

# Erfassung der phänotypischen Stabilität in züchterischen Versuchen

H.-P. PIEPHO

## Einleitung

Neben der Erzielung eines hohen Durchschnittsertrages ist die Stabilität des Ertrages, auch phänotypische Stabilität genannt, ein wichtiges Zuchtziel. Es ist mittlerweile eine sehr große Zahl von Stabilitätsmaßzahlen vorgeschlagen worden (LIN et al., 1986; PIEPHO, 1998a) und es kommen immer weitere hinzu. Bei dieser großen Vielfalt muss sich der vorliegende Beitrag zwangsläufig auf einen Ausschnitt beschränken. Hierbei steht im Vordergrund, dass viele der gängigsten Stabilitätsmaße als Parameter eines gemischten Modells aufgefasst werden können. Dies ermöglicht es, Stabilitätsanalysen mit Hilfe von Software für gemischte Modelle auf einfachem Wege durchzuführen. Ein weiterer Vorteil besteht in der problemlosen Behandlung von fehlenden Werten und unbalancierten Daten, die insbesondere in züchterischen Versuchen eher die Regel als die Ausnahme darstellen. Desweiteren ist es möglich, die Klassifikation von „Umwelten“ in Jahre und Orte sowie Kovariablen für Umwelten und Genotypen zu berücksichtigen. Problematisch ist meist die geringe Zahl von Wiederholungen (Umwelten). Dies soll anhand einfacher Beispiele verdeutlicht werden. Schließlich wird auf die Beziehung zwischen Mittelwert und Stabilität sowie auf Ansätze, welche beide Aspekte kombinieren, eingegangen. Die einschlägige Literatur wird hier nur gelegentlich zitiert. Eine umfassende Darstellung mit zahlreichen Zitaten findet sich in PIEPHO (1998a).

## Ein paar gängige Stabilitätsmaße

Das vielleicht älteste Stabilitätsmaß ist die Umweltvarianz (RÖMER, 1917). Diese wird berechnet nach

$$S_i^2 = \frac{\sum_{j=1}^J (y_{ij} - \bar{y}_{i.})^2}{J - 1}$$

wobei  $y_{ij}$  der Ertrag des  $i$ -ten Genotyp in der  $j$ -ten Umwelt ist. Je kleiner die Varianz, desto stabiler ist der Genotyp.

Eine gemäß Umweltvarianz stabiler Genotyp reagiert gar nicht auf wechselnde Umweltbedingungen, also auch nicht auf ein verbessertes Nährstoffangebot.

Ein alternatives Stabilitätsmaß, welches das Ertragspotential der Umwelten berücksichtigt, ist die Ökovalenz (CALINSKI, 1960; WRICKE, 1962). Nach diesem Stabilitätsmaß wird ein Genotyp als maximal stabil betrachtet, wenn sein Ertrag dem Umweltmittel als Indikator für das Ertragspotential parallel folgt, wie es in *Abbildung 1* veranschaulicht ist. Um zu erfassen, wie stabil ein Genotyp ist, ist es hilfreich, die Abweichung des Umweltmittels ( $\bar{y}_{.j}$ ) vom Gesamtmittel über eine Serie von Umwelten ( $\bar{y}_{..}$ ) zu betrachten, also  $(\bar{y}_{.j} - \bar{y}_{..})$ . Diese Abweichung kann mit der umweltspezifischen Abweichung eines Genotyps von seinem eigenen Mittelwert, also  $(y_{ij} - \bar{y}_{i.})$ , verglichen werden. Ein Genotyp wird als völlig stabil betrachtet, wenn seine Abweichung  $(y_{ij} - \bar{y}_{i.})$  dem Mittel dieser Abweichungen über alle Genotypen und somit der Abweichung des Umweltmittels vom Gesamtmittel

$(\bar{y}_{.j} - \bar{y}_{..})$  entspricht (*Abbildung 2*). Dies ist genau dann der Fall, wenn die Differenz der Differenzen

$r_{ij} = (y_{ij} - \bar{y}_{i.}) - (\bar{y}_{.j} - \bar{y}_{..}) = (y_{ij} - \bar{y}_{i.} - \bar{y}_{.j} + \bar{y}_{..})$  gleich Null ist. Diese Differenz der Differenzen entspricht der Genotyp-Umwelt-Wechselwirkung eines Genotyps. Die Ökovalenz ist demnach definiert als Summe der Quadrate der Wechselwirkungen eines Genotyps:

$$W_i = \sum_{j=1}^J (y_{ij} - \bar{y}_{i.} - \bar{y}_{.j} + \bar{y}_{..})^2$$

Je kleiner die Ökovalenz, desto stabiler der Genotyp. Ein nach der Ökovalenz stabiler Genotyp nutzt das Ertragspotential der Umwelten so wie das Mittel aller Genotypen.

Die Ökovalenz lässt außer Betracht, dass Genotypen unterschiedlich stark auf einen Umweltgradienten reagieren. So sind Extensivsorten weniger gut in der Lage, ein verbessertes Nährstoffangebot zu nutzen, während Intensivsorten sehr stark reagieren. Die Umweltreaktion kann mit Hilfe einer Regression auf das Umweltmittel aller Genotypen quantifiziert werden (FINLAY und WILKINSON, 1963; *Abbildung 2*). Der Regres-

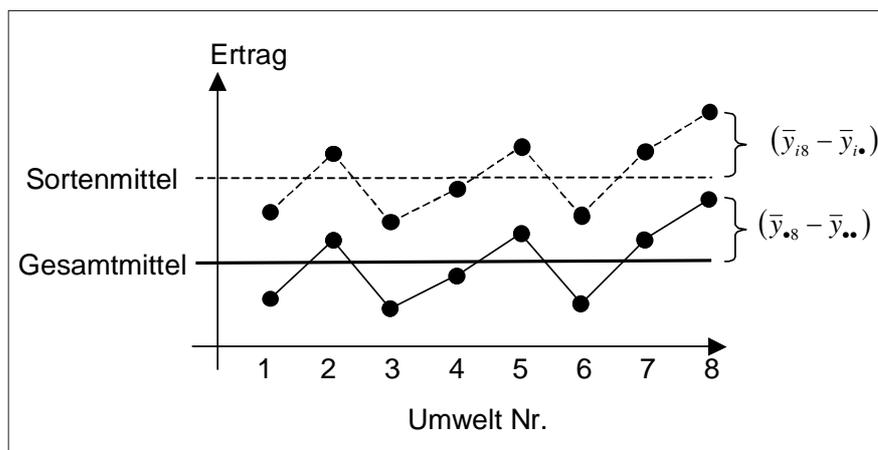


Abbildung 1: Schematische Darstellung einer stabilen Sorte, deren Ertrag parallel zum Umweltmittel verläuft

**Autor:** Prof. Dr. Hans-Peter PIEPHO, Universität Hohenheim, Institut für Pflanzenbau und Grünland, Fachgebiet Bioinformatik, Fruwirthstraße 23, D-70599 STUTTGART, email: piepho@uni-hohenheim.de

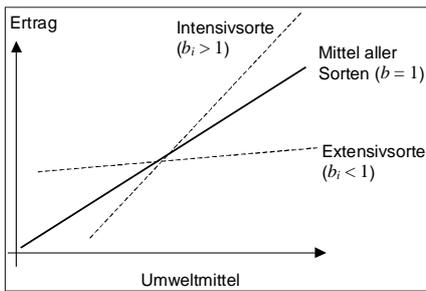


Abbildung 2: Regressionsansatz

sionskoeffizient ( $b_i$ ) dient hierbei als Stabilitätsmaß. Je größer der Regressionskoeffizient, desto höher die Reaktion auf verbesserte Umweltbedingungen. Je nach Sichtweise werden Genotypen mit  $b_i = 1$  (Genotyp zeigt mittlere Umweltreaktion) oder  $b_i = 0$  (Genotyp zeigt keine Umweltreaktion) als stabil betrachtet. Eine weitere Maßzahl dieses Ansatzes ist die Varianz der Abweichungen von der Regression ( $s_{di}^2$ ). Hierbei ist ein Genotyp dann stabil, wenn die Varianz der Abweichungen möglichst klein ist.

## Statistische Modelle

Die hier vorgestellten Stabilitätsmaße stehen in Beziehung zu einem statistischen Modell. Ausgangspunkt ist das 2-faktorielle Modell

$$y_{ij} = \mu + g_i + e_j + (ge)_{ij}$$

worin  $g_i$  der Haupteffekt des  $i$ -ten Genotyp,  $e_j$  der Haupteffekt der  $j$ -ten Umwelt und  $(ge)_{ij}$  die Wechselwirkung des  $i$ -ten Genotyp mit der  $j$ -ten Umwelt (einschließlich Restfehler) ist. Die Ökovalenz entspricht der Summe der Quadrate der Kleinst-Quadrat-Schätzungen der Wechselwirkungen. Man kann alternativ auch die Varianz der Wechselwirkungen,

betrachten, welche als sog. Stabilitätsvarianz bezeichnet wird (SHUKLA, 1972). Je kleiner die Stabilitätsvarianz, desto größer die Stabilität eines Genotyps. Ökovalenz und Schätzungen der Stabilitätsvarianz weisen je nach Schätzverfahren eine sehr enge bis perfekte Korrelation auf. Eine wichtige Neuerung der Stabilitätsvarianz gegenüber der Ökovalenz ist, dass hier explizit ein (Varianz-) **Parameter** eines linearen Modells als Stabilitätsmaß betrachtet wird. Analog kann man für den Regressionsansatz das folgende Modell aufstellen:

$$y_{ij} = \mu + g_i + \beta_i e_j + d_{ij}$$

wobei  $\beta_i$  der Regressionskoeffizient des  $i$ -ten Genotyps ist und  $d_{ij}$  die Abweichung des  $i$ -ten Genotyps in der  $j$ -ten Umwelt. Man beachte, dass hier die Regression auf einen Modelleffekt, den Umwelthaupteffekt ( $e_j$ ), erfolgt. Neben dem Regressionskoeffizienten ist die Varianz der Abweichungen  $d_{ij}$  als Stabilitätsmaß zu betrachten:

$$\sigma_{d(i)}^2 = \text{var}(d_{ij})$$

Die im vorangegangenen besprochenen Maße  $b_i$  und  $s_{d(i)}^2$  sind Schätzer der Parameter  $\beta_i$  und  $\sigma_{d(i)}^2$ . Für die Umweltvarianz kann das folgende Modell verwendet werden:

$$y_{ij} = \mu + g_i + f_{ij}$$

Die Umweltvarianz  $S_j^2$  ist eine Schätzung der Varianz der Abweichung des Ertrages vom Genotypmittel ( $f_{ij}$ ), die hier mit  $\sigma_{ii}$  bezeichnet wird. Bei diesem Modell haben die Abweichungen vom Genotypmittel ( $f_{ij}$ ) keine weitere Struktur. Insofern handelt es sich hier um das flexibelste Modell. In den anderen Modellen wird dagegen eine bestimmte Struktur für  $f_{ij}$  impliziert, nämlich

$$f_{ij} = e_j + (ge)_{ij}$$

beim zweifaktoriellen Modell für die Stabilitätsvarianz und

$$f_{ij} = \beta_i e_j + d_{ij}$$

beim Regressionsansatz. Wir werden auf die unterschiedlich ausgeprägte Struktur dieser Modelle später zurückkommen.

## Zufällige Umwelten, feste Genotypen

### Umwelten

Für die Betrachtung von phänotypischer Stabilität ist es wichtig, die Grundgesamtheit von Zielumwelten zu definieren. Viele Stabilitätsmaße sind Varianzkomponenten und als solche beziehen sie sich auf eine Grundgesamtheit von Zielumwelten. Die Leistung eines Genotyp in einer spezifischen Umwelt ist dabei in der Regel weniger von Interesse als die Schwankung der Leistung über verschiedene Umwelten. Um nun eine verlässliche Einschätzung der Stabilität zu erhalten, ist es notwendig, die interessierenden Genotypen anhand einer reprä-

sentativen Stichprobe von Umwelten aus der Grundgesamtheit zu prüfen. Dies ist leichter gesagt als getan, denn oft werden Standorte ganz gezielt nach bestimmten Kriterien ausgewählt wie Krankheitsdruck, Klima und Bodenart. Ohne eine Zufallsauswahl von Umwelten ist eine Stabilitätsanalyse jedoch von eingeschränktem Wert.

## Genotypen

Die zu prüfenden Genotypen entstammen immer einem mehr oder weniger intensiven Selektionsprozess, so dass man nicht ohne weiteres von einer reinen Zufallsstichprobe von Genotypen ausgehen kann. Desweiteren ist man weniger an einer Beschreibung einer Grundgesamtheit von Genotypen interessiert, sondern es soll die Leistung eines jeden Genotyps geschätzt werden. Dies führt meist zu der Modellierung des Genotyps als fester Faktor. Adjustierte Mittelwerte werden bei dieser Modellwahl mit Hilfe des als Best Linear Unbiased Prediction (BLUE) bezeichneten Verfahren geschätzt, welches die Methode der gewichteten kleinsten Quadrate entspricht. Allerdings spricht weder die Selektion noch das Interesse an Leistungsschätzungen für die einzelnen Genotypen grundsätzlich dagegen, den Faktor Genotyp als zufällig zu betrachten. Das entsprechende Schätzverfahren, Best Linear Unbiased Prediction (BLUP), ist beispielsweise in der Tierzucht das Verfahren der Wahl und auch in pflanzenzüchterischen Anwendungen gibt es zahlreiche Beispiele, die einen Effizienzgewinn von BLUP gegenüber BLUE dokumentieren (PIEPHO und MÖHRING, 2006). Um den Faktor Genotyp als zufällig betrachten zu können, ist es allerdings notwendig, die Grundgesamtheit zu definieren, aus welcher die zu prüfenden Genotypen als Stichprobe betrachtet werden können. Eine mögliche Definition ist wie folgt: Gesamtheit aller Genotypen, die Produkt des bis zur Durchführung der vorliegenden Serie von Prüfungen angewendeten Selektionsprozesses hätten sein könnten. Zwar wird im Verlauf einer Versuchsserie über mehrere Jahre in der Regel weiterselektiert, aber diese Selektion ist in der Analyse der Versuchsserie unter bestimmten Annahmen „ignorierbar“ (PIEPHO und MÖHRING, 2006). Schließlich gibt es einen ganzen

Zweig der Statistik, welcher die zu schätzenden Parameter eines Modells grundsätzlich als zufällig betrachtet, nämlich die Bayessche Statistik. Ein Bayesianer, und davon gibt es nicht wenige auch unter Züchtern und Quantitativen Genetikern, hat mit der Annahme, dass die genetischen Effekte zufällig sind, keinerlei Probleme. Ebenso bestehen sehr enge Beziehungen zwischen BLUP und sog. empirischen Bayes-Verfahren (SEARLE et al., 1992).

Die Frage ob Genotypen und Umwelten fest sind, ist ein „alter Hut“ und doch immer wieder Anlass für heftigen Streit unter Statistikern. Die Annahme „zufällig“ ist immer die stärkere Annahme. Ich glaube, dass eine Stabilitätsanalyse nur Sinn macht, wenn der Faktor Umwelt als zufällig betrachtet werden kann und die Auswahl der Standorte dementsprechend zufällig ist. Der Faktor Genotyp kann hingegen problemlos als fest angenommen werden, und diese (schwächere) Annahme wird in dieser Arbeit durchgehend gemacht, obwohl es durchaus gute Argumente geben kann, den Faktor Genotyp als zufällig zu nehmen.

## Varianz-Kovarianz-Strukturen für Genotyp-Umwelt-Daten

Im folgenden wird von einem gemischten Modell mit festen Genotypen und zufälligen Umwelten ausgegangen. Wichtig ist hierbei, dass alle Effekte, welche den Umweltfaktor beinhalten, als zufällig zu betrachten sind. Verschiedene Stabilitätsmaßzahlen können nun als Parameter verschiedener Varianten eines solchen gemischten Modells aufgefasst werden. Im folgenden soll verdeutlicht werden, dass diese Modelle jeweils eine ganz bestimmte Struktur der Varianzen und Kovarianzen der Daten implizieren. Die entscheidende Konsequenz dieser Betrachtung ist, dass die Wahl eines geeigneten Stabilitätsmaßes sich als Wahl einer geeigneten Varianz-Kovarianz-Struktur im gemischten Modell betrachten lässt.

Das einfachste Modell ist das der **zweifaktoriellen Varianzanalyse (ANOVA)**:

$$y_{ij} = \mu + g_i + e_j + (ge)_{ij}$$

wobei  $e_j \sim N(0, \sigma_e^2)$  (lies:  $e_j$  folgt

einer Normalverteilung mit konstanter Varianz  $\sigma_e^2$ ) und  $(ge)_{ij} \sim N(0, \sigma_{ge}^2)$ . Die Varianz einer Beobachtung ist  $\text{var}(y_{ij}) = \sigma_e^2 + \sigma_{ge}^2$ , während die Kovarianz von zwei Genotypen in derselben Umwelt gleich der Varianz des Umwelthaupteffektes ist:

$$\text{cov}(y_{ij}, y_{i'j}) = \sigma_e^2$$

Dieses Modell ist sehr restriktiv. Insbesondere bedeutet die konstante Varianz einer Beobachtung, dass es keine Stabilitätsunterschiede gibt. Es ist wichtig zu betonen, dass die große Mehrzahl der Standardauswertungen für Versuchsserien diese starke Annahme macht!

Bei der **Stabilitätsvarianz** wird das zweifaktorielle Modell erweitert, indem die Varianz der Interaktion vom Genotyp abhängen kann:

$$(ge)_{ij} \sim N(0, \sigma_{ge(i)}^2)$$

Hierdurch wird auch die Varianz einer Beobachtung vom Genotyp abhängig (Tabelle 1). Die Kovarianz bleibt jedoch weiterhin konstant. Diese Annahme ist in der Regel nicht realistisch. So sind zwei Genotypen, die dieselbe Resistenz gegen eine häufig auftretende Krankheit aufweisen, in ihrer Reaktion auf verschiedene Umweltbedingungen oft relativ ähnlich und weisen eine höhere Kovarianz auf als zwei Genotypen, von denen einer diese Resistenz nicht aufweist. Der **Regressionsansatz** nach dem Modell

$$y_{ij} = \mu + g_i + \beta_i e_j + d_{ij}$$

$$\text{mit } e_j \sim N(0, \sigma_e^2)$$

$$\text{und } d_{ij} \sim N(0, \sigma_{d(i)}^2)$$

lässt sowohl Varianzheterogenität als auch Heterogenität in der Kovarianz zu (Tabelle 1). Bei der **Umweltvarianz** kann schließlich das Modell

$$y_{ij} = \mu + g_i + f_{ij}$$

**Tabelle 1: Varianzen und Kovarianzen für verschiedene Modelle (§: I = Zahl der Genotypen)**

Modell	$\text{var}(y_{ij})$	$\text{cov}(y_{ij}, y_{i'j})$	Zahl der Parameter <sup>§</sup>
2-faktorielle ANOVA	$\sigma_e^2 + \sigma_{ge}^2$	$\sigma_e^2$	2
Stabilitätsvarianz	$\sigma_e^2 + \sigma_{ge(i)}^2$	$\sigma_e^2$	I + 1
Regressionsansatz	$\beta_i^2 \sigma_e^2 + \sigma_{d(i)}^2$	$\beta_i \beta_{i'} \sigma_e^2$	2I
Umweltvarianz	$\sigma_{ii}$	$\sigma_{i'i'}$	I(I+1)/2

angesetzt werden, wobei der zufällige Effekt  $f_{ij}$  eine unstrukturierte genotypspezifische Varianz  $\sigma_{ii}$  und eine unstrukturierte paarweise Kovarianz  $\sigma_{i'i'}$  zwischen zwei Genotypen hat. Dieses Modell ist das flexibelste, es hat aber auch die größte Zahl von Varianz-Parametern (Tabelle 1). Demgegenüber ist das zweifaktorielle Modell das einfachste, weist aber die geringste Realitätsnähe auf.

## Schätzung von Stabilitätsmaßen und Modellwahl

Gemischte Modelle können mit der Restricted Maximum Likelihood (REML) Methode geschätzt werden (SEARLE et al., 1992). Die logarithmierte Likelihood (Log-Likelihood) kann dabei zur Modellwahl herangezogen werden. Sie spielt im gemischten Modell eine ähnliche Rolle wie die Fehlerquadratsumme in einfachen linearen Modell. Ein gängiges Modellselektionskriterium ist das Akaike Informationskriterium (AIC),  $AIC = -2LL_{REML} + 2p$ , wobei  $LL_{REML}$  die REML Log-Likelihood ist und  $p$  die Zahl der Varianzparameter. Je kleiner der AIC-Wert, umso besser die Modellanpassung. Ein gutes Modell darf weder zu einfach noch zu komplex sein, weil in letzterem Falle zu viele Parameter geschätzt werden müssen. Das AIC findet die optimale Balance zwischen diesen beiden Gegenpolen.

Zur Illustration verwenden wir einen unbalancierten Datensatz (PIEPHO, 1999), der in Tabelle 2 wiedergegeben ist. Die AIC-Werte in Tabelle 3 zeigen, dass der Regressionsansatz am besten passt, dicht gefolgt von der Stabilitätsvarianz. Nach dem Regressionsmodell hat der Genotyp 1 die kleinste Steigung sowie die kleinste Varianz der Abweichungen und damit die höchste Stabilität.

Zu beachten sind allerdings die sehr hohen Standardfehler der Parameterschätzungen für alle Modelle (Tabelle 4). Grund hierfür ist die relativ geringe Zahl von Umwelten.

Tabelle 2: Unbalancierter Datensatz aus PIEPHO (1999) (Datensatz 1)

Genotyp	Umwelt																									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	63	72	69	55	52	67	63	55	66	57	69	73	68	64	67	70	70
2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	64	82	76	53	59	62	74	54	66	54	64	69	66	79	66	66	65
3	.	.	.	.	75	72	55	52	79	72	83	78	40	54	65	73	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	66	59	67	55	85	77	51	49	80	65	88	86	63	53	68	63	52	.	.	.	.	.	.	.	.	60
5	49	40	57	53	74	71	46	44	62	51	72	70	60	51	65	59	51	66	.	.	.	.	.	.	.	.

Es ist bei diesem Beispiel wichtig darauf hinzuweisen, dass die Zahl der Genotypen deutlich kleiner ist als die Zahl der Umwelten. Im umgekehrten Fall ist es schwierig oder oft sogar unmöglich, alle Modelle mit der REML-Methode anzupassen. Am ehesten eignet sich in solchen Fällen die Stabilitätsvarianz für eine unkomplizierte Auswertung.

### Stichprobenumfang

Viele Stabilitätsmaße sind Varianzen und erfordern einen höheren Stichprobenumfang (Zahl von Umwelten) als Mittelwerte. Dies lässt sich am besten am Beispiel der Umweltvarianz verdeutlichen. Die Stichprobenvarianz  $S_i^2$  ist ein Schätzer der wahren Umweltvarianz  $\sigma_{ii}$ .

Der Variationskoeffizient von  $S_i^2$  beträgt  $\sqrt{2/(J-1)}$ , wobei  $J$  die Zahl der Umwelten ist. Man benötigt daher einen Stichprobenumfang von 50 Umwelten, um einen Variationskoeffizienten von 20% zu erzielen, was noch sehr ungenau ist. Selbst mit 200 Umwelten, für viele Fälle ein nicht realisierbarer Versuchsumfang, wird nur ein Variationskoeffizient von 10% erreicht.

Diese einfache Rechnung zeigt, wie aufwändig es ist, verlässliche Stabilitätschätzungen zu erhalten und dass man bei kleinen Versuchsserien sehr vorsichtig mit Aussagen zur Stabilität sein muss.

Tabelle 4: Parameterschätzwerte (REML) mit Standardfehlern (s.e.) für Varianzparameter bei verschiedenen Stabilitätsmodellen (Datensatz 1) § Parameterrestriktion.

Genotyp	Stabilitätsmodell							
	Stabilitätsvarianz		Regressionsansatz §		Umweltvarianz			
	$\sigma_{ge(i)}^2$	(s.e.)	$\beta_i$	(s.e.)	$\sigma_{d(i)}^2$	(s.e.)	$\sigma_{ii}$	(s.e.)
1	12,17	(11,94)	5,22	(1,51)	16,92	(8,13)	42,36	(13,45)
2	23,77	(15,09)	7,78	(1,92)	17,31	(15,60)	78,90	(25,56)
3	54,36	(27,02)	9,61	(2,37)	43,81	(29,47)	159,04	(57,42)
4	39,25	(18,00)	10,79	(2,05)	19,55	(19,34)	136,15	(40,63)
5	22,95	(12,81)	8,03	(1,81)	29,73	(15,25)	99,66	(32,19)

Tabelle 3: Anpassung verschiedener Modelle für Datensatz 1

Modell	$p^{(a)}$	AIC <sup>(b)</sup>
Zweifakt. ANOVA	2	-273,37
Stabilitätsvarianz	6	-275,26
Regressionsansatz	10	-275,27
Umweltvarianz	15	-269,94

(a)  $p$  = Zahl der Parameter  
 (b) AIC = Akaike Informationskriterium

### Additive Main Effects Multiplicative Interaction (AMMI)

Eine sehr beliebte Methode zur Exploration von Genotyp-Umwelt-Interaktionen, die sich auch zur Stabilitätsanalyse eignet, basiert auf dem Additive Main Effects Multiplicative Interaction (AMMI) Modell (GAUCH, 1988). Ausgehend vom zweifaktoriellen Modell  $y_{ij} = \mu + g_i + e_j + (ge)_{ij}$  werden hierbei die Interaktionen durch eine Summe von multiplikativen Termen modelliert:

$y_{ij} = \mu + g_i + e_j + \lambda_{i1}w_{j1} + \lambda_{i2}w_{j2} + \dots + d_{ij}$   
 wobei  $\lambda_{ik}$  die Koeffizienten (Scores) für die Genotypen und  $w_{jk}$  die Koeffizienten (Scores) für die Umwelten sind. Dieses Modell stellt eine Erweiterung des Regressionsansatzes dar, indem jetzt mehr als ein multiplikativer Term zugelassen ist und außerdem ein Haupteffekt für beide Faktoren aufgenommen ist. Wenn der Faktor Umwelt als zufällig betrachtet wird, so induzieren die zufälligen Umweltscores  $w_{jk}$  eine sehr flexible Va-

rianz-Kovarianz-Struktur (PIEPHO, 1998b).

Mit Hilfe der Scores für Genotypen und Umwelten können sog. Biplots erstellt werden (DIGBY und KEMPTON, 1987). Hierbei wird jeder Genotyp und jede Umwelt durch einen Punkt im zweidimensionalen Raum repräsentiert. In *Abbildung 3* ist dies für den Datensatz 2 (*Tabelle 5*) gezeigt. Genotypen nahe dem Ursprung zeigen relativ geringe Wechselwirkungen, weiter entfernte dagegen hohe. Wichtig ist die Richtung des Vektors vom Ursprung zum Punkt des Genotyps bzw. der Umwelt. Wenn ein Genotyp und eine Umwelt in eine ähnliche Richtung weisen, so zeigen sie eine hohe positive Wechselwirkung. Dies trifft z.B. für Genotyp 10 in Umwelt 17 zu, so dass dieser Genotyp besonders gut an die dortigen Umweltbedingungen angepasst ist. Ein Biplot eignet sich daher, um spezifische **Adaption** zu erkennen.

Zeigen die Vektoren von Genotyp und Umwelt in entgegengesetzte Richtung, ist die Wechselwirkung negativ. Stehen sie etwa rechtwinklig aufeinander, ist die Wechselwirkung gering. Schließlich sind Genotypen (Umwelten), deren Vektoren in etwa dieselbe Richtung weisen, hoch korreliert und zeigen ähnliche Reaktionsmuster (z.B. Genotypen 5 und 9).

Genotyp 4 liegt am nächsten am Ursprung, zeigt also nach dem Biplot die kleinste Wechselwirkung. Dies deckt sich gut mit der relativ kleinen Stabilitätsvarianz für diesen Genotyp (*Tabelle 6*). Genotypen 2, 3 und 6 haben dagegen eine große Stabilitätsvarianz, was zu einem relativ hohen Abstand vom Ursprung im Biplot korrespondiert.

Biplots basierend auf dem AMMI Modell werden übrigens in der Regel unter der Annahme fester Genotypen und Umwelten erzeugt. Hier wurden dagegen Umwelten als zufällig betrachtet und die Wechselwirkungen mittels der BLUPs für  $\lambda_{i1}w_{j1} + \lambda_{i2}w_{j2}$  in einem Mo-

Tabelle 5: Datensatz 2

Genotyp	Umwelt																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1	2.70	2.32	2.35	1.86	4.76	5.13	2.37	3.18	3.60	3.99	2.51	4.71	2.46	2.98	4.06	2.55	4.10
2	2.77	2.56	2.65	2.03	4.77	4.24	2.31	3.27	3.33	3.86	3.25	4.10	2.97	2.91	4.25	2.35	3.95
3	3.13	3.72	3.47	2.66	6.08	5.74	2.45	4.16	.	4.95	.	.	.	.	.	.	.
4	3.34	3.38	2.52	2.48	5.54	5.46	2.47	3.74	.	4.48	.	.	.	.	.	.	.
5	3.40	3.10	2.73	2.55	5.72	5.71	2.64	3.69	4.00	4.66	2.77	5.56	2.21	2.61	4.15	2.15	4.25
6	2.80	2.31	1.99	1.79	4.39	4.69	2.05	3.13	2.53	.	2.78	4.79	3.12	2.86	3.97	2.70	4.40
7	2.73	2.66	2.02	2.24	5.07	5.12	2.05	3.30	3.30	.	2.80	5.15	2.28	2.49	4.34	1.81	3.54
8	2.77	2.48	2.53	.	.	4.93	2.37	.	3.00	.	2.72	.	.	.	.	.	.
9	2.78	3.23	2.70	2.61	6.24	5.77	2.56	3.82	4.03	4.91	2.94	5.41	2.88	2.57	.	2.44	4.27
10	3.00	2.76	1.59	2.07	5.04	4.56	2.27	3.39	3.25	3.79	.	.	.	.	.	.	.

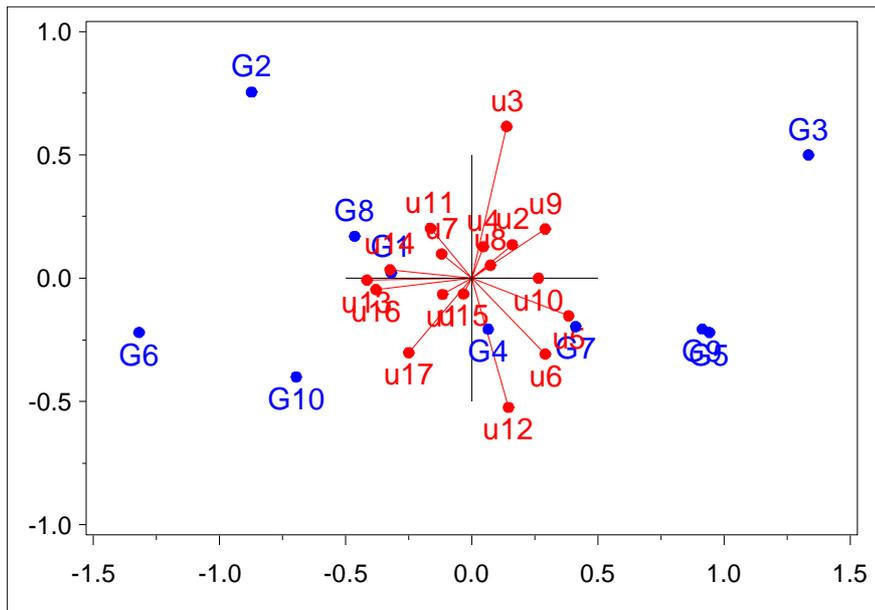


Abbildung 3: Biplot für Datensatz 2 basierend auf Modell  $y_{ij} = \mu + g_i + e_j + \lambda_n w_{n1} + \lambda_2 w_{n2} + d_{ij}$  mit zufälligen Umweltscores. Genotypen: G1-G10. Umwelten: u1-u17.

dell mit zwei multiplikativen Termen (AMMI2) geschätzt.

Die BLUP Schätzung hat hier vor allem den Vorteil einer besseren Güte (PIEPHO, 1998b) und sie kann außerdem mit unbalancierten Daten durchgeführt werden. Die Schätzungen der Wechselwirkungen wurden in eine Matrix  $W$  überführt mit Genotypen in den Zeilen und Umwelten in den Spalten. Die Matrix  $W$  wurde dann nach Zeilen- und Spaltenzentrierung einer Singulärwertzerlegung der Form  $W = U\Lambda V$  unterworfen, wobei  $\Lambda$  eine Diagonalmatrix mit Singulärwerten ist. Diese hat aufgrund des zugrundeliegenden Modells nur zwei positive Singulärwerte. Der Biplot basiert auf den Scores  $U\Lambda$  und  $V$ , was sicherstellt, dass euklidische Distanzen zwischen den Punkten der Genotypen direkt interpretiert werden können, z.B. im Hinblick auf die Größe der Interaktionen und die Ähnlichkeit in der Umweltreaktion (DIGBY und KEMPTON, 1987).

Wahrscheinlichkeitsmethoden

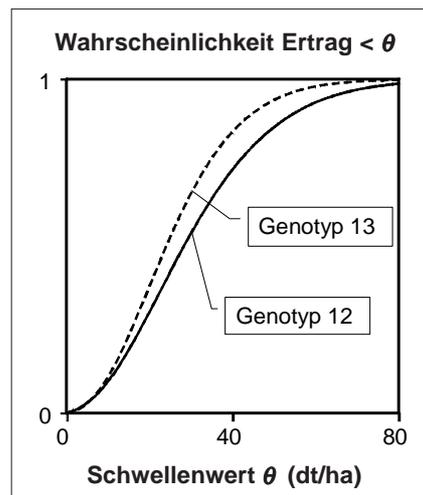


Abbildung 4: Risiko, dass der Ertrag unter einen Schwellenwert  $\theta$  (dt/ha) fällt. Durchgezogene Linie: Genotyp 12; gestrichelte Linie: Genotyp 13. Es wurde ein dreifaktorielles AMMI Modell angepasst (PIEPHO und VAN EE-UWIJK, 2002).

Tabelle 6: Stabilitätsvarianzen (Datensatz 2)

Genotyp	Stabilitätsvarianz
G1	0.0931
G2	0.1874
G3	0.1074
G4	0.0110
G5	0.0771
G6	0.2274
G7	0.0239
G8	0.0765
G9	0.0865
G10	0.0682

Die meisten Stabilitätsmaße gehen von der Prämisse aus, dass eine hohe Variabilität im Ertrag unerwünscht ist. Dabei bleibt das Ertragsniveau zunächst unberücksichtigt. Tabelle 7 zeigt ein hypothetisches Beispiel zweier Genotypen. Genotyp 2 hat trotz der deutlich höheren Umweltvarianz in jeder Umwelt den besseren Ertrag und den höheren Durchschnittsertrag. Offenbar ist es sinnvoll, Varianz und Mittelwert zusammen zu betrachten. Hierzu gibt es eine ganze Reihe von Ansätzen (PIEPHO, 1998a), welche auf der Berechnung von Wahrscheinlichkeiten beruhen. So kann man aufgrund eines gemischten Modells die Wahrscheinlichkeit berechnen, dass ein Genotyp den anderen in einer Umwelt übertrifft. Oder aber man berechnet die Wahrscheinlichkeit, dass der Ertrag unter eine bestimmte Schwelle fällt. Dies ist für zwei Genotypen einer größeren Versuchsserie des CIMMYT in Abbildung 4 dargestellt. Genotyp 12 hat für fast alle Werte der kritischen Schwelle  $\theta$  die geringere Wahrscheinlichkeit als Genotyp 13, unter die Schwelle zu fallen und kann daher als „stabiler“ betrachtet werden.

Abschließende Bemerkungen

In dieser Übersicht wurden verschiedene Ansätze zur Erfassung der phänoty-

Tabelle 7: Hypothetische Erträge von 2 Genotypen in 6 Umwelten

	Umwelt						Mittelwert	Umweltvarianz
	A	B	C	D	E	F		
Genotyp 1	20	27	21	25	22	23	23.0	6.0
Genotyp 2	25	37	26	35	24	32	29.8	40.0

stabilen Stabilität vorgestellt. Das verbindende Glied aller Ansätze ist die Verwendung eines gemischten Modells.

Die Krux dabei ist, dass sich Stabilitätsmaße jeweils mit Hilfe von Parametern des gemischten Modells formulieren und schätzen lassen. Diese Sichtweise vereinfacht in gewisser Weise eine Reihe von Ansätzen, die bisher ohne Zusammenhang nebeneinander zu stehen schienen. Die Darstellung erhebt keinerlei Anspruch auf Vollständigkeit. Viele Aspekte, wie z.B. die Stabilität von QTL Effekten (PIEPHO, 2000), die dreifaktorielle Auswertung von mehrjährigen Serien (PIEPHO und VAN EEUWIJK, 2002), sowie die Einbeziehung von Umweltinformationen (PIEPHO et al., 1998; PIEPHO und MÖHRING, 2005) wurden hier nicht betrachtet.

## Literatur

- CALINSKI, T., 1960: On a certain statistical method of investigating interaction in serial experiments with plant varieties. *Bulletin de L'Academie Polonaise des Sciences Cl. II*, Vol. VIII, No. 12, 565-568.
- DIGBY, P.G.N. and R. KEMPTON, 1987: *Multivariate analysis of ecological communities*. Chapman and Hall, London.
- FINLAY, K.W. and G.N. WILKINSON, 1963: The analysis of adaptation in a plant breeding programme. *Australian Journal of Agricultural Research* 14, 742-754.
- GAUCH, H.G. Jr, 1988: Model selection and validation for yield trials with interaction. *Biometrics* 44: 705-715.
- LIN, C.S., M.R. BINNS and L.P. LEVKOVITCH, 1986: Stability analysis: where do we stand? *Crop Science* 26, 894-900.
- PIEPHO, H.P., 1998a: Methods for comparing the yield stability of cropping systems - A review. *Journal of Agronomy and Crop Science* 180, 193-213.
- PIEPHO, H.P., 1998b: Empirical best linear unbiased prediction in cultivar trials using factor analytic variance-covariance structures. *Theoretical and Applied Genetics* 97, 195-201.
- PIEPHO, H.P., 1999: Stability analysis using the SAS system. *Agronomy Journal* 91, 154-160.
- PIEPHO, H.P., 2000: A mixed model approach to mapping quantitative trait loci in barley on the basis of multiple environment data. *Genetics* 156, 253-260.
- PIEPHO, H.P., J.B. DENIS and F.A. VAN EEUWIJK, 1998: Predicting cultivar differences using covariates. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics* 3, 151-162.
- PIEPHO, H.P. and J. MÖHRING, 2005: Best linear unbiased prediction for subdivided target regions. *Crop Science* 45, 1151-1159.
- PIEPHO, H.P. and J. MÖHRING, 2006: Selection in cultivar trials - is it ignorable? *Crop Science* 46, 193-202.
- PIEPHO, H.P. and F.A. VAN EEUWIJK, 2002: Stability analyses in crop performance evaluation. pp. 315-351. In: Kang, M. (ed): *Crop improvement: Challenges in the twenty-first century*. Haworth Press, New York.
- RÖMER, T., 1917: Sind die ertragreichen Sorten ertragsicherer? *Mitteilungen der DLG* 32, 87- 89.
- SEARLE, S.R., G. CASELLA and C.E. McCULLOCH, 1992: *Variance components*. Wiley, New York.
- SHUKLA, G.K., 1972: Some statistical aspects of partitioning genotype-environmental components of variability. *Heredity* 29, 237-245.
- WRICKE, G., 1962: Über eine Methode zur Erfassung der ökologischen Streubreite. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung* 47, 92-96.