Pflanzen durch Frost geschädigt oder sogar abgetötet werden, sodass die Bestandesdichte und letztendlich auch der Kornertrag sinken. Solche Schäden können teilweise durch ein erhöhtes Tausendkorngewicht wieder ausgeglichen werden, wie die Ergebnisse für die zweizeiligen Sorten zeigen (Tab. 5).

Maßgebliche Hauptstadien der Pflanzenentwicklung im zeitigen Frühjahr sind die Bestockung und die Halmstreckung (Schossen). Ein kühles Frühjahr mit ausreichender Feuchtigkeit kann die Regeneration und die Entwicklung von Seitentrieben fördern. Daher kann erwartet werden, dass ausreichender Niederschlag im März einen positiven Einfluss auf die Bestandesdichte hat, während vergleichsweise hohe Temperaturen dieses Merkmal negativ beeinflussen können, da diese Entwicklungsphase bei kühlen Temperaturen optimal verläuft. Dies rührt daher, dass hier die Entwicklungsdauer, die durch kühlere Tempe-

peraturen ausgedehnt wird, wichtiger ist als die Entwicklungsrate, die durch höhere Temperaturen erhöht wird. Eine hohe Bestandesdichte wiederum ist eine Voraussetzung für hohen Kornertrag.

Später im Frühjahr werden Wachstum und Bestandesentwicklung durch moderate Temperaturen mit ausreichender Feuchtigkeit gefördert, was tendenziell zu einem höheren Kornertrag, u.U. verbunden mit einem höheren Tausendkorngewicht führt. Ein höheres Tausendkorngewicht kann eine niedrigere Kornzahl pro Ähre kompensieren.

Im Gegensatz dazu kann ein warmer April den Ertrag senken, da eine eingeschränkte Entwicklung von Seitentrieben und die damit einhergehende geringere Bestandesdichte zu einem niedrigeren Ertrag führen. Wie bereits erwähnt, kann dieser Effekt durch ein erhöhtes Tausendkorngewicht ausgeglichen werden. Hohe Temperaturen im April können die Kornentwicklung und das Tausendkorngewicht von Gerste fördern. Hohe Temperaturen in dieser Phase, der Gametenbildung und Anthese, können Sterilität verursachen (z.B. bei Weizen; Mitchell et al. 1993) und damit die Kornzahl pro Ähre verringern. Der Effekt konnte dort teilweise durch größere Körner, d.h. ein höheres Tausendkorngewicht ausgeglichen werden; allerdings blieb der Kornertrag trotzdem niedriger als bei idealen Temperaturen (25 - 30°C, ab 30°C Ertragseinbußen möglich; Mitchell et al., 1993). Andere Autoren machten die gleichen Beobachtungen (Wheeler et al., 1996, Ferris et al. 1998, Wheeler et al. 2000).

Als letzter besonders wichtiger Zeitraum für die untersuchten Merkmale konnte der Monat Juni mit den entsprechenden Witterungsbedingungen identifiziert werden: Hohe Temperaturen und Niederschläge während dieser Zeit lassen tendenziell das Tausendkorngewicht und den Kornertrag sinken, denn eine hohe Temperatur unterstützt eine (zu) schnelle Pflanzenentwicklung und beeinflusst so die Kornfüllung negativ. Daher werden ein relativ geringes Tausendkorngewicht und ein niedriger Kornertrag erwartet, wenn die Temperaturen im Juni (zu) hoch sind. Dies konnte unter anderem für Weizen nachgewiesen werden (Semenov et al. 2009). In dieser Zeit ist ausreichender Niederschlag essentiell, da der Wasserbedarf des Pflanzenbestandes während der Kornfüllung relativ hoch ist und ein ausreichender Wasservorrat in Grenzen auch vor Hitzeschäden schützt. Heftiger Regen während der Abreife kann Lager verursachen und das Abtrocknen der Körner vor der Ernte verhindern, was zu einem niedrigeren Ertrag und minderer Qualität führt. Zusätzlich dazu können feuchte Bedingungen den Befall mit Pilzkrankheiten wie Mehltau oder Rhynchosporium begünstigen, was ebenfalls Tausendkorngewicht und Kornertrag negativ beeinflusst.

Zusammenfassend ist festzuhalten, dass folgende Entwicklungsstadien der Wintergerste für Temperatur und Niederschlag besonders sensibel sind: i) der Zeitraum der Aussaat und Bestandesetablierung im Herbst, ii) das Ende der Winterruhe und der Beginn der Vegetation im zeitigen Frühjahr sowie iii) die Blüte und Kornfüllungsphase. Standort- und Wetterparameter haben einen großen Einfluss auf den Kornertrag und Ertragskomponenten von Wintergerste und wahrscheinlich auch anderen Getreidearten. Der Klimawandel und die dabei prognostizierten Witterungsbedingungen könnten für den Anbau von Wintergerste in Deutschland eher vorteilhaft sein. Allerdings können die erwarteten wärmeren und trockeneren Sommer die Ertragskomponenten, insbesondere das Tausendkorngewicht negativ beeinflussen und damit den Kornertrag tendenziell senken. In Hinblick auf das sich ändernde Klima kann die Züchtung früh blühender und abreifender Sorten empfohlen werden (siehe Semenov et al. 2009), um ggf. ertragsrelevanten ungünstigen, d.h. hohen Temperaturen in den Monaten Mai und Juni zu entgehen. Weiterhin sollte die Toleranz gegen Hitze, Trockenheit und damit verbundene abiotische Stressfaktoren erhöht werden. Mit Hilfe von Simulationsmodellen kann der Einfluss des Klimawandels auf den Krankheits- und Schädlingsbefall und deren Auswirkungen auf den Ertrag bestimmt werden; daraus könnten Hinweise auf relevante Resistenzen als Züchtungsziele abgeleitet werden (siehe Butterworth et al., 2010). Solches ist auf Grund der vorliegenden Modelle allein noch nicht möglich. Um die Entscheidung über die angesprochenen Landnutzungsänderungen (Kapitel 4.1) absichern zu können, könnte ein Abgleich der optimalen Wetterbedingungen mit Klimamodellen für verschiedene Getreide- und auch andere Fruchtarten als nächster Schritt eine Basis für Simulationsmodelle zu diesem Zweck sein. Dieser Abgleich würde Aussagen darüber erlauben, zu welchen Zeitpunkten die prognostizierten Klimaänderungen eine kritische Rolle spielen. In einem zweiten Schritt können Simulationen des Ertrags und ertragsrelevanter Parameter unter den zu erwartenden Bedingungen deren Einfluss auf heutige Sorten darstellen und so weitere Zuchtziele aufzeigen. Es ist eine Verknüpfung von Ertragsmodellen und Klimamodellen mit Modellen zur Krankheitsausbreitung und deren Einfluss anzustreben, um einen ganzheitlichen Blick auf die Folgen des Klimawandels werfen zu können. Dies ist komplex, doch bergen einfachere Modelle die Gefahr, wichtige Einflussfaktoren und deren Wechselwirkungen zu übersehen. Die hier vorgestellten Modelle geben zunächst allgemeine Hinweise auf kritische Zeitpunkte, deren weitere Untersuchung Erfolg versprechend ist.

4.3 Nutzung historischer Daten für die Identifikation von Marker-Merkmal-Assoziationen bei verschiedenen Kulturen

In diversen Studien zu verschiedenen Kulturen und Merkmalen wurden bereits historische Daten verwendet. So setzten Mackay et al. (2011) historische Daten bei Winterweizen und Gerste ein, um den Einfluss der Züchtung auf den Ertragszuwachs zu bestimmen, ihren Nutzen für die genomische Selektion zu überprüfen und Informationen über Resistenzbrüche sowie den Einfluss von Klimafaktoren zu bekommen. Kraakman et al. (2004) verwendeten historische Daten für die Berechnung von Assoziationen bei Sommergerste. Sie untersuchten den Kornertrag sowie die Ertragsstabilität und konnten signifikant assoziierte Marker identifizieren, einige davon in bekannten QTL für diese Merkmale. Der Zeitraum, aus dem die Daten für diese Untersuchungen stammen, lag zwischen 1992-2000. Ebenso berichteten Crossa et al. (2007) von einer erfolgreichen Assoziationsstudie für verschiedene Krankheitsresistenzen und den Kornertrag in Sommerweizen auf Basis historischer Daten. Wie es typisch für solche Art Daten ist, wurde hier auch eine hohe Varianz beobachtet, die durch die unterschiedlichen Versuchsjahre, Sorten und Standorte verursacht wurde. Die Autoren berücksichtigen diese zusätzliche Varianz in ihren Assoziations-Berechnungen, indem sie die Genotyp-Umwelt-Interaktion mit in das zur Berechnung verwendete gemischte Modell einbezogen. Viele der so gefundenen Assoziationen fielen in Genombereiche, in denen schon andere Studien für die untersuchten Merkmale relevante QTLs identifiziert hatten. Einige Bereiche jedoch waren zuvor noch nicht mit diesen Merkmalen assoziiert worden und sind daher noch genauer zu untersuchen. Ein direkter Vergleich, ob auf Basis historischer Daten die gleichen Marker mit den untersuchten Merkmalen assoziiert sind, war allerdings Crossa et al. (2007) nicht möglich, da sie keinen Exaktversuch mit allen Sorten gleichzeitig an denselben Standorten und in denselben Jahren durchgeführt haben. Crossa und Kollegen validierten die Ergebnisse ihrer Studie über den Vergleich der signifikant assoziierten Marker mit schon bekannten Genomabschnitten.

Auch bei der Kartoffel wurden historische Daten aus einem längeren Zeitraum (25 Jahre) zur Berechnung von Assoziationen für Resistenz gegen die Kraut- und Knollenfäule (*Phytophthora infestans*) verwendet (Malosetti et al. 2007). Die Ergebnisse wurden hierbei anhand eines anderen Sortimentes, für das schon Resistenzdaten vorhanden waren, validiert.

Nach dem ist der Ansatz, historische Daten für die Berechnung von Assoziationen zu verwenden, sicherlich nicht neu. Allerdings wurden in keiner der genannten Studien die Daten um den Einfluss von Standort- und Wetterparametern bereinigt. Dieser Zusammenhang

wird erstmals in der vorliegenden Arbeit berücksichtigt. Ein weiterer Vorteil des hier gewählten Ansatzes ist die Möglichkeit, die auf Basis der historischen Daten berechneten Assoziationen mit denen aus Exaktversuchen direkt zu vergleichen. Ein ähnlicher Ansatz wurde bei Malosetti et al. (2007) verwendet, allerdings handelt es sich dort im Vergleichsdatensatz um andere Sorten als im Berechnungsdatensatz.

Aufgrund der Auswahl der Wintergerstensorten für diese Arbeit ist eine QTL-Analyse zur Entwicklung von Markern für die Züchtung im vorliegenden Fall nicht möglich. Die vorhandenen Wertprüfungsdaten können für diesen Zweck jedoch durch die Berechnung von Assoziationen genutzt werden. Anders ausgedrückt, ist für die Berechnung von Assoziationen eine Auswahl von Genotypen notwendig, die den Genpool der untersuchten Art gut abbildet. Dies ist mit dem vorliegenden Sortiment gegeben. Dieser Vorteil des Assoziationsansatzes, dass in der zugrundeliegenden Grundgesamtheit alle Rekombinationsereignisse akkumuliert vorliegen, die in diesem Material jemals aufgetreten sind (Buckler und Thornsberry, 2002), kommt durch die Auswahl der hier verwendeten Sorten aus allen in Deutschland zugelassenen Wintergerstensorten seit 1959 zum Tragen.

Die in Kapitel 2.3 dargestellte Populationsstruktur des Untersuchungssortiments zeigt eine klare Aufteilung in mehr- und zweizeilige Sorten. Beide Gruppen sind dann weiterhin in jeweils vier Untergruppen unterteilt, die sich durch eine gemeinsame Abstammung auszeichnen. Die Populationsstruktur wird in die Assoziationsberechnungen mit einbezogen, um falsch-positive Assoziationen zu vermeiden, die dadurch hervorgerufen werden könnten (Flint-Garcia et al., 2005).

Da die verwendeten Daten aus einem längeren Zeitraum stammen, ist die hohe Variabilität in den untersuchten Parametern Kornertrag der Stufen 1 und 2, Tausendkorngewicht, Kornzahl pro Ähre und Bestandesdichte nicht überraschend. Weil die Versuchsstandorte die wichtigsten Wintergerstenanbaugebiete repräsentieren und über die Jahre gleich bleiben, unterscheiden sich die einzelnen Versuchsjahre hauptsächlich durch die jeweilige Witterung. Dabei stellen Temperatur und Niederschlag die für den Pflanzenbau wichtigsten Parameter dar. Diese durch Wetter- und Standortparameter bedingte Variabilität im verwendeten Datensatz sollte mit geeigneten Maßnahmen verringert werden.

Vergleich der zum Ausgleich der auftretenden Variabilität verwendeten Korrekturansätze

Die in Kapitel 4.1 vorgestellten Regressionsmodelle bildeten die Grundlage für die Korrektur der Daten. Es wurden zwei Korrekturansätze angewandt, die mittels gemischter Modelle durchgeführt wurden. Der einfachere Ansatz 1 berücksichtigte Sorte, Erntejahr und Ver-

suchsort, während der komplexere Ansatz 2 neben Sorte und Erntejahr die in den Regressionsmodellen signifikanten Standort- und Wetterparameter zur genaueren Beschreibung des Ortes verwendet. Zur Validierung wurden die Assoziationen auch auf Basis der Daten aus den exakten Feldversuchen berechnet (Ansatz 3). Um zu bestimmen, ob ein Ansatz zur Korrektur von vornherein vorzuziehen ist, wurden die Ergebnisse der gemischten Modelle untereinander und mit den Mittelwerten der Daten aus den Exaktversuchen korreliert (siehe Tabelle 6). Je enger die Korrelation eines Ansatzes mit den Validierungsdaten aus den exakten Feldversuchen (Ansatz 3) ist, desto besser ist dieser Ansatz geeignet, die Wertprüfungsdaten zu korrigieren. In den Korrelationskoeffizienten lässt sich kein regelmäßiges Muster erkennen, d.h. keiner der beiden Ansätze ist stets besser als der andere. Es kann also anhand der Korrelationen nicht bestimmt werden, ob ein Korrekturansatz besser ist als der andere. Die Ergebnisse der beiden Korrekturansätze sind stärker miteinander korreliert als beide jeweils mit den Mittelwerten aus den Exaktversuchen. Dies lässt sich darüber erklären, dass die Datengrundlage in Ansatz 1 und 2 dieselbe ist, während die exakten Felddaten zwar dieselben Sorten beinhalten, die Herkunft der Daten aber eine andere ist. Die Korrelationen für die zweizeiligen Sorten sind immer höher als die für die mehrzeiligen. Dies könnte darin begründet sein, dass die Variabilität bei den zweizeiligen Sorten höher ist, da diese schlechter als die mehrzeiligen den Einfluss des Wetters ausgleichen können. Eine Korrektur hat darum bei diesen Sorten einen höheren Einfluss als bei den mehrzeiligen, bei denen die Variabilität in den untersuchten Merkmalen insgesamt kleiner ist.

Einige Korrelationen sind besonders niedrig: bspw. für das Merkmal Kornzahl pro Ähre in den bereinigten, auf den Wertprüfungsdaten beruhenden Datensätzen. Das lässt sich dadurch erklären, dass diese Daten im Wertprüfungsdatensatz nicht direkt bestimmt, sondern aus vorhandenen Daten errechnet wurden (siehe auch Kapitel 4.2). In den exakten Feldversuchen hingegen wurde dieses Merkmal direkt ausgezählt. Auch für Bestandesdichte und Kornertrag der Stufe 2 der mehrzeiligen Sorten sind die Korrelationen der bereinigten Datensätze eher gering. Dies lässt sich nicht durch die geringeren Bestimmtheitsmaße der Regressionsmodelle für diesen Parameter erklären, denn der erste, einfachere Korrelationsansatz, der nicht auf den Regressionsmodellen beruht, ist zumindest im Fall der Bestandesdichte schwächer mit dem Ergebnissen des Validierungsdatensatzes korreliert als im zweiten Ansatz. Das dürfte nicht auftreten, läge diese geringe Korrelation an der Qualität der Regressionsmodelle. Wahrscheinlich sind nicht in den Korrekturme-

thoden erfasste Parameter Ursache der höheren Variabilität, sodass diese mit den verwendeten Methoden nicht korrigiert wird.

Keiner der Korrekturansätze ist eindeutig besser als der andere, also kann an diesem Stand der durchgeführten Analysen noch keiner der beiden Ansätze bevorzugt werden, sodass die Assoziationen basierend auf beiden korrigierten Datensätzen sowie natürlich dem Validierungsdatensatz berechnet wurden.

4.4 Auf Basis der korrigierten Daten berechnete Marker-Merkmals-Assoziationen

Eine Assoziation wird dann als signifikant angesehen, wenn ihr negativer Logarithmus zur Basis 10 größer als drei ist. Dies entspricht einer Falsch-Positiv-Rate von 10%. Die Berechnungen wurden für alle Merkmale basierend auf den beiden unterschiedlich korrigierten Datensätzen und den Daten aus den Exaktfeldversuchen als Validierungsdatensatz durchgeführt. Bei Betrachtung der allen Ansätzen gemeinsamen signifikanten SNP-Marker (Tab. 7) fällt auf, dass es für die Merkmale Kornertrag beider Stufen, Tausendkorngewicht und Bestandesdichte gemeinsame Marker gibt, nicht jedoch für die Kornzahl pro Ähre. Zwar wurden auch für dieses Merkmal mit allen Ansätzen signifikante SNPs gefunden, aber keine nach allen Ansätzen identische (Abb. 13; Tabelle A14). Die signifikanten Marker gemäß der Korrekturansätze 1 und 2 auf Basis der Wertprüfungsdaten sind dieselben in beiden Fällen. Dies spricht dafür, dass der Grund für die fehlende Übereinstimmung mit dem Validierungsdatensatz darin zu sehen ist, dass dieses Merkmal nicht direkt bestimmt, sondern aus anderen Parametern errechnet wurde. Im Falle dieses Merkmals würde die Berechnung von Assoziationen allein auf der Basis der Wertprüfungsdaten zu Markern führen, die bei der Umwandlung in für die Züchtung verwendbare Marker und deren Anwendung zu einer falschen Selektion führen könnten.

Die Venn-Diagramme (Abbildung 9) geben einen Überblick über die Anzahl signifikanter Assoziationen je Merkmal bei unterschiedlichen Signifikanzschwellen. Diese Diagramme dienen einem ersten Vergleich der Ansätze, da in den Bereichen der sich überschneidenden Ringe auch die gemeinsamen Marker gemäß der entsprechenden Ansätze angegeben sind. Die meisten signifikanten Marker findet Ansatz 3 auf Basis der Daten aus den Exaktversuchen, gefolgt von Ansatz 1, dem einfachen Korrekturansatz für die Wertprüfungsdaten. Die wenigsten Marker erweisen sich auf der Basis der über den komplexeren Ansatz 2 korrigierten Wertprüfungsdaten als signifikant. Die gleiche Reihenfolge ergibt sich bei Betrachtung der Schnittmengen; mit sinkender Anzahl signifikanter Marker ergibt diese sich wie folgt: Ansatz 1 und 3 > Ansatz 1 und 2 > Ansatz 2 und 3 > alle drei Ansätze.

Wie erwähnt, ist eine möglichst große Anzahl gemeinsamer signifikanter Marker basierend auf den korrigierten Wertprüfungsdaten im Vergleich zum Validierungsdatensatz aus den Exaktversuchen ein Indikator für die Güte der Korrekturmethode. Betrachtet man dafür die absoluten Werte (Abbildung 9), so ergibt sich der Schluss, dass bei Verwendung historischer Daten die einfache Korrektur der Wettereinflüsse gemäß Ansatz 1 ausreichend ist. Dies ist jedoch nicht unbedingt richtig, da für die Beurteilung der Korrekturmethode der Anteil von allen gemeinsam identifizierten Markern entscheidend ist. Ausgehend davon, dass die auf Basis des Validierungsdatensatzes signifikanten Marker am engsten mit den untersuchten Merkmalen korreliert sein sollten, ist derjenige der beiden verwendeten Korrekturansätze als besser geeignet einzustufen, der hiervon einen möglichst hohen relativen Anteil wiederfindet, d.h., die Schnittmenge des fraglichen Ansatzes mit Ansatz 3 sollte einen möglichst großen Anteil der insgesamt gefundenen Marker ausmachen. Mit 47% übertrifft auch bei dieser Betrachtungsweise der Korrekturansatz 1 den Ansatz 2 mit 41%. Von den hier verwendeten Korrekturansätzen ist demnach der einfachere besser geeignet als der komplexere. Es ist festzuhalten, dass mit beiden Ansätzen weniger als 50% der Marker wiedergefunden werden, was ein unbefriedigendes Ergebnis ist.

Dies bestätigen auch die Korrelationen der $-\log(p)$ -Werte der signifikanten Marker auf Basis der korrigierten Daten mit denen auf Basis des Validierungsdatensatzes (Abbildung 15 und 16). Die Werte gemäß Ansatz 1 sind besser mit denen des Validierungsdatensatzes korreliert als diejenigen des komplexeren Ansatzes 2. Für das Merkmal Tausendkorngewicht wurden insgesamt die besten Korrelationen erreicht, es konnten mit beiden Ansätzen 71 bzw. 70% der beobachteten Variation erklärt werden; hier führen augenscheinlich beide Ansätze zu ähnlichen Ergebnissen. Beim zweiten hier dargestellten Merkmal, dem Kornertrag (Stufe 1), ist der Unterschied zwischen den beiden Korrekturansätzen noch deutlicher (Ansatz 1 44%, Ansatz 2 32%), was sich so auch bei den hier nicht näher dargestellten Merkmalen bestätigte. Es zeigt sich hier wieder deutlich, dass der komplexere Korrekturansatz fast genauso gut ist wie der einfachere, wenn die Regressionsmodelle, die dem komplexen Ansatz zugrunde liegen, einen hohen Anteil der phänotypischen Varianz erklären. Es sollte also möglich sein, mit besseren Regressionsmodellen, die in der Lage sind, einen höheren Anteil der beobachteten Varianz zu erklären, die Korrektur der Daten so zu verbessern, dass auch der Anteil der damit wiedergefundenen Marker gegenüber dem Validierungsdatensatz steigt.

Die Assoziationsprofile aller untersuchten Merkmale (Abbildungen 10 bis 14) stellen noch einmal die Zusammenhänge auf Basis der unterschiedlich korrigierten Daten bzw. der e-

xakten Feldversuchsdaten im Vergleich dar. Genauso wie die Venn-Diagramme für die unterschiedlichen Signifikanzgrenzen (Abb. 9) zeigt sich auch hier, dass die meisten Marker nur schwach mit den untersuchten Merkmalen assoziiert sind. Neben den schon erwähnten und bereits aufgezeigten Beobachtungen stellen die Assoziationsprofile deutlich dar, dass die starken Assoziationen des Validierungsdatensatzes auch auf Basis der korrigierten Wertprüfungsdaten wiedergefunden werden. Schwächere Assoziationen, die einen geringeren Anteil der beobachteten Varianz erklären, werden jedoch nicht entdeckt. Der Ansatz 1 (einfache Korrektur) ist dabei in der Lage eine größere Zahl schwächerer Assoziationen aufzudecken als der Ansatz 2 anhand der komplexeren Korrektur.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass es auf der Basis historischer Daten möglich ist, die gleichen Assoziationen zu finden wie anhand der gemessenen Daten aus exakten Feldversuchen. Die hier verwendeten Korrekturansätze, die die Varianz im Wertprüfungsdatensatz minimieren sollten, bereinigen den Datensatz so weit, dass die starken Assoziationen aus dem Validierungsdatensatz wiedergefunden werden, die schwächeren jedoch nicht.

4.5 Übereinstimmung der detektierten Marker-Merkmal-Assoziationen mit bereits bekannten Assoziationen oder QTL

Neben der Validierung der hier detektierten Marker-Merkmal-Assoziationen über den Validierungsdatensatz aus den genannten exakten Feldversuchen sollten die signifikant mit den untersuchten Merkmalen assoziierten Marker zur weiteren Überprüfung mit schon bekannten QTL bzw. Assoziationen verglichen werden. Hierbei ist jedoch zu beachten, dass eine Übereinstimmung der Positionen von signifikanten Assoziationen bzw. QTL auf dasselbe Kandidatengen hinweisen kann, jedoch nicht muss, da verschiedene Populationen verwendet worden sind und auch bei einem gleichen Elter häufig die QTLs nicht wiedergefunden werden (Mihaljevic et al. 2004; vergl. Kapitel 1.6). In der bereits erwähnten Studie von Rode et al. (2012), in welcher der hier verwendete Validierungsdatensatz als Grundlage für die Berechnung der Assoziationen diente, war der hier signifikante Marker 21 auf Chromosom 2H für das Tausendkorngewicht auch signifikant. Weitere Übereinstimmungen ergaben sich bei der signifikanten Assoziation für die Bestandesdichte auf Chromosom 6H und der Assoziation des Markers 1319 auf Chromosom 2H. Letzterer Marker war in der vorliegenden Arbeit signifikant mit dem Kornertrag beider Stufen, in der Arbeit von Rode et al. mit dem Tausendkorngewicht assoziiert. In dieser Arbeit war dieser Marker nur auf einem niedrigeren Signifikanzniveau mit dem Tausendkorngewicht assoziiert. Allerdings kor-

relieren die beiden Merkmale Kornertrag und Tausendkorngewicht sehr stark miteinander, sodass es nicht verwunderlich ist, dass ein Marker mit beiden Merkmalen assoziiert ist. Dass für die Berechnung von Rode et al. (2012) ein anderes Modell, nämlich das mixed-linear Modell, verwendet wurde als in der vorliegenden Arbeit, erklärt die Tatsache, dass trotz gleicher Voraussetzungen nicht genau dieselben Assoziationen in beiden Studien gefunden worden sind.

Auf Chromosom 2H liegt das Gen *Vrs1/vrs1*, das für die Ährenmorphologie, also für die Ausprägung eines sechs- oder zweizeiligen Phänotyps verantwortlich ist (Komatsuda et al. 2007; Pourkheirandish et al. 2007). In der vorliegenden Arbeit sind auf dem Chromosom 2H lokalisierte Marker signifikant mit dem Kornertrag und dem Tausendkorngewicht assoziiert, die zugrunde liegende Ursache kann durchaus die Ährenmorphologie sein, da sechszeilige Wintergerstensorten zwar ein geringeres Tausendkorngewicht, aber einen höheren Kornertrag als die zweizeiligen Wintergerstensorten haben (siehe Kapitel 2.2).

Berger et al. (2013) konnten auf Chromosom 2H eine Assoziation mit dem Tausendkorngewicht bestätigen, die zuvor Marquez-Cedillo et al. (2000) veröffentlicht hatten. Diese Marker liegen in der direkten Umgebung des Allels *vrs1*. Der signifikant assoziierte Marker liegt bei 89,68 cM (Berger et al. 2013) und damit nur 7 cM von dem in dieser Arbeit signifikant mit dem Kornertrag assoziierten Marker 1319 entfernt. Beide Merkmale, Tausendkorngewicht und Kornertrag, korrelieren stark miteinander.

Das Vernalisationsgen *VrnH1/vrnH1* liegt auf Chromosom 5H (Yan et al. 2005). Rode et al. (2012) fanden auf diesem Chromosom etliche mit der Pflanzenhöhe assoziierte Marker. Die dort beobachtete Korrelation der Pflanzenhöhe mit Genen bzw. QTLs, die mit dem Blühen in Zusammenhang stehen, wurde auch schon von Schmalenbach et al. (2009) und Qi et al. (1998) berichtet. In der vorliegenden Arbeit ist ein Marker auf Chromosom 5H signifikant mit dem Tausendkorngewicht assoziiert. Wie bereits in den Kapiteln 3.1 (z.B. in Tabelle 5) und 4.2 dargestellt, bewirken niedrige Temperaturen in den Monaten Januar und Februar ein höheres Tausendkorngewicht, die hier stattfindende Vernalisation hat logischerweise einen Einfluss auf dieses Merkmal. Erst nach abgeschlossener Vernalisation kann die Pflanze ihre generative Phase beginnen, d.h. der Blühzeitpunkt ist von der Vernalisation abhängig. Das Tausendkorngewicht kann entsprechend bei einer frühen Blüte höher ausfallen, da mehr Zeit für die Kornfüllung zur Verfügung steht.

Auch ein Gen für den Proteingehalt des Korns liegt auf dem Chromosom 5H (Berger et al. 2013), auch dieses könnte einen Einfluss auf das Tausendkorngewicht haben. Andere mit dem Proteingehalt des Korns assoziierte Marker auf Chromosom 6H korrelieren mit der

Seneszenz nach Anthese, wobei ein hoher Proteingehalt mit einer schnelleren Seneszenz verbunden ist (Heidelbaugh et al. 2008, Mickelson et al. 2003) und dem Schossen, wobei ein früher Termin hierfür mit einem niedrigen Proteingehalt und einem hohen Ertrag korreliert ist (See et al. 2002).

Die in der vorliegenden Arbeit signifikant nach allen drei Ansätzen mit den agronomisch wichtigen Merkmalen Kornertrag und Tausendkorngewicht assoziierten SNP-Marker liegen also in der Nähe schon veröffentlichter signifikant assoziierter, ertragsrelevanter Marker. Ebenso wie die Übereinstimmung der Marker auf Basis der Wertprüfungsdaten mit denen auf Basis des Validierungsdatensatzes zeigt dies, dass die hier identifizierten Marker mit einer hohen Wahrscheinlichkeit einen Einfluss auf die untersuchten Merkmale haben und als Marker in der Züchtung genutzt werden können, ohne die Selektion von positiven Genotypen zu gefährden.

4.6 Bewertung der in der vorliegenden Arbeit verwendeten Daten und Methoden

Mit einer Verbesserung der Datengrundlage kann auch die Qualität der Ergebnisse der Assoziationsberechnungen gesteigert werden. Dabei ist die Populationsgröße ein wichtiger Punkt; sie sollte nach Möglichkeit deutlich höher liegen als hier (gut 100 Sorten). Hierbei sollte aber auch bedacht werden, dass je nach Datenquelle der Aufwand der Digitalisierung der Daten umso höher wird, je älter die Daten sind. Die Wertprüfungsdaten des Bundessortenamtes liegen für alle landwirtschaftlichen Kulturen erst ab dem Jahr 1999 digital vor. Ähnliches gilt z.B. auch für die Braugerstenbücher und andere Quellen historischer Daten. Wie bei allen Assoziationsstudien führt die Verwendung einer größeren Zahl von möglichst eng kartierenden Markern zu einer Verbesserung der Ergebnisse. Eine weitere Optimierungsmöglichkeit besteht ggf. in der Verwendung der *Kinship* statt der hier verwendeten Q-Matrix, was ein weiterer gebräuchlicher Ansatz für die Berücksichtigung der Populationsstruktur in Assoziationsstudien ist.

Darüber hinaus sind technische Verbesserungen der für die Berechnung der Assoziationen verwendeten statistischen Modelle möglich. Im vorliegenden Fall, wo die einfachste Methode zur Assoziationsberechnungen über den glm (*generalised linear model*)-Ansatz gewählt wurde, hätte das aber wahrscheinlich nicht zu einer Verbesserung der Ergebnisse bzw. einer besseren Übereinstimmung zwischen den Ergebnissen auf Basis der korrigierten Daten und denen auf Basis der Exaktdaten geführt. In dieser Arbeit wurde lediglich die Datengrundlage variiert, alles andere aber unverändert gelassen. Eine Änderung der Methodik, z.B. über die Verwendung des *mixed model*-Ansatzes, sollte daher zu insgesamt

besseren Ergebnissen, aber nicht zu deutlicheren Abstufungen zwischen den Ansätzen führen.

Bei einem Vergleich der verwendeten Korrekturmethode nach Ansatz 1 und Ansatz 2 lässt sich festhalten, dass der Aufwand der komplexeren Korrektur sich im vorliegenden Fall nicht ausgezahlt hat. Die Ergebnisse, die mit dem auf einfache Weise korrigierten Datensatz erzielt wurden, stimmen hier meistens besser mit dem Validierungsdatensatz überein als die auf komplexere Weise korrigierten Daten. Im besten Fall waren die Korrekturen der Wertprüfungsdaten nach beiden Ansätzen etwa gleichwertig, d.h. erzielten die gleichen Assoziationen und hatten eine vergleichbare Übereinstimmung mit dem Validierungsdatensatz. Es wird aber auch deutlich, dass der komplexere Korrekturansatz bessere Ergebnisse, d.h. stärkere Korrelationen mit den Ergebnissen auf Basis der Exaktdaten erzielt je mehr beobachtete Varianz das zugrunde liegende Regressionsmodell erklärt. Können also Regressionsmodelle entwickelt werden, die besser angepasst sind, etwa indem sie weitere verfügbare Parameter verwenden, so kann der komplexere Korrekturansatz genauso gut und wahrscheinlich besser als der einfachere Korrekturansatz geeignet sein, gesicherte Assoziationen, die mit denen aus exakten Feldversuchen übereinstimmen, zu finden.

Je nachdem, welche Merkmale betrachtet werden, ist der Einsatz von historischen Daten zur Entwicklung von Markern, die auf Assoziationen beruhen, mehr oder weniger empfehlenswert. Handelt es sich um sehr komplexe Merkmale wie z.B. den Kornertrag, ist das zu erwartende Ergebnis von wenigen, starken Assoziationen, die ggf. schon bekannt sind, wahrscheinlich nicht befriedigend. Sind jedoch oligogenische Merkmale, die also auf wenigen Genen beruhen und die noch wenig untersucht worden sind, im Fokus, sollten vorhandene Daten verwendet werden, um vorhandene Ressourcen zu nutzen. Gerade auch für die Untersuchung von Resistenz oder Toleranz gegen biotischen und abiotischen Stress kann die Analyse eines Sortiments von älteren bzw. alten Sorten sehr interessant sein, um Gene, die zwischenzeitlich weniger relevant waren, in den aktuellen Elite-Genpool einzubringen. Hierfür könnten diese Sortimente auch um solche Sortenkandidaten, welche letztendlich die Wertprüfung nicht erfolgreich durchlaufen haben, erweitert werden, da sie bereits mitgeprüft worden sind und durchaus Wertmerkmale besitzen dürften.

5. Zusammenfassung

Das übergeordnete Ziel der vorliegenden Arbeit war die Überprüfung der Nützlichkeit öffentlich verfügbarer Daten. Als Teilziele wurden die Erfassung der Umweltvarianz (Umwelt, Jahr) agronomisch relevanter Merkmale der Wintergerste, Korrektur der Rohdaten um den Einfluss der sich daraus ergebenden wichtigen Witterungs- und Standortparameter sowie die Berechnung von Marker-Merkmal-Assoziationen für die Merkmale Kornertrag, Tausendkorngewicht, Kornzahl pro Ähre und Bestandesdichte formuliert.

Es diente ein Sortiment von 107 mehr- und zweizeiligen Wintergerstensorten (56 bzw. 51 Sorten), die in den Jahren 1970 bis 2006 für die Sortenzulassung durch das Bundessortenamt Hannover geprüft und zugelassen worden sind, als Grundlage für die nachfolgend dargestellten Analysen. Die phänotypischen Daten für die zu untersuchenden Merkmale Kornertrag (Stufen 1 und 2), Tausendkorngewicht, Kornzahl pro Ähre sowie Bestandesdichte wurden den Wertprüfungsberichten des Bundessortenamtes (BSA) 1970-2006 entnommen.

Um kritische Entwicklungsstadien und -zeitpunkte im Wachstumsverlauf der Wintergerste und damit Ansatzpunkte für die Züchtung auf Basis der Umweltvarianz zu identifizieren, wurden multiple Regressionsmodelle für die genannten Merkmale berechnet. Dabei gingen vorhandene Standort- und Wetterparameter als Variablen in die Modelle ein. Bezüglich der Klima- und Wetterparameter wurden zunächst die langjährigen Mittel für Temperatur und Niederschlag verwendet, die für jeden Standort in den Wertprüfungsberichten des BSA enthalten sind (Modell 1). Da der Anteil der durch diese Regressionsmodelle erklärten Varianz für die meisten Merkmale nicht sehr hoch war (5 - 32%), wurde ein zweites Modell erstellt, in das Wetterdaten mit einer feineren zeitlichen Auflösung eingingen. Hier wurden statt der langjährigen Mittel (Modell1) für die Monate September bis April die monatliche Minimum-Temperatur, für die Monate Mai bis Juli die monatliche Maximum-Temperatur und jeweils die monatlichen Niederschlagsmittel eingesetzt. Dieser Ansatz erhöhte den Anteil der erklärten Varianz für viele Merkmale deutlich (11 - 45%). Der kleinste Anteil der beobachteten Varianz wird jeweils für das Merkmal Kornzahl pro Ähre, der größte für das Tausendkorngewicht erklärt.

Die Ergebnisse der Regressionsmodelle zeigen die bezüglich Temperatur und Niederschlag sensibelsten Entwicklungsstadien der Wintergerste: 1. der Zeitraum von der Aussaat bis zur Bestandesetablierung im Herbst, 2. das Ende der Winterruhe und der Beginn der Vegetation im zeitigen Frühjahr sowie 3. die Blüte und Kornfüllungsphase. Standort- und Wetterparameter haben zweifellos einen großen Einfluss auf den Kornertrag und Er-

tragskomponenten der Wintergerste. Der Klimawandel und die dabei vorhergesagten Klimabedingungen könnten sich auf die Merkmale und die Anbauchancen von Wintergerste in Deutschland eher vorteilhaft auswirken. Allerdings könnten die erwarteten wärmeren und trockeneren Sommer die Ertragskomponenten, insbesondere das Tausendkorngewicht auch negativ beeinflussen und damit den Kornertrag tendenziell reduzieren. In Hinsicht auf das sich ändernde Klima kann die Züchtung von früh blühenden und frühreifen Sorten empfohlen werden, um die ungünstigen hohen Temperaturen in den Monaten Mai und Juni, die Ertragsverluste verursachen können, möglichst zu vermeiden. Weiterhin sollte die Toleranz gegen abiotische Stressfaktoren wie Hitze und Trockenheit möglichst verbessert werden.

Aufgrund der Tatsache, dass die Wertprüfungsdaten zwar von den gleichen Standorten mit einheitlichem Versuchsdesign, aber aus verschiedenen Jahren mit ganz unterschiedlichen Wetterbedingungen stammen, ist die Variabilität der Daten relativ groß. Um anhand der historischen Daten Assoziationen zu berechnen, war diese Variabilität der Daten als Ursache für falsch-positive Assoziationen zu begrenzen; daher sollten die Daten um den Einfluss von Standort und Witterung korrigiert werden.

Hierfür wurden einerseits die Daten über die Verwendung gemischter Modelle um den Einfluss von Ort und Jahr bereinigt (Ansatz 1), während andererseits statt des Ortes die in den Regressionsmodellen signifikanten Parameter eingesetzt wurden (Ansatz 2).

Für die Validierung der Ergebnisse stand mit den Ergebnissen exakter Feldversuche desselben Sortiments ein weiterer Datensatz zur Verfügung. Es konnte gezeigt werden, dass anhand der historischen Daten starke Marker-Merkmal-Assoziationen gefunden werden können, schwächere Assoziationen hingegen nicht. Ferner stellte sich heraus, dass die Assoziationen nach Ansatz 1 besser mit dem Validierungsdatensatz übereinstimmen als die Ergebnisse von Ansatz 2. Der höhere Aufwand für die Korrektur hat sich also im vorliegenden Fall nicht ausgezahlt. Allerdings muss festgehalten werden, dass die Übereinstimmung umso besser wird, je besser die phänotypische Varianz durch das zugrunde liegende Regressionsmodell erklärt werden kann. Es sollte somit möglich sein, auf Basis besser angepasster Regressionsmodelle, die also die beobachtete Varianz zu einem größeren Anteil erklären, die Korrektur weiter zu verbessern und so mit historischen Daten die gleichen Marker-Merkmal-Assoziationen zu ermitteln wie anhand von exakten Versuchsergebnissen (Validierungsdatensatz).

Wichtige, nach allen Ansätzen signifikante SNP-Marker liegen auf den Chromosomen 2H, 5H und 6H und korrelieren mit den Merkmalen Kornertrag und Tausendkorngewicht. Sie

fallen in Bereiche mit bereits veröffentlichten QTLs für Tausendkorngewicht, Proteingehalt und Termin des Ährenschiebens. Besonders bedeutsam ist die Nähe zum Vernalisationsgen *VrnH1* auf Chromosom 5H und zum Gen *Vrs1/vrs1*, das die Ährenmorphologie, also die Ausprägung eines mehr- oder zweizeiligen Phänotyps beeinflusst, auf Chromosom 2H. Es kann gezeigt werden, dass die in der vorliegenden Arbeit identifizierten Marker in relevante Regionen fallen und damit für die Selektion neuer Sorten in der praktischen Wintergerstenzüchtung verwendet werden können.

Da Feldversuche arbeits-, zeit- und kostenintensiv sind, ist die Verwendung historischer bzw. vorhandener Daten auf jeden Fall angeraten. Gerade bei Merkmalen, die auf wenigen Genen beruhen und solchen, die bisher wenig untersucht wurden, kann die Analyse schon vorhandener phänotypischer Daten vorteilhaft sein. Auch Untersuchungen an alten Sorten oder geprüften Sortenkandidaten können neue Erkenntnisse zu relevanten Genomabschnitten (QTL) bringen, die künftig interessant sein könnten, um neue Sorten mit besserer Anpassung an durch den Klimawandel geänderte Klimabedingungen zu entwickeln.

Die hier berechneten und angewendeten Regressionsmodelle dienen also nicht allein der Korrektur vorliegender Daten für die Berechnung von Marker-Merkmal-Assoziationen, sondern sind auch Grundlage für die Ermittlung relevanter Merkmale und Ansatzpunkte für die zukunftsorientierte Züchtung.

6. Summary

The aim of this project was the development of association mapping approaches that allow for environmental effects and offer the opportunity to combine data from different sources. The estimation of the associations considering site parameters and weather data were conducted on an ANOVA-based approach with trait data corrected on regression models.

For this purpose, data were obtained from German variety tests for cultivation and use (VCU) for a set of six-rowed and two-rowed winter barley cultivars (56 resp. 51). These cultivars were phenotypically characterised consecutively for 3 to 14 years in VCU trials over a period of more than 30 years (1970 - 2006). For this study, data were collected for the following traits: grain yield, 1,000-seed weight, number of kernels per spike and crop density. For all these traits there is a great variance of the phenotypic data because of the influence of different years. This is caused predominantly by site and weather influences.

Hence, this data set was merged with a second data set containing information about soil quality, location of the trial, site and weather characteristics such as minimum and maximum temperature as well as amount of precipitation. Regarding the weather data, there were two data sets differing in their temporal resolution. The first data set contained long-term means for temperature and precipitation, the second one monthly means for minimum and maximum temperature as well as precipitation.

Furthermore, genotypic data were available, such as SNP data for all varieties and information about the population structure of the variety set used.

To validate the outcome of all analyses carried out in this project, there exist phenotypic data of the variety set from exact field trials which were conducted in 2003, 2004 and 2005. In this validation data set there is less variance for each variety because all of them were tested in the same locations and years.

To get full use out of the available data, different questions were addressed throughout the project. The first aim was to identify critical development stages and timepoints in the development of winter barley which are affected by weather and site characteristics and new breeding goals. Breeding can be one strategy to adapt varieties to new climatic conditions which are expected due to the climate change.

To identify these timepoints and development stages, multiple linear regressions were carried out. Based on the two different datasets of weather data, two models were calculated: The first based on long-term means of temperature and precipitation while the second one based on monthly means of minimum and maximum temperature as well as precipitation. To avoid overfitting of the models, the more critical of the temperature were used: If low

temperatures are considered to be more harmful to the development, the minimum temperature was used (September - April); if high temperatures are regarded as the more harmful one, maximum temperature was used (May - July).

Model 1 could only explain 5 - 32% of the variance which was not satisfactory for most traits. The use of the weather data with higher temporal resolution in model 2 increased the amount of explained variance to 11 - 45%. The least variance can be explained for the trait number of kernels per spike, while the most is explained for the 1,000-seed weight.

The results of the regression models identify the development stages of winter barley which are most affected by temperature and precipitation as follows: sowing and establishment of the crop in autumn, end of winter and beginning of the vegetation in early spring as well as flowering and seed filling.

Site and weather parameter have great influence on grain yield and yield components of winter barley. The two-rowed varieties are more affected than the six-rowed varieties. Recent varieties are superior to older ones which shows the breeding progress in the time period analysed. Climate change and expected weather conditions seem to be favourable for the production of winter barley in Germany. However, the expected warmer and drier summers could influence yield components negatively, especially the 1,000- seed weight, and therefore decrease the grain yield.

Hence, resulting breeding goals would be early flowering and consequently early ripening to avoid unfavourable high temperatures in May and June, which could provoke yield losses. Furthermore, heat and drought tolerance should be increased as well as the tolerance to further abiotic stresses which are connected with heat and drought.

The second topic and main goal of the project was to test the usefulness of historic data to detect marker trait associations for agronomically important traits. To minimise the effect of the weather, the phenotypic data were corrected for its influence. Therefore, three different methods were carried out using mixed models. Method 1 corrected simply by using the year and locations as factors. The more complex method 2 used instead of the location the parameters which proved to be significantly influencing the traits under investigation in the multiple linear regression analysis. The third method used the data from the exact field trials and therefore represents the validation.

After correcting the phenotypic data the results were analysed to answer the question which method was the best to correct the data. However, this could not be decided in this stage of analysis because none of the correction methods was clearly better correlated to the validation data set than the other.

The calculation of the associations carried out using the general linear model approach of the TASSEL software. The population structure was used as a covariate whereas the rowtype was used as a factor.

It can be shown that strong associations could be found based on the historic data, however, this is not true for less strong associations.

The amount of same associations found by the different methods was higher for method 1 and method 3 (validation) than for method 2 and method 3 or - less important - for method 1 and 2. At the first glance this is disappointing because the higher amount of work for method 2 (complex method based on regression models) did not give an advantage compared to the simple method 1. However, it has to be noted that the more variance is explained by the regression model on which the correction is based, the better is the concurrence of same associations between method 2 and 3. Hence, it should be possible to enhance the correction by improving the regression models and therefore get the same associations based on the historic data as based on the validation data.

Due to high costs, a high amount of work and time of field trials the use of historic data for associations studies is definitely recommended. Particularly for traits which are influenced by one or a few genes or which were not intensively analysed in the past, the analysis of existing data can be advantageous. Analysis of old varieties or variety candidates can also give new insight regarding genomic regions which can be (again) of interest for future breeding to adapt new varieties to the expected weather conditions due to the climate change.

This shows the second link between the topics of this work: The regression models serve not just for the correction of the data but their results are simultaneously the basis to identify interesting traits and starting points for association.

7. Literatur

- Anonymus (2013): Feldfrüchte - Anbauflächen, Hektarerträge und Erntemengen. Statistisches Bundesamt Deutschland.
<https://www.destatis.de/DE/ZahlenFakten/Wirtschaftsbereiche/LandForstwirtschaft/Ernte/Tabellen/FeldfruechteAnbauflaechenErntemengen.html> (am 08.02.2013)
- Anonymus (2012): Anbau wichtiger Feldfrüchte. Statistisches Bundesamt Deutschland. Pressemitteilung Nr. 175 vom 21.05.2012.
- Anonymus (2007): Deutscher Wetterdienst. Wetterdaten, 1970 - 2006.
- Ayoub, M., Symons, S., Edney, M. J. und D. E. Mather (2002): QTLs affecting kernel size and shape in a two-rowed by six-rowed barley cross. *Theor. Appl. Genet.* 105, 237-247.
- Barriopedro, D., Fischer, E. M., Luterbacher, J., Trigo, R. M. und R. García-Herrera (2011): The Hot Summer of 2010: Redrawing the Temperature Record Map of Europe. *Science* 332, 220-223.
- Berger, G. L., Liu, S., Hall, M. D., Brooks, W. S., Chao, S., Muehlberger, G. J., Baik, B. K., Steffenson, B. und C. A. Griffey (2013): Marker-trait associations in Virginia Tech winter barley identified using genome-wide mapping. *Theor. Appl. Genet.* 126: 693-710.
- Beschreibende Sortenliste (2011). Bundessortenamt. Landbuch-Verlag, Hannover, Deutschland.
- Beschreibende Sortenliste (2012). Bundessortenamt. Landbuch-Verlag, Hannover, Deutschland.
- Beschreibende Sortenliste (2013). Bundessortenamt. Landbuch-Verlag, Hannover, Deutschland.
- Bindi, M. und J. E. Oleson (2011): The responses of agriculture in Europe to climate change. *Reg. Environ. Change* 11 (Suppl. 1), S151-S158.
- Bradbury, P.J., Zhang, Z., Kroon, D. E., Casstevens, T. M., Ramdoss, Y. und E. S. Buckler (2007): TASSEL: Software for association mapping of complex traits in diverse samples. *Bioinformatics* 23: 2633-2635.
- Buckler, E. S. und J. M. Thornsberry (2002): Plant molecular diversity and applications to genomics. *Curr. Opin. Plant Biol.* 5, 107-111.
- Bundessortenamt 1970-2006: Ergebnisse der Wertprüfungen. Erntejahre 1970-2006. Bundessortenamt, Hannover, Deutschland.

- Butterworth, M. H., Semenov, M. A., Barnes, A., Moran, D., West, J. S. und B. D. L. Fitt (2010): North-South divide: contrasting impacts of climate change on crop yields in Scotland and England. *J. R. Soc. Interface* 7, 123-130.
- Chmielewski, F. M. und W. Köhn (1999): Impact of weather on yield components of spring cereals over 30 years. *Agr Forest Meteorol.* 96, 49-58.
- Chmielewski, F. M. und W. Köhn (2000): Impact of weather on yield components of winter rye over 30 years. *Agr. Forest Meteorol.* 102, 253-261.
- Christensen, J. H., Hewitson, B., Busuioc, A., Chen, A., Gap, X., Held, I., Jones, R., Kolli, R. K., Kwon, W.-T., Laprise, R., Magaña Rueda, V., Mearns, L., Menéndez, C. G., Räisänen, J., Rinke, A., Sarr, A. und P. Whetton (2007): Regional Climate Projections. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt, M. Tignor and H. L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Christensen, J. H. und O. B. Christensen (2003): Severe summertime flooding in Europe. *Brief communications. Nature* 421, 805-806.
- Crossa, J., Burgueño, J., Dreisigacker, S., Vargas, M., Herrera-Foessel, S. A., Lillemo, M., Singh, R. P., Trethowan, R., Warburton, M., Franco, J., Reynolds, M., Crouch, J. H. und R. Ortiz (2007): Association Analysis of Historical Bread Wheat Germplasm Using Additive Genetic Covariance of Relatives and Population Structure. *Genetics* 177, 1889-1913.
- Doeving, A. (2009): Modelling plum (*Prunus domestica*) yield in Norway. *Eur. J. Hort. Sci.*, 74, 254-259.
- Doeving, A. und F. Mage (2001a): Prediction of the strawberry season in Norway. *Acta Agric. Scand. Section B - Soil and Plant Sci.*, 51, 28-34.
- Doeving, A. und F. Mage (2001b): Prediction of strawberry fruit yield. *Acta Agric Scand, Section B - Soil and Plant Science*, 51, 35-42.
- Dolores Vazquez, M., Peterson, C. J., Riera-Lizarazu, O., Chen, X., Heesacker, A., Ammar, K., Crossa, J. und C. C. Mundt (2012): Genetic analysis of adult plant, quantitative resistance to stripe rust in wheat cultivar ‚Stephens‘ in multi-environment trials. *Theor. Appl. Genet.* 124: 1-11.

- Easterling, D. R., Meeh, G. A., Parmesan, C., Changnon, S. A., Karl, T. R. und L. O. Mearns (2000): Climate extremes: observations, modeling and impacts. *Science* 289, 2068-2074.
- Elsgaard, L., Boergesen, C. D., Olesen, J. E., Siebert, S., Ewert, F., Peltonen-Sainio, P., Rötter, R. P. und A. O. Skjelvag (2012): Shifts in comparative advantages for maize, and wheat cropping under climate change in Europe. *Food Additives and Contaminants: Part A* 29, 1514-1526.
- Evans, N., Baierl, A., Semenov, M. A., Gladders, P. und B. D. L. Fitt (2008): Range and severity of a plant disease increased by global warming. *J. R. Soc. Interface* 5, 525-531.
- Ferris, R., Ellis, R. H., Wheeler, T. R. und P. Hadley (1998): Effect of high temperature stress at anthesis on grain yield of field-grown crops of wheat. *Ann. Bot.* 82: 631-639.
- Flint-Garcia, S. A., Thuillet, A. C., Yu, J., Pressoir, G., Romero, S. M., Mitchell, S. E., Doebley, J., Kresovich, S., Goodman, M. M. und E. S. Buckler (2005): Maiz association population: a high-resolution platform for quantitative trait locus dissection. *Plant J.* 44: 1054-1064.
- Häckel, Hans (1999): *Meteorologie*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart (Hohenheim).
- Heidlebaugh, N. M., Trethewey, B. R., Jukanti, A. K., Parrott, D. L., Martin, J. M. und A. M. Fischer (2008): Effects of a barley (*Hordeum vulgare*) chromosome 6 grain protein content locus on whole-plant nitrogen reallocation under two different fertilisation regimes. *Funct. Plant Biol.* 35: 619-632.
- Huang, Y.-J., Fitt, B. D. L., Jedryczka, M., Dakowska, S., West, J. S., Gladders, P., Steed, J. M. und Z.-Q. Li (2005): Patterns of ascospore release in relation to phoma stem canker epidemiology in England (*Leptosphaeria maculans*) and Poland (*Leptosphaeria biglobosa*). *Eur. J. Plant Pathol.* 111: 263-277.
- Huang, Y.-J., Evans, N., Li, Z.-Q., Eckert, M., Chèvre, A.-M., Renard, M. und B. D. L. Fitt (2006): Temperature and leaf wetness duration affect phenotypic expression of *Rlm6*-mediated resistance to *Leptosphaeria maculans* in *Brassica napus*. *New Phytol.* 170: 129-141.
- Huntingford, C., Lambert, F. H., Gash, J. H. C., Taylor, C. M. und A. J. Challinor (2005): Aspects of climate change prediction relevant to crop productivity. *Phil. Tans. R. Soc. B* 360, 1999-2009.

- Jansen, R. C., Jannink, J.-L. und W. D. Beavis (2003): Mapping Quantitative Trait Loci in Plant Breeding Populations: Use of Parental Haplotype Sharing. *Crop Sci.* 43: 829-834.
- Jorgensen, T. H. (2012): The effect of environmental heterogeneity on *RPW8*-mediated resistance to powdery mildews in *Arabidopsis thaliana*. *Ann. Bot.* 109: 833-842.
- Komatsuda, T., Pourkheirandish, M., He, C., Azhaguvel P., Kanamori, H., Perovic, D., Stein, N., Graner, A., Wicker, T., Tagiri, A., Lundqvist, U., Fujimura, T., Matsuoka, M., Matsumoto, T. und M. Yano (2007): Six-rowed barley originated from a mutation in a homeodomain-leucine zipper I-class homeobox gene. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 1424-1429.
- Kraakman, A. T. W., Niks, R. E., Van den Berg, P. M. M. M., Stam, P. und F. A. van Eeuwijk (2004): Linkage disequilibrium mapping of yield and yield stability in modern spring barley cultivars. *Genetics* 168: 435-446.
- Kristensen, K., Schelde, K. und J.-E. Oleson (2011): Winter wheat yield response to climate variability in Denmark. *J. Agr. Sci.* 149, 33-47.
- Liu, J., Curry, J. A., Wang, H., Song, M. und R. M. Horton (2012): Impact of declining Arctic sea ice on winter snowfall. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109, 4074-4079.
- Luterbacher, J., Dietrich, D., Xoplaki, E., Grosjean, M. und H. Wanner (2004): European annual temperature variability, trends, and extremes since 1500. *Science* 303, 1499-1503.
- Macák, M., Zák, S., Szombathová, N. und E. Canráková (2009): The proportion of weather conditions on agronomic traits variability of winter wheat in environmentally-sound technologies. *Cereal Res. Commun. (Suppl. 2)* 37, 61-64.
- Mackay, I., Horwell, A., Garner, J., White, J., McKee J. und H. Philpott (2011): Reanalyses of the historical series of UK variety trials to quantify the contributions of genetic and environmental factors to trends and variability in yield over time. *Theor. Appl. Genet.* 122: 225-238.
- Malosetti, M., van der Linden, C. G., Vosman, B. und F. A. van Eeuwijk (2007): A mixed-model approach to association mapping using pedigree information with an illustration of resistance to *Phytophthora infestans* in potato. *Genetics* 175: 879-889.
- Marquez-Cedillo, L., Hayes, P., Jones, B., Kleinhofs, A., Legge, W., Rossnagel, B., Sato, K., Ullrich, E., Wesenberg D. und das North American Barley Genome Mapping Project (2000): QTL analysis of malting quality in barley based on the double-haploid project

- geny of two elite North American varieties representing different germplasm groups. *Theor. Appl. Genet.* 101: 173-184.
- Martiniello, P., Delogu, G., Odoardi, M., Boggini, G. und A. M. Stance (1987): Breeding progress in grain yield and selected agronomic characters of winter barley (*Hordeum vulgare* L.) over the last quarter of a century. *Plant Breeding* 99, 289-294.
- Mickelson, S., See, D. Meyer, F. D. Garner, J. P., Foster, C. R., Blake T. K. und A. M. Fischer (2003): Mapping of QTL associated with nitrogen storage and remobilization in barley (*Hordeum vulgare* L.) leaves. *J. Exp. Bot.* 54: 801-812.
- Mihaljevic, R., Utz, H. F. und A. E. Melchinger (2004): Congruency of Quantitative Trait Loci for Agronomic Traits in Testcrosses of Five Populations of European Maize. *Crop Sci.* 44: 114-124.
- Mila, A. L. (2011): Explaining loss caused by *Tomato spotted wilt virus* on tobacco with boreal winter weather: A Bayesian approach. *Phytopathology* 101: 462-469.
- Mitchell, R. A. C., Mitchell, V. J., Driscoll, S. P., Franklin, J. und D. W. Lawlor (1993): Effects of increased CO₂ concentration and temperature on growth and yield of winter wheat at two levels of nitrogen application. *Plant Cell Environ.* 16: 521-529.
- Nghiem, N. P., Hicks, K. B., Senske, G., Kurantz, M., Li, M., Shetty, J. K. und G. Konieczny-Janda (2010): Production of ethanol from winter barley by the EDGE (enhanced dry grind enzymatic) process. *Biotechnol. for Biofuels* 3, 8.
- Nghiem, N. P., Taylor, F., Johnston, D. B., Shetty, J. K. und K. B. Hicks (2011): Scale-up of ethanol production by the EDGE (enhanced dry grind enzymatic) process in fermentors up to 300 l. *Appl. Biochem. Biotechnol.* 165, 870-882.
- Peighambari, S. A., Samadi, B. Y., Nabipour, A., Charmet, G. und A. Sarrafi (2005): QTL analysis for agronomic traits in barley doubled haploids population grown in Iran. *Plant Sci.* 169, 1008-1013.
- Pugliese, M., Gullino, M. L. und A. Garibaldi (2011): Effect of climate change on infection of grapevine by downy and powdery mildew under controlled environment. *Commun. Agric. Appl. Biol. Sci.* 76: 579-582.
- Porter, J. R. und M. A. Semenov (2005): Crop responses to climatic variation. *Phil. Trans. R. Soc. B* 360, 2021-2035.
- Pourheirandish, M., Wicker, T., Stein, N., Fujimura, T. und T. Komatsuda (2007): Analysis of the barley chromosome 2 region containing the six-rowed spike gene *vrs1* reveals a breakdown of rice-barley micro collinearity by a transposition. *Theor. Appl. Genet.* 114: 1357-1365.

- Pritchard, J. K., Stephens, M. und P. Donnelly (2000): Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945 - 959.
- Qi, X., Niks, R. E., Stam P. und P. Lindhout (1998): Identification of QTLs for partial resistance to leaf rust (*Puccinia hordei*) in barley. *Theor. Appl. Genet.* 96: 1205-1215.
- R Development Core Team (2012): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Ramsey, L., Macaulay, M., Degli Ivanissevich, S., MacLean, K., Cardle, L., Fuller, J., Edwards, K. J., Tuvešson, S., Morgante, M., Massari, A., Maestri, E., Marmiroli, N., Sjakste, T., Ganal, M., Powell, W. und R. Waugh (2000): A simple sequence repeat-based linkage map of barley. *Genetics* 156: 1997 - 2005.
- Rode, J., Ahlemeyer, J., Friedt, W. und F. Ordon (2012): Identification of marker-trait associations in the German winter barley breeding gene pool (*Hordeum vulgare* L.). *Mol. Breeding* 30, 831 - 843.
- Schmalenbach, I., Léon, J. und K. Pillen (2009): Identification and verification of QTLs for agronomic traits using wild barley introgression lines. *Theor. Appl. Genet.* 118: 483-497.
- Schön, C. C., H. F. Utz, S. Groh, B. Truberg, S. Openshaw und A. E. Melchinger (2004): Quantitative trait locus mapping based on resampling in a vast maize testcross experiment and its relevance to quantitative genetics for complex traits. *Genetics* 167: 485-498.
- See, D., Kanazin, V., Kephart K. und T. Blake (2002): Mapping genes controlling variation in barley grain protein concentration. *Crop Sci.* 42: 680-685.
- Semenov, M. A. (2009): Impacts of climate change on wheat in England and Wales. *J. R. Soc. Interface* 6, 343-350.
- Ullrich, S. E. (2011): Significance, Adaptation, Production, and Trade of Barley. In: Ullrich, S. E. (Editor): *Barley: Production, Improvement, and Uses*. Wiley-Blackwell, Chichester, UK, 3-13.
- Vose, R. S., Easterling, D. R. und B. Gleason (2005): Maximum and minimum temperature trends for the globe: An update through 204. *Geophys. Res. Lett.* 23, L23822.
- Wheeler, T. R., Batts, G. R., Ellis, R. H., Hadley, P. und J. I. L. Morison (1996): Growth and yield of winter wheat (*Triticum aestivum*) crops in response to CO₂ and temperature. *J. Agric. Sci.* 127: 37-48.

- Wheeler, T. R., Craufurd, P. Q., Ellis, R. H., Porter, J. R. und P. V. Vara Prasad (2000): Temperature variability and the yield of annual crops. *Agric. Ecosyst. Environ.* 82: 159-167.
- Wickham, H. (2009): *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer, New York.
- Yan, L., von Zitzewitz, J., Skinner, J. S., Hayes, P. M. und J. Dubcovsky (2005): Molecular characterization of the duplicated meristem identity genes *HvAp1a* and *HvAP1b* in barley. *Genome* 48: 905-912.

Internetquellen

- <http://www.ensembl-eu.org/> (abgerufen am 03.08.2013)
- <http://www.inka-bb.de/> (abgerufen am 03.08.2013)
- <http://de.wikipedia.org/wiki/UPOV> (abgerufen am 02.08.2013)

8. Anhang

Tabelle A8

Im Sortiment verwendete Sorten mit Bezeichnung, Angabe der Kreuzung (d.h. der Eltern), des Züchters und des Zulassungsjahrs getrennt nach mehr- und zweizeiligen Sorten.

Sorte	Kreuzung	Züchter	Zulassungsjahr
mehrzeilige Sorten			
Alissa	Milva x Krimhild	Nickerson	2000
Alpaca	Banteng x Tapir	Semundo	1987
Anastasia	190 - 9346 x Catania	Secobra	2002
Andrea	(Dura x Tocka) x Banteng	Eckendorf	1984
Angela	Borwina x Express	INRA/ Agri Obtention / Franck	1998
Banteng	((Plate 23/49 x Vinesco) x Dea) x Jumbo	Mansholt	1976
Borwina	(Gülz. 23355/66 (Valja) x Vogels. Gold) x H. 7246/66	Gülzow	1982
Brunhild	Barbo x Banteng	Eckendorf	1986
Candesse	Gaulois x Grete	Eckendorf	1999
Carola	(SG 402085 x Franka) x Grete	Nordsaat	1998
Catania	(Madonna x LBP 3758) x Madonna	Streng	1989
Catinka	(Dura x Vogels. Gold) x Mirra	Heidenreich	1983
Cita	Corona x Tapir	Carsten / Eger	1993
Cornelia	Gaulois x Masto	DSV Leutewitz	1980
Cosima	((Nigrate x Asse) x Franka) x Grete	Eckendorf	2001
Dura	(Friedrichswerther Berg - Ragusa) x Dura	Streng	1961
Elbany	Borwina x Kanto Nijo x P 9147	v. Lochow	2002
Ermo	(Dura x Senta) x Vogels. Gold	v. Lochow	1981
Express	Robur x Athene	Eckendorf	1981
Franka	((Vogels. Gold x Senta) x (Dura x Dea)) x Vogels. Gold	Streng	1980
Franziska	Borwina x 277 FF 27	Secobra	2000
Fridericus	Carola x LP6-564	v. Lochow	2006
Gaulois	Gerbel x Athene	v. Lochow	1989
Gerbel	(Ager x Jumbo) x FDE 244/95(Ager x Asterix x Mana)	v. Lochow	1978
Gilberta	Express x CM 392611	Eckendorf	2001
Grete	(641003 x Tocka) x Vogels. Gold x (Pella x Dura)	Eckendorf	1989
Hasso	Dura x 12563 (Weissenhaus 6448 x Hauter x D5)	v. Lochow	1980
Jana	Stamm 24672 x Plaisant	Dippe/ Momont	1990
Julia	(Bulgarische Nr. 468 x Erfa) x Masto	DSV Leutewitz	1995
Kendo	Pamina x Ambio x Marko	v. Lochow	1987

Sorte	Kreuzung	Züchter	Zulassungsjahr
Krimhild	(Marko x Mammut) x Tapir	Eckendorf	1991
Landi	(LBP 818 x Tria) x Tapir	Schmidt	1995
Laverda	(Ludmilla x GW1836) x Merlot	Nordsaat	2005
Lomerit	(Askanova x Grete) x Ouane x (1332-29)	v. Lochow	2001
Ludmilla	Hasso x (Banteng x Venus)	Firlbeck	1999
Mädrü	((Ragusa x Mahnd. Viktoria) x (Bolivia x Ragusa)) x (Mahnd. Viktoria x Ragusa) x Nacktgerste	Eckendorf	1959
Mammut	Vogels. Gold x (Mädrü x Weissenhaus 382/49)	Eckendorf	1978
Merlot	Theresa x Carola	Nordsaat	2002
Naomie	(Julia x NS.90517/16) x Carola	Ackermann	2003
Nebelia	(Gülz. 17408/64 x Dura) x Pamina	Institut Gülzow	1989
Nelly	(Tapir x 76079) x ((Birgit x Banteng) x Gerbel)	Eckendorf	1998
Nikel	Express x Tasso	Nikel	1997
Noveta	(Birgit x Banteng) x Capri	Eckendorf	1991
Ogra	(Domina x Melior) x (Wong x Atlas)	v. Lochow	1974
Petra	Mirra x Vogels. Gold	Eckendorf	1979
Rocca	Ermo x Corona	Nickerson	1996
Sarah	(SG 402085 x Franka) x GW 1307	Nordsaat	1998
Stephanie	Krimhild x Sympax	Secobra	2002
Structura	24294/ 91 x Grete	v. Lochow	2002
Sympax	(Franka x 943/77) x Corona	Dippe	1993
Tapir	DSGW 167 x Pella	Semundo/ HAEG	1980
Theresa	(Franka x 943/77) x Corona	Secobra	1994
Traminer	Uschi x Corona	Ackermann	2002
Uschi	(Tapir x 76079) x BE 212887	Nordsaat	1997
Venus	Corona x Tapir	Firlbeck	1990
Vogelsanger Gold	(Isara x H204(Hord.sp.nigrum)) x WG 5	Hauptsaaen	1965
zweizeilige Sorten			
Advance	Regina x Eck 1331	Streng	2002
Affair	St. 1066 x Hiberna	Secobra	2002
Alraune	Hydra x LBP 4170	Saatenring	1984
Angora	Br301a x LBP 5907 (Carsten2z x Herfordia x LBP 409/250(SG) x Isaria)	Breun	1990
Artist	(Puffin x Astrid) x Intro	v. Lochow	2001
Babylone	LBP 7672 x Marinka	Cebeco	1994
Barcelona	Marinka x Intro	Cebeco	2001
Bistro	Colambo/ Astrid x Angora	Bauer	2003

Sorte	Kreuzung	Züchter	Zulassungsjahr
Bombay	(Malta x Kaskade) x Br.836a) x Br.783a	Breun	1998
Cabrio	NRPB 85-5665 x Calix	Nickerson	1997
Camera	NRPB 87-5685 C x Stamm 41	Nickerson	1998
Campanile	k. A.	Limagrain	2005
Carat	Volley x Cabrio	Nickerson	2002
Cleopatra	Alraune x (Sonate x Igri)	Firlbeck	1999
Danilo	Marko x FDE 257-21-5-1	v. Lochow	1984
Duet	Marinka x Torrent	Nickerson	1995
Edda	Alraune x (Sonate x Igri)	Firlbeck	2001
Existenz	Milana x Babylone	Eger	2002
Gerval	Labea x Intro	Jorin/Fils	2002
Goldmine	(Puffin x Astrid) x Intro	Ackermann	2000
Hanna	LBP 8264 x Mammut	Bauer	1992
Hiberna	LBP 2458 x LBP 5379N	BPZ/Saatenring	1981
Igri	Malta x LBP 1427 x Ingrid	Ackermann	1976
Intro	(Grand Marta x Syria 8992) x Flamenco	Zelder	1993
Jessica	Regina x Sunrise	Eckendorf	2003
Kamoto	Tokyo x Intro	Nickerson	2001
Kaskade	Carsten 2zgl. x Union x Malta x Emir	BPZ/Saatenring	1981
Kyoto	Tokyo x (Labea x Marinka)	Nickerson	2002
Labea	Br.269 c x LBP 5907	Breun	1992
Leonie	Labea x 87585/6	Nordsaat	2000
Lunaris	(AxB) x C, A: Trixi, B: B934, C: Target	Hege	2002
Madou	Rejane x Regina	Breun	2001
Magie	LBP 1911 x Alpha	Ackermann	1986
Malta	Carsten 1565 x Strengs Aurea (SG) x Dea x Herfordia	Ackermann	1968
Marinka	(Alpha x SvP 674) x Malta	Cebeco/v. Lochow	1985
Marylin	v.Rümker 6205 x Malta x Senta	Franck	1981
Millie	Calix x B 891 x Marinka	Streng	2000
Mombasa	(Br.652b x Br.1291a) x Astrid	Breun	2002
Passion	Regina x Eck 1331	Streng	2002
Pastoral	Igri x Mogador	Engelen/Secobra	1990
Regina	Labea x Marinka	Breun	1995
Reni	(Puffin x Astrid) x Intro	Ackermann	2001
Sonja	Tria x Malta	Engelen	1974
Sonate	Sonja x Stamm	Firlbeck	1983

Sorte	Kreuzung	Züchter	Zulassungsjahr
Tafeno	(279-176 x Diana) x (279-176 x Sonate)	v. Lochow	2000
Tiffany	Labea x Marinka	Breun/v. Lochow	1996
Tokyo	(Fallon x 13060) x NRP387.5381B	Nickerson	1996
Trixi	Br 685 x LBP 2437 x LBP 4072	Ackermann	1987
Vanessa	(Br.652h x Br.1201a) x Astrid	Breun	2000
Venezia	A62-65 x Angora	Streng	2002
Verticale	Target x Intro	Serasem/ v.Lochow	2003

Anhang_Tabellen A9-A15.pdf: enthält die im Tabellenverzeichnis genannten Tabellen mit zusätzlichen Daten

9. Danksagung

Es war ein langer Weg für mich hierher, ans Ende dieser Arbeit. Nach ein paar Umwegen kam ich ans Institut für Pflanzenzüchtung und Pflanzenbau I der Justus Liebig - Universität, wo ich die Chance erhielt, mit dem hier vorgestellten Projekt neu anzufangen und diese Arbeit auch zu beenden.

Ich möchte Herrn Prof. Dr. Dr. h.c. W. Friedt für diese Chance, die Überlassung des Themas sowie die hilfreichen Kommentare und Hinweise danken.

Herrn Prof. Dr. M. Frisch danke ich für die Übernahme des zweiten Gutachtens.

Besonders danke ich Jutta Ahlemeyer fürs Erklären, Diskutieren, Fragen, Antworten und da sein, auch nachdem sie das Institut verlassen hatte.

Für freundliche Unterstützung danke ich auch Prof. Dr. F. Ordon.

Ganz besonderer Dank gilt meinem aktuellen Chef, Herrn Dr. A. Schütte, dafür, dass er mich bereitwillig von meiner eigentlichen Arbeit freigestellt hat, um diese Arbeit endlich abschließen zu können.

Die hier vorgestellten Arbeiten waren Teil des GABI-GENOBAR Projektes, das im Rahmen des GABI-Future Programms unter dem Förderkennzeichen 03115066 A-E durch das Bundesbildungsministerium (BMBF) gefördert wurde.

Das Bundessortenamt (Hannover) und der Deutsche Wetterdienst (Offenbach) haben Daten für diese Arbeiten zur Verfügung gestellt.

Allen meinen Kollegen - in Gießen und hier in Gülzow: Danke für die schöne Zeit, die freundliche Atmosphäre und viel Spaß. Den „neuen“ Kollegen danke ich für die schnelle, unkomplizierte und freundliche Aufnahme sowie die Geduld, die letzte Phase mit mir durchzustehen.

Meinen ersten und letzten Bürokollegen in Gießen: Wir haben nicht wirklich zusammen angefangen und auch nicht zusammen aufgehört, aber trotzdem fühlt es sich so an: „Ähre wem Ähre gebührt!“

Meine Freunde sind immer für mich da, jeder auf seine oder ihre Weise: Dankbar bin ich Annika, Lenchen, Daniel (besonders für die Graphikhilfe), Esther P., Esther M., Nadine, Anna, Tina, Birthe, Katja, Jenny und Kerstin (in order of appearance).

Dabei fehlt natürlich noch jemand: Liesbeth - Ich kann Dir nicht genug für alles danken. Ich bin glücklich, Dich (wieder)gefunden zu haben!

Meinen drei Patensöhnen: Hannes - Du warst der Erste und Du bist jemand ganz Besonderes für mich. Jakob - meine Assoziation mit meinen landwirtschaftlichen Wurzeln. Arne - Ich bin so gespannt, Dich besser kennen zu lernen.

„I don't know about you guys but we are the weirdest herd I've ever seen“ - meiner verrückten Herde: Ich liebe Euch; besonders meine Herzensschwester Lisa, meinen Bruder Marten, der langsam glauben sollte, dass ich nicht alle „schlauen Gene“ geerbt habe und meine Schwägerin Anne, die mich so gut verstehen kann.

Und ohne Euch wäre ich nicht hier: In liebevoller Dankbarkeit für alles - meinen Eltern. Ich weiß, wo ich hingehen kann und wen ich fragen kann, wenn alles zu viel wird. Danke, dass Ihr mich bekommen habt, mit allen Konsequenzen und allem Mut, aller Zeit und aller Liebe, für jede Unterstützung - moralisch und materiell, für Euer Interesse an meiner Arbeit, besonders meinem Vater für Fragen und Diskussionen.

In meiner Situation liegt mir besonders am Herzen, noch mal all denen zu danken, die immer an mich geglaubt haben und immer davon ausgingen, dass ich dieses Ende erreichen würde!

10. Eidesstattliche Erklärung

Ich erkläre:

Ich habe die vorgelegte Dissertation selbständig und ohne unerlaubte fremde Hilfe und nur mit den Hilfen angefertigt, die ich in der Dissertation angegeben habe. Alle Textstellen, die wörtlich oder sinngemäß aus veröffentlichten Schriften entnommen sind, und alle Angaben, die auf mündlichen Auskünften beruhen, sind als solche kenntlich gemacht. Bei den von mir durchgeführten und in der Dissertation erwähnten Untersuchungen habe ich die Grundsätze guter wissenschaftlicher Praxis, wie sie in der „Satzung der Justus-Liebig-Universität Gießen zur Sicherung guter wissenschaftlicher Praxis“ niedergelegt sind, eingehalten.

Güstrow, den 11. November 2013

Frauke Urban