

Charakterisierung der phänotypischen Effekte
exotischer Allele von *EARLY FLOWERING 3* in
heterogenen Inzuchtfamilien in Gerste sowie die
Evaluierung möglicher Ursachen

Dissertation

zur Erlangung des
Doktorgrades der Agrarwissenschaften (Dr. agr.)

der

Naturwissenschaftlichen Fakultät III
Agrar- und Ernährungswissenschaften,
Geowissenschaften und Informatik

der Martin-Luther-Universität
Halle-Wittenberg,

vorgelegt von

Frau Tanja Cathrin Zahn

1. Gutachter: Prof. Dr. Klaus Pillen
2. Gutachter: Prof. Dr. Maria von Korff Schmising

Verteidigt am 27.05.2024

Inhaltsverzeichnis

Abkürzungsverzeichnis.....	V
Tabellenverzeichnis.....	VIII
Abbildungsverzeichnis.....	IX
Tabellenverzeichnis des Anhangs	XI
Abbildungsverzeichnis des Anhangs	XIII
1 Einleitung.....	1
1.1 Gerste	2
1.1.1 Halle Exotic Barley (HEB-25)	3
1.1.2 Stand der Genomforschung bei Gerste	4
1.2 Molekulare Marker und Marker-gestützte Selektion.....	5
1.2.1 Kompetitive allelspezifische PCR (KASP)	5
1.3 Genetische Regulation des Blühzeitpunktes	6
1.3.1 Photoperiode und Vernalisation	7
1.3.2 Zirkadiane Uhr.....	8
1.4 Early Flowering 3	11
1.4.1 Effekte und natürliche Variation von <i>ELF3</i> in Gerste	12
1.5 Konzept der heterogenen Inzuchtfamilien (HIFs).....	14
1.6 Analyse zirkadianer Rhythmen mittels Chlorophyll-Fluoreszenz-Messung	15
1.7 Analyse der zirkadianen Uhr in Wild- und Kulturgersten bzw. unter dem Einfluss von <i>ELF3</i> sowie unter Temperaturerhöhung	17
1.8 Zielsetzung.....	18
2 Material und Methoden	20
2.1 Pflanzenmaterial	20
2.2 Genotypisierung und Selektion der HEB-Linien und HIF bzw. Doppel-HIF-Paare ..	20
2.2.1 DNA-Extraktion	22
2.2.2 KASP-Analyse.....	23
2.3 Versuche.....	23
2.3.1 Feldversuche.....	23
2.3.1.1 Umwelten der Feldversuche	24

2.3.1.2	Phänotypdaten	25
2.3.2	Bildbasierte Phänotypisierung in kontrollierten Umgebungen	26
2.3.3	Genexpressionsanalyse	27
2.3.4	Doppel-HIF-Experiment in kontrollierter Umgebung	27
2.3.5	Analyse der zirkadianen Uhr unter kontrollierten Bedingungen	28
2.4	<i>ELF3</i> -Kodierungs- und Proteinsequenz.....	30
2.5	<i>ELF3</i> -Proteinsequenz/-struktur-Analyse	31
2.6	Statistische Analysen	32
3	Ergebnisse	34
3.1	Ergebnisse der Feldversuche	34
3.1.1	Statistische Analysen	34
3.1.2	Vergleich der HIF-Geschwisterlinien	39
3.2	Bildbasierte Phänotypisierung in kontrollierter Umgebung.....	44
3.3	Evaluierung möglicher Ursachen für die phänotypischen Effekte in HIFs	47
3.3.1	<i>ELF3</i> -Gen- und Proteinsequenzen	47
3.3.2	Genetische Zusammensetzung der <i>ELF3</i> -HIF-Paare über <i>ELF3</i> hinaus	49
3.3.3	Genexpressionsanalyse	51
3.3.4	<i>ELF3-PPD-H1</i> -Doppel-HIF-Experiment.....	53
3.3.4.1	Genetische Zusammensetzung der Doppel-HIFs über <i>ELF3</i> hinaus.....	56
3.3.5	<i>ELF3</i> -Sequenz/Struktur-Analyse von W669G.....	56
3.4	Analyse der zirkadianen Uhr unter dem Einfluss von <i>ELF3</i>	58
4	Diskussion	66
4.1	Feldversuche.....	66
4.1.1	Ergebnisse des ersten Feldversuchsjahres 2019 führen zu Eingrenzung selektierter Linien und Merkmale für zweites Versuchsjahr.....	66
4.1.2	Phänotypische Variation suggeriert jahresweise Analyse	68
4.1.3	Vergleich von HIFs zeigt Effekte zwischen HIF-Schwesterlinien	70
4.1.4	<i>ELF3</i> -Effekte im Kontext verschiedener Umwelten.....	74
4.2	Bildbasierte Phänotypisierung in kontrollierter Umgebung validiert Ergebnisse aus Feldversuchen.....	76

4.3	Evaluierung möglicher Ursachen für die phänotypischen Effekte in HIFs	78
4.3.1	Hohe Diversität der ELF3-Proteinsequenzen	78
4.3.2	Genetischer Hintergrund der HIF-Paare beeinflusst <i>ELF3</i> -Effekte.....	80
4.3.3	Genexpressionsanalyse zeigt, dass phänotypische Unterschiede nicht auf die <i>ELF3</i> -Transkriptionsabundanz selbst zurückzuführen sind	83
4.3.4	<i>ELF3-PPD-H1</i> -Doppel-HIF-Experiment hebt erneut die Relevanz von Kenntnissen über den genetischen Hintergrund hervor	87
4.3.4.1	Doppel-HIF-Linienvergleich zeigt Effekte für <i>ELF3</i> und <i>PPD-H1</i>	87
4.3.4.2	Genetischer Hintergrund der HIF-Paare über <i>ELF3</i> und <i>PPD-H1</i> hinaus.....	89
4.3.5	W669G beeinträchtigt voraussichtlich die Sekundärstruktur des ELF3-Proteins und stört so vermutlich Protein-Protein-Interaktionen.....	92
4.4	Analyse der zirkadianen Uhr unter dem Einfluss von <i>ELF3</i>	95
4.4.1	Parameter der zirkadianen Uhr unterscheiden sich zwischen Wild- und Kulturgersten	95
4.4.2	HIF-Linienvergleich zeigt Unterschiede für Geschwisterlinien	97
4.5	Modell der differentiellen Wirkung der <i>Hv</i> und <i>Hsp</i> -Allele des <i>ELF3</i> -Gens in Gerste	103
4.6	Abschließende Bewertung des HIF-Konzepts	104
5	Zusammenfassung	106
6	Literaturverzeichnis.....	108
7	Danksagung	119
8	Eidesstattliche Erklärung / Declaration under Oath.....	120
9	Anhang	121
9.1	Tabellen	121
9.2	Abbildungen	153
	Lebenslauf.....	160

Abkürzungsverzeichnis

Abkürzung	Englisch/wissenschaftlicher Name	Deutsch
AOI	Area of interest	
AS		Aminosäure
<i>At</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Ackerschmalwand
<i>AtGEN</i>		Gen in Arabidopsis
BC ₁ S ₃	One Backcross, three selfings	Rückkreuzung eins, Selbstung dritte Generation
<i>CCA1</i>	<i>CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1</i>	
<i>CO</i>	<i>CONSTANS</i>	
<i>COP1</i>	<i>CONSTITUTIVE PHOTOMORPHOGENIC 1</i>	
DF		Verzögerte Chlorophyll-Fluoreszenz
DH		Doppelhaploide
DNA	Deoxyribonucleic acid	Desoxyribonukleinsäure (DNS)
DOC	Drivers of the circadian clock	Treiber der zirkadianen Uhr
<i>eam</i>	<i>Early maturity</i>	Frühe Reife
EAR	Ears per m ²	Ähren pro m ²
EC	Evening complex	Abendkomplex
<i>ELF3</i>	<i>EARLY FLOWERING 3</i>	
F		Prompte Chlorophyll-Fluoreszenz
FRET	Fluorescence resonance energy transfer	Fluoreszenzresonanzenergietransfer
<i>FT</i>	<i>FLOWERING LOCUS T</i>	
Gbp		Gigabasenpaare
GDD	Growing degree days	Wachstumsgradtage
<i>GI</i>	<i>GIGANTEA</i>	
GNE	Grain number per ear	Kornzahl pro Ähre
GWAS	Genome wide association study	Genomweite Assoziationsstudie
H ²	Heritability	Heritabilität
HEA	Heading	Blühzeitpunkt, Zadoks-Stadium Z49 (Zadoks <i>et al.</i> , 1974)
HEB-25	Halle Exotic Barley	
HEI	Height	Pflanzenhöhe
HIF	Heterogeneous inbred family	Heterogene Inzuchtfamilie
<i>Hsp</i>	<i>Hordeum vulgare ssp. spontaneum</i>	

Abkürzung	Englisch/wissenschaftlicher Name	Deutsch
<i>Gen_{Hsp}</i>		<i>Hsp</i> -Allel eines Gens
HT		Hohe Temperatur (32 °C im SensyPAM-Versuch)
<i>Hv</i>	<i>Hordeum vulgare</i> (ssp. <i>vulgare</i>)	
<i>Gen_{Hv}</i>		<i>Hv</i> -Allel eines Gens
<i>HvGEN</i>		Gen in Gerste
IBD	Identity by descent	Identität-nach-Abstammung
IBS	Identity by state	Identität-nach-Zustand
IPK		Leibniz-Institut für Pflanzengenetik und Kulturpflanzenforschung
IQR	Interquartile range	Interquartilsabstand
KASP	Kompetitive allele specific PCR	Kompetitive Allelspezifische PCR
<i>LHY</i>	<i>LATE ELONGATED HYPOCOTYL</i>	
<i>LUX</i>	<i>LUX ARRHYTHMO</i>	
MAT	Maturity	Reife, Zadoks-Stadium Z87 (Zadoks <i>et al.</i> , 1974)
NAM	Nested association mapping	
NIL	Near-isogenic lines	Nah-isogene Linien
OT		Optimaltemperatur (22 °C im SensyPAM-Versuch)
PAM	pulse amplitude modulation	Pulsamplitudenmodulation
PCR	Polymerase chain reaction	Polymerasekettenreaktion
PHY B	PHYTOCHROME B	
PIF 4	PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR 4	
<i>PRR</i>	<i>PSEUDO-RESPONSE REGULATOR</i>	
QTL	Quantitative trait locus	
refseq2		Morex Referenz-Sequenz 2
Rep	Repeatability	Wiederholbarkeit
RIP	Ripening	Dauer der Reifephase, Zeit von Zadock-Stadium Z49 bis Z87 (Zadoks <i>et al.</i> , 1974)
SEL	Shoot elongation phase	Sprossstreckungsphase, Zeit von Zadock-Stadium Z31 bis Z49 (Zadoks <i>et al.</i> , 1974)
SHO	Shooting	Schossen, Zadoks-Stadium Z31 (Zadoks <i>et al.</i> , 1974)
SNP	Single nucleotide polymorphism	Einzelnukleotid-Polymorphismus

Abkürzung	Englisch/wissenschaftlicher Name	Deutsch
TGW	Thousand grain weight	Tausendkorngewicht
<i>TOC1</i>	<i>TIMING OF CAB EXPRESSION</i>	
YLD	Yield	Berechneter Ertrag
YLD2	Yield2	Gemessener Ertrag

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1 Marker für die Auswahl von HIF-Schwesterlinien.	21
Tabelle 2 KASP-Marker für die Selektion der HIFs und Doppel-HIFs.	22
Tabelle 3 Liste evaluierter Merkmale in den Feldversuchen.	26
Tabelle 4 Fluoreszenz-Parameter, die im SensyPAM-System im Rahmen von diesem Versuch gemessen bzw. berechnet wurden.	29
Tabelle 5 Deskriptive Statistiken für alle untersuchten Merkmale auf der Grundlage der besten linearen unverzerrten Schätzungen (BLUEs) für beide Jahre getrennt.	35
Tabelle 6 Wiederholbarkeiten (Rep) und Heritabilitäten (H^2) in den Feldversuchen.	37
Tabelle 7 Signifikante $ELF3_{Hsp}$ -Effekte für alle Linien und Merkmale in 2019.	41
Tabelle 8 Signifikante $ELF3_{Hsp}$ -Effekte für alle Linien und Merkmale in 2020.	44
Tabelle 9 Deskriptive Statistik des bildbasierten Gewächshausversuchs.	45
Tabelle 10 ELF3-Proteinsequenzen aller Donoren der in den Feldversuchen verwendeten HIF-Paare, Morex, Bowman und BW290.	48
Tabelle 11 Segregation aller 25 HIF-Schwesterlinien einschließlich der $ELF3$ -Region.	49
Tabelle 12 Deskriptive Statistik aller Merkmale für die Doppel-HIF-Versuche basierend auf den BLUEs.	53
Tabelle 13 Heritabilitäten (H^2) für alle Merkmale der Doppel-HIF-Versuche.	53
Tabelle 14 Deskriptive Statistik für den SensyPAM-Versuch nach Temperatur und $ELF3$ -Allel.	59
Tabelle 15 Signifikante Unterschiede zwischen den HIF-Geschwisterlinien für alle Sensy-PAM-Parameter.	65
Tabelle 16 Signifikante $ELF3_{Hsp}$ -Effekte für alle Merkmale.	72

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1 Modell der genetischen Blühzeit-Regulation in Weizen und Gerste.	7
Abbildung 2 Regulierungsnetz der zirkadianen Uhr in Arabidopsis, in dem der Abendkomplex (EC), und somit <i>ELF3</i> , eine entscheidende Komponente ist.	10
Abbildung 3 Familienspezifische Effektivvielfalt von wilden <i>ELF3</i> (<i>ELF3_{Hsp}</i>)-Allelen im Vergleich zu den kultivierten <i>ELF3</i> (<i>ELF3_{Hv}</i>)-Allelen für das Merkmal Blüte (HEA) in Tagen.	13
Abbildung 4 Wetter-Daten für 2019 und 2020 auf der Versuchsstation „Kühnfeld“ in Halle...24	
Abbildung 5 F-Parameter, die während der Dunkeladaptation und der anschließenden Lichtadaptation gemessen wurden.	29
Abbildung 6 Vergleich aller untersuchten Merkmale zwischen 2019 und 2020.	38
Abbildung 7 Pearson-Korrelationen zwischen (A) allen Merkmalen in 2019 (unten links) und 2020 (oben rechts) und (B) <i>ELF3_{Hv}</i> (links) und <i>ELF3_{Hsp}</i> (rechts) tragenden Geschwisterlinien separat für 2019 und 2020.....	39
Abbildung 8 Merkmalsunterschiede zwischen den beiden Schwesterlinien eines HIF-Paares (<i>ELF3_{Hsp}</i> im Vergleich zu <i>ELF3_{Hv}</i>) für alle Linien und Merkmale 2019.....	40
Abbildung 9 Merkmalsunterschiede zwischen den beiden Schwesterlinien eines HIF-Paares (<i>ELF3_{Hsp}</i> im Vergleich zu <i>ELF3_{Hv}</i>) für alle Linien und Merkmale 2020.....	43
Abbildung 10 Wachstums- und Biomasseparameter für die Sorte Bowman, zwei <i>elf3</i> -Mutanten im Bowman-Hintergrund, BW289 und BW290, und das HIF-Paar 10_190.	46
Abbildung 11 Gen- und Proteinstruktur von <i>ELF3</i>	47
Abbildung 12 Vergleich des gesamten Genoms beispielhaft für das HIF-Paar 10_190 auf der Grundlage der Genotypdaten aus dem Infinium iSelect 50k SNP-Chip.	50
Abbildung 13 Expressionslevel von Blühgenen in Bowman, BW290 sowie den HIF-Paaren 10_003 und 10_190.	52
Abbildung 14. Unterschiede zwischen den 4 Doppel-HIF-Kombinationen (<i>ELF3</i> x <i>Ppd-H1</i>) aus Familie 12_001 und 18_207 für alle Merkmale.	55
Abbildung 15. Sequenz- und Strukturanalyse der W669G-Substitution.	57
Abbildung 16 Pearson-Korrelationen zwischen allen Merkmalen der SensyPAM-Versuche.	58
Abbildung 17 Vergleich der <i>ELF3_{Hsp}</i> und <i>ELF3_{Hv}</i> -Allel-tragenden Geschwisterlinien anhand der SensyPAM-Ergebnisse für Periode, Amplitude und Phase über alle untersuchten HIF-Paare.	60
Abbildung 18 Vergleich der <i>ELF3_{Hsp}</i> und der <i>ELF3_{Hv}</i> -Allel-tragenden Geschwisterlinien anhand der SensyPAM-Ergebnisse für die Periode für jedes untersuchte HIF-Paar.	62
Abbildung 19 Vergleich der <i>ELF3_{Hsp}</i> und der <i>ELF3_{Hv}</i> -Allel-tragenden Geschwisterlinien anhand der SensyPAM-Ergebnisse für die Amplitude für jedes untersuchte HIF-Paar.....	63
Abbildung 20 Vergleich der <i>ELF3_{Hsp}</i> und der <i>ELF3_{Hv}</i> -Allel-tragenden Geschwisterlinien anhand der SensyPAM-Ergebnisse für die Phase für jedes untersuchte HIF-Paar.....	64

Abbildung 21 Merkmalsunterschiede zwischen den beiden Schwesterlinien eines jeden HIF-Paares (*ELF3_{Hsp}* im Vergleich zu *ELF3_{Hv}*) pro Jahr.....71

Abbildung 22 Modell der differentiellen Wirkung des *Hv*- und *Hsp*-Allels des *ELF3*-Gens in den HIFs 10_190 und 10_003 ohne Vernalisation und bei zusätzlich verschiedenen *PPD-H1*- und *VRN-H1*-Allel-Ausprägungen..... 103

Tabellenverzeichnis des Anhangs

Tabelle A1 IBD Genotyp-Daten des Infinium iSelect 50k SNP-Chips von vorselektierten BC ₁ S _{3;8} -Linien mit heterozygotem <i>ELF3</i> -Locus für die acht wichtigsten Blühzeit-Loci (Maurer <i>et al.</i> , 2015).	121
Tabelle A2 IBD Genotyp-Daten vom Infinium iSelect 50k SNP-Chip aller HIFs (mit homozygotem <i>ELF3</i> Locus) für die acht wichtigsten Blühzeit-Loci (Maurer <i>et al.</i> , 2015).	122
Tabelle A3 Zusätzlich benötigte KASP-Marker für die Untersuchung des genetischen Hintergrunds in den Doppel-HIF.	124
Tabelle A4 Primer für die Genexpressionsanalyse	124
Tabelle A5 Primer für die PCR	124
Tabelle A6 Primer für die Sequenzierung	125
Tabelle A7 Primer für die Sequenzierung der Promotor-Sequenz	125
Tabelle A8 BLUEs aller untersuchten Merkmale mit signifikanten Unterschieden zwischen den HIF-Schwesterlinien jeweils für 2019, 2020 und über beide Jahre.	126
Tabelle A9 Deskriptive Statistik für zusätzliche HIF-Schwesterlinien (HIF12_001 und einjährige Linien aus 2019) und zusätzliche Merkmale (YLD2, BM, HI).	130
Tabelle A10 ANOVA-Ergebnisse phänotypischer Daten für Genotyp, Jahr, Genotyp×Jahr-Interaktion.	135
Tabelle A11 ANOVA-Ergebnisse der phänotypischen Daten für den bildbasierten Gewächshausversuch.	136
Tabelle A12 Variation der Aminosäuren aller 25 Wilddonoren von HEB-25, Barke, Bowman, BW290 und Morex.	138
Tabelle A13 IBD-Genotypdaten des Infinium iSelect 50k SNP-Chips für eine Auswahl von Genen, die für die Kontrolle der Blütezeit bei Gerste wichtig sind.	139
Tabelle A 14 Ergebnisse der tageszeitlichen Genexpressionsmessung <i>HvELF3</i> , <i>HvCO1</i> , <i>HvGI</i> , <i>PPD-H1</i> , <i>HvFT1</i> und <i>VRN-H1</i> in 10_190, 10_003, Bowman und BW290.	142
Tabelle A15 ANOVA-Ergebnisse der phänotypischen Daten für den Doppel-HIF-Versuch.	143
Tabelle A16 Deskriptive Statistik für jedes Merkmal und jede einzelne Linie in den Doppel-HIF-Versuchen.	143
Tabelle A17 Allel-Fixierung der Doppel-HIFs 12_001 und 18_207 und der HIFs 10_003 und 10_190 in Generation BC ₁ S ₃ aus Maurer <i>et al.</i> (2015).	144
Tabelle A18 Allel-Fixierung der Doppel-HIFs.	144
Tabelle A19 Allelfixierung der zuvor nicht <i>Hv</i> -fixierten Bereiche in Doppel-HIF 18_207.	145
Tabelle A20 Daten aus der lokalen Sequenzanalyse, einschließlich der identifizierten pdb-Datei, der Kette, des Rückstandsbereichs und des Auftretens von Sekundärstrukturelementen.	145

Tabelle A21	Zugriffscodes für die Gerstenhomologe und die Vorhersage des Unordnungsgehalts.	146
Tabelle A22	Heritabilitäten für Parameter der SensyPAM-Versuche.	146
Tabelle A23	ANOVA-Ergebnisse der SensyPAM-Versuche.	146
Tabelle A24	ANOVA-Ergebnisse Temperatur- bzw. <i>ELF3</i> -Allel-Effekte.	147
Tabelle A25	Deskriptive Statistik für jede einzelne HIF-Linie im SensyPAM-Versuch.	147
Tabelle A26	IBD Genotyp-Daten für die Allele der Spindelbrüchigkeit (<i>btr1/btr2</i>).....	152

Abbildungsverzeichnis des Anhangs

Abbildung A1 Merkmalsunterschiede zwischen den beiden Schwesterlinien eines jeden HIF-Paares (<i>ELF3_{Hsp}</i> im Vergleich zu <i>ELF3_{Hv}</i>) über beide Jahre hinweg.....	153
Abbildung A2 Pearson-Korrelationen zwischen allen Merkmalen in 2019.....	153
Abbildung A3 Vergleich des gesamten Genoms der HIF-Linien auf Grundlage der Genotypdaten aus dem Infinium iSelect 50k SNP-Chip.....	154

1 Einleitung

Die Leistungsfähigkeit von Kulturpflanzen wie Gerste hängt von der Fähigkeit der Pflanze ab, sich an verschiedene Umweltreize anzupassen, was letztendlich das Ertragspotential bestimmt. Vor dem Hintergrund einer ständig wachsenden Weltbevölkerung und angesichts des Klimawandels, wird die Maximierung der Ernteerträge für die weitere Nahrungsmittelversorgung von entscheidender Bedeutung sein (FAOSTAT, 2009) und kann beispielsweise durch die Anpassung von Kulturpflanzen an unterschiedliche Umgebungen gewährleistet werden (Challinor *et al.*, 2014). Eine Meta-Analyse der Ernteerträge unter dem Einfluss des Klimawandels und der Anpassung, die auf 1.700 Studien basiert, sagt sogar voraus, dass die Anpassung von Kulturpflanzen der vielversprechendste Weg zur Ertragssteigerung unter dem prognostizierten Klimawandel sei (Challinor *et al.*, 2014). Wichtige Pflanzeigenschaften für die Anpassung sind Toleranz oder Resistenz gegenüber abiotischen und biotischen Stressfaktoren wie Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit, extreme Temperaturen und Salzgehalt des Bodens sowie Pathogeninfektionen. Für eine Maximierung des Kornertrags durch Anpassung spielt der genaue Zeitpunkt der Pflanzenentwicklung und insbesondere der Blühzeitpunkt eine entscheidende Rolle (Alqudah und Schnurbusch, 2017; Cockram *et al.*, 2007; Fernandez-Calleja *et al.*, 2021; Francia *et al.*, 2011; Wiegmann *et al.*, 2019).

Der Zeitpunkt der Blüte wird hauptsächlich durch die Tageslänge und die Vernalisation gesteuert (Andres und Coupland, 2012; Turner *et al.*, 2005). Um den Blühzeitpunkt anzupassen, müssen Pflanzen daher in der Lage sein, auf Veränderungen in der Tageslänge und der Temperatur zu reagieren. Zur Anpassung des Gerstenanbaus an ein breiteres Spektrum von Umwelten sind früh blühende Genotypen für kurze Wachstumsperioden erforderlich, während eine späte Blüte den Ertrag in gemäßigten Klimazonen erhöht (Cockram *et al.*, 2007; Fernandez-Calleja *et al.*, 2021). Darüber hinaus gibt es Genotypen, die weder auf die Photoperiode noch auf Vernalisation reagieren, was eine Ausweitung des Anbaus in nördlichere Regionen ermöglicht. Diese Genotypen sind durch die genetische Konstitution an Genorten (Loci) für frühe Reife (engl.: *early maturity (eam)*) oder Frühzeitigkeit per se (engl.: *earliness per se (eps)*) gekennzeichnet (Faure *et al.*, 2012). Diese Loci können eine neue Quelle der Variation für die Anpassung an verschiedene Umgebungen darstellen (Campoli und von Korff, 2014) und somit zu Ertragssteigerungen beitragen. Da es durch Domestizierung und die dadurch bedingte genetische Selektion im Laufe der Züchtung zum Verlust genetischer Diversität im Genpool der Gerste kam, können deren wilde Vorfahren aufgrund ihrer hohen genetischen Vielfalt für die genetische Verbesserung von Nutzpflanzen und ihrem Ertragspotential von Nutzen sein (Bessey, 1906; Ellis *et al.*, 2000; Maurer *et al.*, 2015; McCouch *et al.*, 2013; Pillen *et al.*, 2003; Schnaithmann *et al.*, 2014; Tanksley und McCouch, 1997; Zamir, 2001).

Vor dem beschriebenen Hintergrund ist die Erforschung des Blühzeitpunkts von großer Bedeutung für die Zukunft und mithilfe der genetischen Vielfalt wilder Vorfahren der Gerste soll in dieser Arbeit der Einfluss verschiedener natürlicher Allele des Blühgens *EARLY FLOWERING 3 (ELF3)*, welches zu den oben genannten *eam*-Loci gehört, auf verschiedene Entwicklungs- und Ertragsmerkmale sowie auf ihr Temperatur-Verhalten untersucht werden.

1.1 Gerste

Gerste (*Hordeum vulgare* ssp. *vulgare*) kann dank ihrer hohen Anpassungsfähigkeit in einem größeren geographischen Bereich angebaut werden als die meisten anderen Kulturpflanzen. Durch ihre Eigenschaften als diploide und selbstbefruchtende Kulturpflanze, gilt Gerste als Modellpflanze für pflanzen genetische und Züchtungsforschung. Die weltweite Gerstenproduktion lag 2021 bei 48,9 Millionen Hektar, womit Gerste nach Mais, Weizen und Reis, die weltweit am viertmeisten angebaute Getreideart ist (FAOSTAT, 2023). Gerste wird hauptsächlich als Tierfutter genutzt, aber ebenso für die Produktion von Bier und Whiskey, sowie zur Bioethanol-Produktion und als Grundnahrungsmittel, hauptsächlich in ärmeren Ländern und aufgrund ihrer Anpassungsfähigkeit in extremeren Klimaten (Baik und Ullrich, 2008; Grando und Macpherson, 2005; Tricase *et al.*, 2018). Dank der vielen ernährungsphysiologisch wertvollen Inhaltstoffe, gewann die Gerste, was die Humanernährung angeht, in den letzten Jahren an Bedeutung (Baik und Ullrich, 2008; Sullivan *et al.*, 2012), zum Beispiel auch im Rahmen von „Functional Food“, also Lebensmitteln, die neben dem nutritiven, auch gesundheitlichen Nutzen haben (Stein und Rodriguez Cerezo, 2008). Während die Anbaufläche in den letzten sechs Jahrzehnten sank, stieg der Ertrag von 1,39 t/ha in 1960 auf 3,1 t/ha in 2020 (USDA/FAS, 2021), was hauptsächlich auf der Einführung neuer technologischer Innovationen wie Bewässerung, Verzicht auf Bodenbearbeitung oder der Einführung neuer, produktiverer Sorten beruht (Tricase *et al.*, 2018). Ein großer Fortschritt war in diesem Zusammenhang die Einführung von Zwerggenen während der grünen Revolution, was zu einer erhöhten Lagerresistenz und verbesserter Stickstoffnutzung führte (Hedden, 2003). Auch die (unbewusste) Selektion von Blühgenen spielte eine wichtige Rolle für die Domestizierung und spätere Ausdehnung und Verbesserung von Nutzpflanzen (Lin *et al.*, 2021) ebenso wie die Züchtung auf Resistenzen gegen biotische und abiotische Stressfaktoren. Seit 1990 sinken die Wachstumsraten von Getreide jedoch wieder (Huang *et al.*, 2002; Slafer und Peltonen-Sainio, 2001) und eine weitere Steigerung des Ertrags ist von Nöten, um die wachsende Weltbevölkerung in der Zukunft zu ernähren.

Gerste wurde bereits vor über 10.000 Jahren aus der Wildform *Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum* im Fruchtbaren Halbmond domestiziert und bildet somit eine der Hauptkulturpflanzen des Neolithikums (Sakuma *et al.*, 2011; Zohary *et al.*, 2012). Andere Studien

diskutieren weitere Domestikationsorte 1.500 – 3.000 km östlich des Fruchtbaren Halbmondes (Morrell und Clegg, 2007), in Tibet (Dai *et al.*, 2012) und die westliche Mittelmeerregion sowie Äthiopien (Igartua *et al.*, 2013). Die Domestizierung führte zur Selektion bestimmter Eigenschaften der Gerste. Am wichtigsten war einerseits die Korngröße und andererseits eine geringe Spindelbrüchigkeit der Ähre sowie eine gute Dreschbarkeit (Salamini *et al.*, 2002). Weitere Modifikationen betrafen die Mehrzeiligkeit, Pflanzenhöhe, Kornhärte, Bestockung, Keimruhe, Photoperiode, Vernalisation und den Blühzeitpunkt (Kilian *et al.*, 2010). Diese Selektion wurde durch die moderne Pflanzenzüchtung noch verstärkt und es kam zum sogenannten „Flaschenhalseffekt“ (engl. „breeding bottleneck“), also der fortschreitenden Verringerung der genetischen Diversität der Gerste (Tanksley und McCouch, 1997; Zamir, 2001).

Die genetische Verbesserung von Nutzpflanzen gilt als der praktikabelste Ansatz, um die Nahrungsmittelversorgung für die stetig wachsende Weltbevölkerung zu sichern (Tanksley und McCouch, 1997). Die Nutzung wilder Vorfahren ist aufgrund ihrer großen genetischen Vielfalt ein vielversprechender Ansatz und bietet das Potential, Kulturpflanzen genetisch zu verbessern (Bessey, 1906; Ellis *et al.*, 2000; Maurer *et al.*, 2015; McCouch *et al.*, 2013; Pillen *et al.*, 2003; Schnaithmann *et al.*, 2014; Tanksley und McCouch, 1997; Zamir, 2001). Zahlreiche Studien belegen bereits das Vorkommen erfolgsversprechender Allele in Wildgersten (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*) zum Beispiel im Hinblick auf Stresstoleranz, Krankheitsresistenzen, Ertragsstabilität und Blühzeitpunkt (Maurer *et al.*, 2016; Saade *et al.*, 2016; Schmalenbach *et al.*, 2008; Schmalenbach *et al.*, 2009; Sharma *et al.*, 2018; Wiegmann *et al.*, 2019).

1.1.1 Halle Exotic Barley (HEB-25)

Wildgersten sind eine wertvolle Quelle für neue genetische Variation im Genpool der Gerste. Zur Erforschung von Wildgerstenallelen wurde die „Nested Association Mapping“ (NAM) Population „Halle Exotic Barley“ (HEB-25) entwickelt (Maurer *et al.*, 2015; Schnaithmann *et al.*, 2014). NAM kombiniert die Vorteile der Kopplungsanalyse (engl. „linkage analysis“) und der Assoziationsanalyse (engl. „association mapping“) (Yu *et al.*, 2008a). Während die Kopplungsanalyse den Zusammenhang zwischen Vererbbarkeit eines Locus und dem Merkmal innerhalb von bi-parentalen Kreuzungen untersucht und eher große Chromosomen-Regionen mit geringer Markerdichte identifiziert, untersucht die Assoziationsanalyse den Zusammenhang zwischen einem bestimmten Allel und dem Merkmal innerhalb einer natürlichen Population und bietet eine hohe Kartierungsauflösung (Yu *et al.*, 2008a). Die NAM-Population kann dann für Genomweite Assoziationstudien (engl. genome-wide association studies, GWAS) genutzt werden. Diese wiederum können genetische Merkmale, z.B. Einzelnukleotid-Polymorphismen (engl. „single-nucleotide polymorphisms“, SNPs) und

bestimmte phänotypische Merkmale miteinander assoziieren. Die HEB-25 wird genutzt, um einerseits die genetische Architektur quantitativ vererbbarer Merkmale zu untersuchen und andererseits, um die Vielfalt im Gersten-Genpool zu erweitern. Letzteres kann durch die Introgression vorteilhafter Allele erfolgen mit dem Ziel den Ertrag oder die Stresstoleranz gegenüber biotischen und abiotischen Faktoren zu erhöhen.

HEB-25 entstand aus der Kreuzung der Sommergerstensorte Barke (*Hordeum vulgare* ssp. *vulgare*) mit 25 sehr diversen Wildgersten-Akzessionen (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum* und *agriocrithon*). Diese wurden aus Badr *et al.* (2000) so ausgewählt, dass ein wesentlicher Teil der genetischen Vielfalt des gesamten Fruchtbaren Halbmondes repräsentiert wird. Die entstandenen F₁-Pflanzen wurden mit Barke rückgekreuzt und dreimal mittels Einkornramsches (engl.: „single seed descent“ (SSD)) geselbstet. Dies resultierte in einer Population aus 1.420 individuellen BC₁S₃-Linien, welche sich aus 25 Familien mit 22 bis 75 Linien zusammensetzen. Für SNP-Loci wird erwartet, dass die Genotypen im Mittel zu 71,825% homozygot Barke, zu 6,25% heterozygot und zu 21,825% homozygot wild sind (Maurer *et al.*, 2015).

1.1.2 Stand der Genomforschung bei Gerste

Wie bereits erwähnt, haben Wildgersten das Potential für die genetische Verbesserung von Kulturpflanzen. Das Haupthindernis für die Nutzung dieser genetischen Ressourcen war das Fehlen einer Referenzgenomsequenz, dessen Bereitstellung als die wichtigste Aufgabe der weltweiten Gerstenforschung bezeichnet wurde (International Barley Genome Sequencing Consortium, 2012). So wurde im Jahr 2012 erstmals eine genomweite physikalische Karte für die Gerstensorte Morex veröffentlicht (International Barley Genome Sequencing Consortium, 2012). 2017 wurde eine neue Gerstengenomsequenz (Morex v1) mit noch besserer Auflösung veröffentlicht (Beier *et al.*, 2017; Mascher *et al.*, 2017), auf welche im Jahr 2019 die zweite Veröffentlichung (Morex v2) (Mascher, 2019; Monat *et al.*, 2019) und zuletzt im Jahr 2021 die dritte Veröffentlichung Morex v3 folgte (Mascher *et al.*, 2021), die jeweils eine aktualisierte Version zu ihrem Vorgänger darstellen.

Weiterhin ist im Zusammenhang mit der Genomforschung bei Gerste die Arbeit von Jayakodi *et al.* (2020) zu nennen, die sich mit dem Pan-Genom der Gerste beschäftigt. Durch die Erkenntnis, dass einzelne Referenzgenome die Vielfalt einer Art nicht repräsentieren, gewinnt das Pan-Genom-Konzept aktuell immer mehr an Bedeutung. Hiermit soll die genomische Vielfalt einer Art repräsentiert werden und es umfasst sowohl Kerngene, die in allen Individuen vorkommen als auch variable Gene, die in einigen Individuen nicht vorhanden sind (Bayer *et al.*, 2020). Das von Jayakodi *et al.* (2020) veröffentlichte Gersten-Pan-Genom der ersten Generation vergleicht die Genotypen von 20 Gerstensorten und macht bisher verborgene genetische Variationen für genetische Studien und die Züchtung zugänglich.

1.2 Molekulare Marker und Marker-gestützte Selektion

Pflanzenzüchtung basierte lange hauptsächlich auf der Selektion gewünschter Phänotypen, während die genetische Natur dahinter kaum bekannt war. Die Molekulargenetik macht es heutzutage jedoch möglich, die Genetik quantitativer Merkmale besser zu verstehen. So kann die Marker-gestützte Selektion (engl. marker assisted breeding, MAS) die Pflanzenzüchtung erheblich verbessern, denn diese Methode ist wesentlich zeit- und kosteneffizienter (Dekkers und Hospital, 2002; Miedaner und Korzun, 2012). Mittels molekularer Marker können gewünschte Allele identifiziert und selektiert werden. Durch die große Verfügbarkeit an molekularen Markern und genetischen Karten, ist die MAS auch für quantitative Merkmalsregionen (engl. quantitative trait locus, QTL) geeignet (Francia *et al.*, 2005).

Die Nutzung molekularer Marker ist heutzutage weit verbreitet in der Züchtung neuer Kulturpflanzen. Aufgrund ihrer Häufigkeit, der relativ einfachen Erkennung in der Hochdurchsatz-Sequenzierung und geringer Kosten pro Datenpunkt, sind SNPs heutzutage die Marker der Wahl (Bayer *et al.*, 2017; Kumar *et al.*, 2012a). Viele wichtige Kulturpflanzen verfügen mittlerweile über angepasste SNP-Genotypisierungsarrays. Für Gerste ist seit 2017 der von Bayer *et al.* (2017) entwickelte 50k Illumina Infinium iSelect SNP-Genotypisierungsarray verfügbar. Die Genomabdeckung ist hier im Vergleich zum vorherigen 9k Illumina Infinium iSelect Custom Genotyping BeadChip (Comadran *et al.*, 2012) deutlich verbessert. Die Markeranzahl wurde so gewählt, dass ein guter Kompromiss zwischen den Kosten der Genotypisierung und der Markerdichte besteht. Die Entdeckung der Marker basiert auf der Gerstengenomassemblierung von Beier *et al.* (2017) und Mascher *et al.* (2017), welche eine einzigartige Auflösung für das 5,1 Gigabasenpaar (Gbp) große Gerstengenom aufweist und somit eine neue Ära in der Gerstengenetik eingeleitet hat (Bayer *et al.*, 2017). Der chromosomale Aufbau mit detaillierter Genannotation macht es möglich Marker genau zu platzieren und im Zusammenhang mit den zugehörigen Genen zu interpretieren (Bayer *et al.*, 2017). Der Schwerpunkt der Arbeiten mit Gesamtgenom-Array basierten Assays liegt auf der Entdeckung von Markern für bestimmte Merkmale mit großer wirtschaftlicher Bedeutung (Miedaner und Korzun, 2012).

1.2.1 Kompetitive allelspezifische PCR (KASP)

Verschiedene Techniken, wie zum Beispiel die kompetitive allelspezifische Polymerasekettenreaktion (engl. kompetitive allele-specific polymerase chain reaction, KASP), können genutzt werden, um nach der Entdeckung der Assoziation eines SNPs mit einem Merkmal, den spezifischen SNPs zu untersuchen und günstige Allele für die Züchtung auszuwählen (Miedaner und Korzun, 2012). Heutzutage ist KASP eine weltweite Benchmark-Technologie, die aufgrund ihrer Zeit- und Kosteneffizienz besonders attraktiv ist (Semagn *et al.*, 2014).

KASP ist eine Genotypisierungsmethode, die für die Validierung von SNPs genutzt wird. Sie basiert auf allelspezifischer Oligoverlängerung und Fluoreszenzresonanzenergietransfer (engl.: fluorescence resonance energy transfer, FRET) für die Signalerzeugung (Kumpatla *et al.*, 2012; Semagn *et al.*, 2014). Der KASP-Mastermix enthält zwei verschiedene, allelspezifische Vorwärtsprimer und einen gemeinsamen Rückwärtsprimer. Die Vorwärtsprimer haben jeweils eine einzigartige Endsequenz, welche mit einer universellen FRET-Kassette korrespondiert. Hiervon ist eine mit FAM™-Farbstoff und eine mit HEX™-Farbstoff gekennzeichnet. Diese sind jedoch gequencht (engl. für gelöscht), da sie mit ihrem komplementären Part hybridisiert sind und sich dort ein Quencher befindet. Zusätzlich enthält der KASP-Mastermix noch die FRET-Kassetten, ROX™-Farbstoff, als passiven Referenz-Farbstoff, die Taq-Polymerase, freie Nukleotide und Magnesiumchlorid in einer optimierten Pufferlösung. Während der Polymerasekettenreaktion (PCR) bindet nun der passende allelspezifische Vorwärtsprimer an den zu untersuchenden SNP und erweitert zusammen mit dem Rückwärtsprimer die DNA-Region. Während der fortschreitenden PCR kann die passende FRET-Kassette an die neu entstandenen PCR-Produkte binden, wodurch die FRET-Kassette nicht mehr gequencht wird und es zu einem Fluoreszenz-Signal kommt. Bei einem Genotyp, der am untersuchten SNP homozygot ist, wird eins der beiden Fluoreszenz-Signale erzeugt. Wenn der SNP heterozygot ist, wird ein gemischtes Fluoreszenz-Signal erzeugt (LGC Biosearch Technologies, 2021a).

Für die sogenannte „Touchdown“ PCR-Methode wird mit einer hohen Annealing-Temperatur gestartet, welche in jedem PCR-Zyklus schrittweise gesenkt wird. Die anfänglich hohe Annealing-Temperatur soll absichern, dass nur sehr spezifische Bindung des Primers an die DNA stattfindet und dadurch die erste amplifizierte DNA-Sequenz mit hoher Wahrscheinlichkeit die Sequenz ist, die untersucht werden soll. Nach und nach wird die Annealing-Temperatur gesenkt, um die Effizienz der PCR zu erhöhen. Ein Standard KASP-Protokoll hat 10 Zyklen einer „Touchdown“-PCR mit einer anfänglichen Annealing-Temperatur von 61 °C und 0,6 °C weniger pro Zyklus bis 55 °C, dann 26 Zyklen der Standard-PCR mit der geringeren Annealing-Temperatur (Korbie und Mattick, 2008; LGC Biosearch Technologies, 2021b)

1.3 Genetische Regulation des Blühzeitpunktes

Der Blühzeitpunkt ist ein komplexes Merkmal, das durch ein großes regulatorisches Netzwerk gesteuert wird (Blümel *et al.*, 2015). Die Modellpflanze *Arabidopsis thaliana* (*Arabidopsis*, At, Ackerschmalwand) wurde umfassend bezüglich blühregulierender Gene untersucht und diese in genetische Netzwerke eingeordnet. Auch in Getreide wie Gerste und Weizen wurden Studien zur Steuerung des Blühzeitpunktes durchgeführt und orthologe Gene mit sehr gutem

Erhaltungsgrad identifiziert (Calixto *et al.*, 2015; Campoli *et al.*, 2012b; Müller *et al.*, 2020). Eine gute Übersicht über die genetische Blühzeit-Regulation in Gerste zeigen Campoli und von Korff (2014) (siehe Abbildung 1).

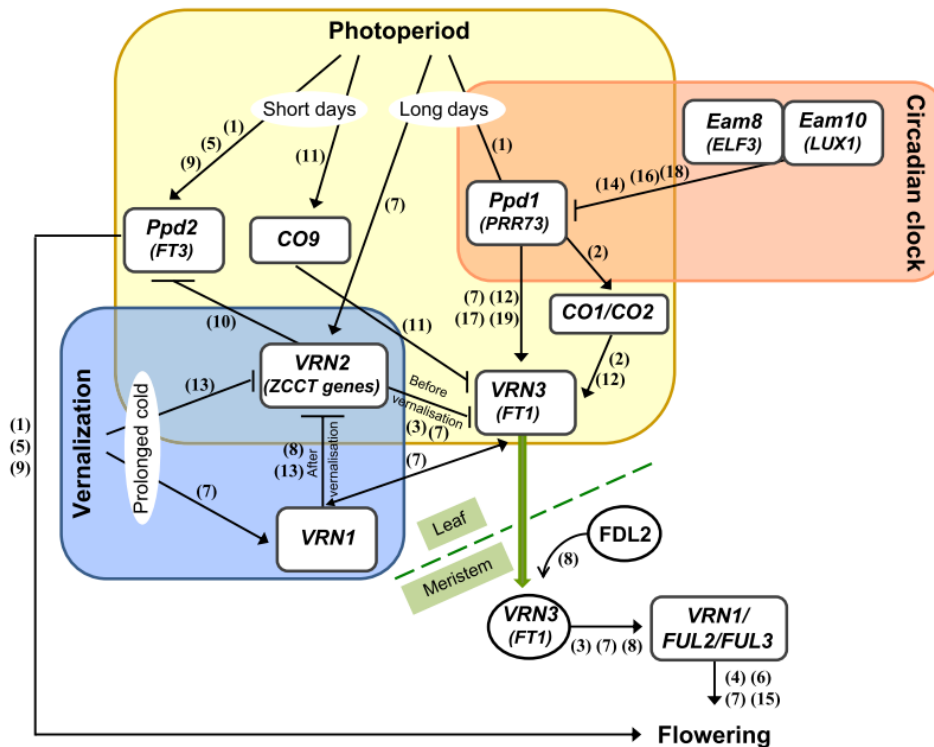


Abbildung 1 Modell der genetischen Blühzeit-Regulation in Weizen und Gerste.

Entnommen aus Campoli und von Korff (2014). Die verschiedenen externen und internen Anreize sind farblich hervorgehoben. Positive und negative regulatorische Aktionen sind durch Pfeile bzw. Linien mit Balken gekennzeichnet. Die Kästchen zeigen Gene und die Kreise zeigen Proteine an. Der grüne Pfeil zeigt, dass sich das FT1-Protein vom Blatt zum Meristem bewegt. Die Abbildung enthält verschiedene Aspekte zuvor veröffentlichter Weizen- und Gerstenmodelle. Die Zahlen in Klammern geben die Literatur an, in der experimentelle Beweise das Modell unterstützen (siehe Campoli und von Korff (2014)).

1.3.1 Photoperiode und Vernalisation

Eine zentrale Rolle bei der genetischen Regulation der Blüte in Arabidopsis nimmt das Gen *FLOWERING LOCUS T (FT)* ein, da dessen Expression gegensätzlich von Photoperiode und Vernalisation reguliert wird. In Gerste wurden 5 *FT*-ähnliche (engl. *FT*-like) Gene identifiziert, wovon *HvFT1* als Kandidat für *Vrn-H3*, einem Promotor für die Blühinduktion, und *HvFT3* als Kandidat für *PPD-H2*, einem Einflussfaktor auf die Blüte unter Kurztagbedingungen, identifiziert wurde (Faure *et al.*, 2007). Die Reaktion auf die Photoperiode unter Langtagbedingungen wird bei Gerste hauptsächlich durch *PPD-H1*, einen Pseudo-Reaktionsregulator, gesteuert, der *VRN-H3/HvFT1* (Homolog zu *AtFT*) durch *CONSTANS (HvCO1)*, aber auch unabhängig von *HvCO1* fördert, was zur Induktion der Blüte führt (Campoli *et al.*, 2012a; Faure *et al.*, 2012; Turner *et al.*, 2005; Yan *et al.*, 2006). In Wildgersten (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*) und in mediterranen Kulturgerstensorten ist das

dominante *Ppd-H1*-Allel vorherrschend und führt zu einer frühen Blüte als Anpassung an kurze Vegetationsperioden. Eine rezessive Mutation in der CCT (CONSTANS, CONSTANS-like und TOC1) Domäne von *ppd-H1* in Sommergerste führt zu späterer Blüte und Reife unter Langtagbedingungen und kann somit eine Anpassung an die langen Vegetationsperioden in Zentral- und Nordeuropa darstellen (Jones *et al.*, 2008; Turner *et al.*, 2005; von Korff *et al.*, 2010; von Korff *et al.*, 2006; Wang *et al.*, 2010). Dies wird mit einer geringeren *HvFT1*-Expression erklärt (Turner *et al.*, 2005). Für das in Arabidopsis die CO Transkription kontrollierende *GIGANTEA* (*GI*) konnte in Gerste noch keine funktionelle Konservierung gezeigt werden (Campoli und von Korff, 2014).

Die Notwendigkeit der Vernalisation wird hauptsächlich durch die Interaktion von *VRN-H1* (Yan *et al.*, 2003) und *VRN-H2* (Yan *et al.*, 2004) gesteuert, die beide *VRN-H3* beeinflussen. Während *VRN-H2* *VRN-H3* unterdrückt, wird *VRN-H1* während der Vernalisation hochreguliert, was zur Aktivierung von *VRN-H3* und zur Unterdrückung von *VRN-H2* führt. Dies wiederum hat die Unterbrechung der *VRN-H2* regulierten *VRN-H3*-Unterdrückung zur Folge und damit die Induktion der Blüte (Deng *et al.*, 2015; Hemming *et al.*, 2008; Yan *et al.*, 2006). Aufgrund einer natürlichen Deletion des gesamten *VRN-H2*-Gens hat die Sommergerste (zu der auch die Referenzsorte Barke gehört, die zur Erstellung der hier genutzten HEB-25 genutzt wurde) keine Vernalisationsanforderung (Hemming *et al.*, 2008; von Zitzewitz *et al.*, 2005; Yan *et al.*, 2006). Für erhöhte Temperatur konnte außerdem gezeigt werden, dass die Effekte von *PPD-H1* von der allelischen Variation von *VRN-H1* abhängen und somit eine Interaktion zwischen dem Photoperioden- und dem Vernalisations-Signalweg besteht (Ejaz und von Korff, 2017; Ochagavia *et al.*, 2021).

1.3.2 Zirkadiane Uhr

Im Allgemeinen ist die zirkadiane Uhr notwendig, um auf tägliche und saisonale Umweltveränderungen zu reagieren und sich ihnen anzupassen (Harmer, 2009; Wijnen und Young, 2006). Sie reguliert eine Reihe wichtiger Gene, die Pflanzenwachstumsprozesse steuern, und trägt damit wesentlich zur Leistung der Pflanze bei wichtigen agronomischen Merkmalen und zur Anpassung an unterschiedliche Umgebungen bei (Bendix *et al.*, 2015; Calixto *et al.*, 2015; Nusinow *et al.*, 2011). Die zirkadiane Uhr steuert nahezu 24-stündige, selbsterhaltende Rhythmen auf physiologischer, zellulärer und molekularer Ebene und hält sie mit den zyklischen Veränderungen der Umweltsignale synchronisiert (Xu *et al.*, 2022). Die zirkadiane Uhr und deren Rhythmus gelten daher als zentrales Anpassungsmerkmal bei Pflanzen, denn sie steuern das Tempo, den Tagesrhythmus der pflanzlichen Entwicklung, die Physiologie und die Biochemie (Calixto *et al.*, 2015; Dodd *et al.*, 2005; Greenham und McClung, 2015; Harmer, 2009). Auf externe und interne Stresssignale reagiert die Uhr empfindlich und um die grundlegende Entwicklung während der täglichen und saisonalen

Zyklen aufrechtzuerhalten, versucht die Uhr, einen Kompromiss zwischen Wachstum und Verteidigung zu finden, indem sie das zirkadiane Tempo und die Robustheit der 24-Stunden-Rhythmen verändert (Xu *et al.*, 2022). Durch diese Synchronisationen endogener 24h-Stunden-Rhythmen physiologischer Reaktionen mit externen und internen Signalen wird den Organismen letztendlich ein Überlebensvorteil verschafft (Bonnot *et al.*, 2021; Creux und Harmer, 2019; Nohales und Kay, 2016; Xu *et al.*, 2022).

Wichtige Parameter für die Beschreibung des zirkadianen Rhythmus sind Periode, Amplitude und Phase, wobei die Zeit, die für einen zirkadianen Zyklus gebraucht wird, als Periode bezeichnet wird, der Unterschied zwischen höchstem und niedrigstem Wert des Rhythmus, also die Höhe des Ausschlags, als Amplitude und der Zeitpunkt des ersten Peaks als Phase. In Abbildung 2 (oben) lässt sich für die zirkadiane Uhr in Arabidopsis erkennen, dass die Periode nahezu 24 h beträgt, die Amplitude ist die Höhe des Ausschlag der gemessenen täglichen Genexpression und die Phase ist z.B. für *ELF3* bei 16 h.

Die Temperaturkompensation, d.h. Fähigkeit, die Eigenschaften der Uhr (Periode und Amplitude) bei Temperaturschwankungen aufrechtzuerhalten, d.h. die Robustheit, gilt als ein Hauptmerkmal zirkadianer Uhrensyste (Gould *et al.*, 2006; Johnson *et al.*, 2003). Selektion führte zur Entwicklung einer inneren Uhr, die die Beziehung der Pflanze zur Umwelt optimiert (Hotta *et al.*, 2007). Bei Übereinstimmung der Periode der zirkadianen Uhr mit der Periode der Umwelt, sagt man, dass beide Rhythmen resonant sind, was die selektiven Vorteile der Uhr sichtbar macht (Hotta *et al.*, 2007). Eine exakte und robuste zirkadiane Uhr kann sowohl Ertrag, sowie die Wassernutzungseffizienz und die Gesamtleistung der Pflanze verbessern (Dodd *et al.*, 2005; Green *et al.*, 2002; Hotta *et al.*, 2007). Eine flexible Uhr könnte hingegen z.B. bei Temperaturerhöhungen (durch eine kürzere Periode) vorteilhafter sein als eine perfekt gepufferte Uhr (Kusakina *et al.*, 2014). Periode und Amplitude wurden bereits als mögliches Ziel für die Optimierung von Wachstum und Ertrag bei Nutzpflanzen genannt (Dakhiya *et al.*, 2017; Prusty *et al.*, 2021). Dakhiya *et al.* (2017) beobachteten, dass die Länge der zirkadianen Periode sowohl mit der Temperatur als auch den Herkunftsorten der Pflanzen korrelierte, während die Amplitude mit der Bodenzusammensetzung korrelierte. Verschiedene Umweltparameter können also eine Selektion auf zirkadiane Rhythmen ausüben (Dakhiya *et al.*, 2017). Ein weiteres wichtiges Leistungskriterium für eine Uhr ist die Fähigkeit, ihre Phase als Reaktion auf externe Signale korrekt anzupassen, da es für biologische Uhren wichtig ist, durch externe Stimuli die richtige Phase zu erzeugen (Taylor *et al.*, 2008). Die Modifikation des zirkadianen Rhythmus könnte man daher gut nutzen, um verbesserte Pflanzen für die Landwirtschaft zu entwickeln (Dakhiya *et al.*, 2017), die zum Beispiel auch an bestimmte Umwelten besser angepasst sind oder besser auf Stress reagieren können. So könnte die geographische Reichweite von Nutzpflanzen erweitert werden und neue Sorten entwickelt werden, die besser mit dem globalen Klimawandel zurechtkommen (Kusakina *et al.*, 2014).

Das mechanistische Verständnis der zirkadianen Uhr basiert hauptsächlich auf Studien an der Modellpflanze *Arabidopsis*. Dort werden mehrere miteinander verbundene transkriptionelle Rückkopplungsschleifen beschrieben (Pokhilko *et al.*, 2012). Huang und Nusinow (2016) haben dies in ihrem Review zusammengefasst (Abbildung 2).

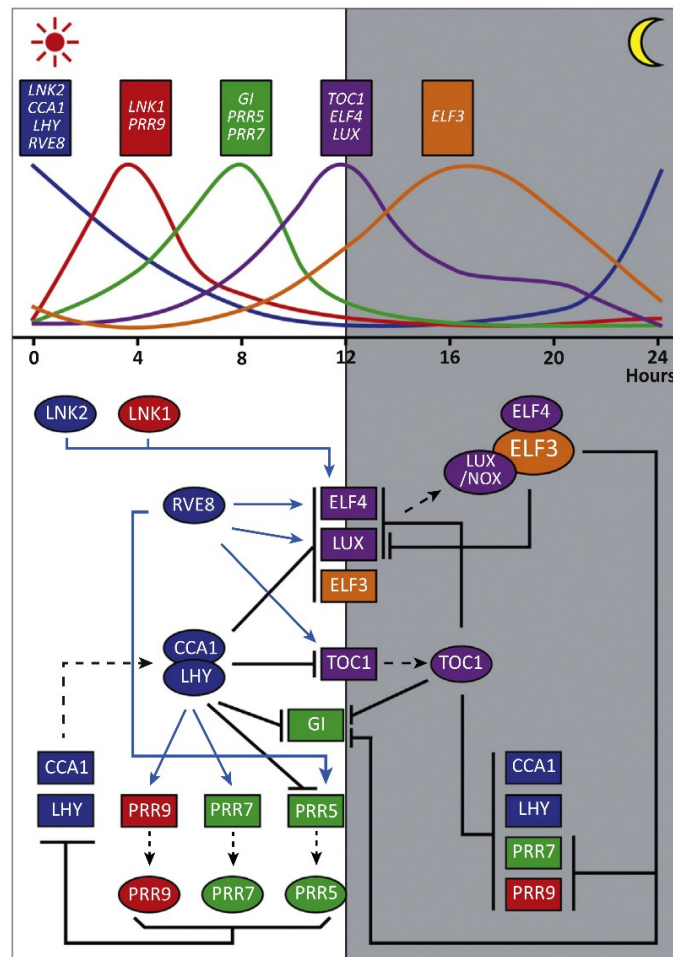


Abbildung 2 Regulierungsnetz der zirkadianen Uhr in *Arabidopsis*, in dem der Abendkomplex (EC), und somit *ELF3*, eine entscheidende Komponente ist.

Entnommen aus Huang und Nusinow (2016). Der obere Teil der Abbildung zeigt die normalisierte tägliche Genexpression der wichtigsten Uhrengene aus öffentlich zugänglichen Zeitverlaufs-Mikroarray-Daten (<http://diurnal.mocklerlab.org/>). Gene mit ähnlichen Expressionsprofilen sind in der gleichen Farbe gekennzeichnet. Der graue Kasten zeigt die Nachtperiode an. Der untere Teil der Abbildung zeigt die Transkriptionsregulation innerhalb der Uhr in *Arabidopsis*, wobei blaue Pfeile die Aktivierung und senkrechte Balken die Unterdrückung anzeigen. Die Proteine sind als Ellipsen und die Gene als Rechtecke dargestellt, wobei die gestrichelten Linien die Translation anzeigen.

Morgens regulieren *CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1* (*CCA1*) und *LATE ELONGATED HYPOCOTYL* (*LHY*) die Gene *PSEUDO-RESPONSE REGULATOR 9* (*PRR9*) und *PRR7* positiv und *PRR5*, *GI* und *ELF3*, *ELF4*, *LUX ARRHYTHMO* (*LUX*) und *TIMING OF CAB EXPRESSION* (*TOC1*) negativ. Tagsüber geben *PRR9*, *PRR7* und *PRR5* ein Feedback und unterdrücken somit die Expression von *LHY* und *CCA1*, was wiederum die Induktion der Abend-Gene ermöglicht. Abends reguliert *TOC1* dann *CCA1*, *LHY*, *PRR7* und *PRR9* negativ. Nachts unterdrückt der Abendkomplex (engl. evening complex, EC), bestehend aus *ELF3*,

ELF4 und LUX, dann *PRR9*, was den Anstieg von *CCA1* und *LHY* bis zum Morgen ermöglicht. Für Gerste wurden *eam8* und *eam10* als Homologe für *ELF3* und *LUX* identifiziert. Zudem konnten für *ELF3* und *LUX* in Gerste jeweils Interaktionen mit *PPD-H1* gezeigt werden (Abbildung 1, Campoli *et al.* (2013), Faure *et al.* (2012), Zakhrebekova *et al.* (2012)).

1.4 Early Flowering 3

EARLY FLOWERING 3 (ELF3), das im Mittelpunkt dieser Studie steht, ist eine Hauptkomponente der zirkadianen Uhr sowohl in *Arabidopsis* als auch in Gerste (Faure *et al.*, 2012; Nusinow *et al.*, 2011; Thines und Harmon, 2010; Zagotta *et al.*, 1996; Zakhrebekova *et al.*, 2012). *Arabidopsis ELF3 (AtELF3)* ist ein oszillierendes Gen dessen Expression am frühen Abend am größten ist. Zusammen mit *ELF4* und *LUX* bildet *AtELF3* den EC, der als Transkriptionsregulator ein integraler Bestandteil der zirkadianen Uhr ist und Uhr- und wachstumsassoziierte Transkriptionsfaktoren unterdrückt (Huang und Nusinow, 2016; Nusinow *et al.*, 2011). Weitere Einzelheiten dazu finden sich im Review von Huang und Nusinow (2016).

AtELF3 kodiert ein multifunktionales Protein, welches wiederum verschiedene physiologische und Entwicklungsprozesse reguliert (Hicks *et al.*, 2001; Nusinow *et al.*, 2011), indem es zum Beispiel die Aktivität weiterer zentraler zirkadianer Uhr-Gene unterdrückt (Dixon *et al.*, 2011). Aufgrund der Fähigkeit vielfältiger Protein-Protein-Interaktionen, fungiert *AtELF3* vermutlich als eine Art Drehscheibe (Huang *et al.*, 2016). Bei *AtELF3*-Mutanten mit loss-of-function (engl. für Funktionsverlust) wurde eine frühe Blüte festgestellt (Zagotta *et al.*, 1996), und im Zusammenhang mit dieser Arbeit ist es wichtig hervorzuheben, dass *AtELF3* das Wachstum in Abhängigkeit der Photoperiode und die Blütezeit sowie die Temperaturabhängigkeit der zirkadianen Uhr steuert (Anwer *et al.*, 2020; Jung *et al.*, 2020; Zhu *et al.*, 2022b). Jung *et al.* (2020) beschreiben *ELF3* als Thermosensor, da *ELF3* durch Phasentrennung bei erhöhter Temperatur von seiner aktiven diffundierten Form zu einer inaktiven Form wechseln kann, was bei sinkender Temperatur wieder reversibel ist.

Das Gen *Praematurum-a (Mat-a)/EARLY MATURITY 8 (EAM8)*, das fortan als *HvELF3* bezeichnet wird, wurde als Gerstenhomolog von *AtELF3* identifiziert (Faure *et al.*, 2012; Zakhrebekova *et al.*, 2012). Sein Einfluss auf die Blüte scheint konserviert zu sein, da Gerstenpflanzen ohne funktionales *HvELF3* ebenfalls früh blühende Phänotypen aufweisen. Außerdem sind diese Pflanzen unempfindlich gegenüber der Photoperiode und ihr zirkadianer Rhythmus ist gestört (Boden *et al.*, 2014; Faure *et al.*, 2012; Zakhrebekova *et al.*, 2012). Des Weiteren wurde *HvELF3* kürzlich als Kernkomponente des zirkadianen Oszillators identifiziert, da sein Fehlen zu einer arrhythmischen Expression anderer Komponenten der zirkadianen Uhr führt (Müller *et al.*, 2020), was es ebenfalls zu einem sehr wichtigen Regler in Gerste

macht. Durch seine vielen Funktionen wurde *ELF3* allgemein als eines der Schlüssel-Gene für die Plastizität in Pflanzen, also die Anpassung an sich ändernde Umweltbedingungen, beschrieben (Laitinen und Nikoloski, 2019). Faure *et al.* (2012) haben gezeigt, dass, insbesondere während der Nacht, *elf3*-Mutationen zu einer höheren Expression von *PPD-H1* führen, was anschließend *VRN-H3* und damit eine frühere Blüte induziert. Außerdem wurde gezeigt, dass die Variation von *PPD-H1* unter Langtag-Bedingungen den Blühzeitpunkt von *elf3*-Mutanten beeinflusst (Faure *et al.*, 2012). Darüber hinaus wurde in *elf3*-Mutanten eine veränderte Expression von zentralen Uhr- und Uhr-Output-Genen (*HvCO1*, *VRN-H3/HvFT1*, *HvCCA1*, *HvGI*, *HvTOC1*) beobachtet und eine erhöhte Expression von *HvFT1* wurde unabhängig von *PPD-H1* beobachtet (Boden *et al.*, 2014; Faure *et al.*, 2012). Weiterhin konnte für die Sorte Bowman, die ein funktionales *HvELF3*-Allel trägt, eine spätere Blüte bei hohen Umgebungstemperaturen gezeigt werden, während bei der Introgressionslinie BW290 mit einem nicht funktionalen *HvELF3*-Allel (*eam8.w*) im Bowman-Hintergrund die Blütezeit beschleunigt wurde. Darüber hinaus wurde bei Bowman unter hohen Umgebungstemperaturen eine stärkere Abnahme der Blüten- und Samenzahl beobachtet als bei der Introgressionslinie (Ejaz und von Korff, 2017; Zhu *et al.*, 2022a).

Somit hat *ELF3* (oder natürliche Varianten/Mutanten davon) wesentlich zur Domestizierung von Gerste und zur Anpassung an höhere Breitengrade beigetragen, indem es einen tagneutralen Blühphänotyp vermittelt. Eine genauere Erforschung verschiedener *ELF3*-Varianten, zum Beispiel aus Wildgersten, kann in diesem Zusammenhang neue Erkenntnisse für die Anpassung des Gerstenanbaus in weiteren Umwelten und damit verbundenen Ertragssteigerungen darstellen.

1.4.1 Effekte und natürliche Variation von *ELF3* in Gerste

Alle bereits erwähnten Forschungen an Gerste basieren auf *elf3*-loss-of-Function-Mutanten. Im Rahmen dieser Arbeit soll die Rolle natürlicher *ELF3*-Varianten der Gerste erforscht werden, weshalb die NAM-Population HEB-25 verwendet wurde, die aus Kreuzungen von 25 hochgradig diversen Wildgersten-Akzessionen (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum* und *agriocrithon*, im Folgenden als *Hsp* abgekürzt) mit der Elitesorte "Barke" (*Hordeum vulgare* ssp. *vulgare*, im Folgenden als *Hv* abgekürzt) stammt. Grundlage der vorliegenden Studie waren die Ergebnisse einer früheren Studie zu Merkmalen der Pflanzenentwicklung bei Gerste, in der eine QTL-Region identifiziert wurde, die den *ELF3*-Locus enthält (Maurer *et al.*, 2016). Dieser QTL beeinflusste signifikant die Merkmale Schossen (engl. shooting, SHO, Zadoks-Stadium Z31), Dauer der Sprossstreckung (engl. shoot elongation, SEL, Zeit von Z31 bis Z49), Blüte (engl. heading, HEA, Z49), Reife (engl. maturity, MAT, Z87) und Pflanzenhöhe (engl. plant height, HEI). Herzig *et al.* (2018), die auch mit HEB-25 arbeiteten, beschreiben ebenfalls die potentiellen Auswirkungen von *ELF3* auf die Merkmale SHO, HEA, MAT und HEI

und bestätigen damit die Ergebnisse der vorherigen Studie in einem anderen Umweltkontext. In beiden Studien beschleunigten die exotischen *ELF3*-Allele (*ELF3_{Hsp}*) die Pflanzenentwicklung und verringerten die Pflanzenhöhe im Vergleich zum kultivierten *ELF3*-Allel (*ELF3_{Hv}*). Darüber hinaus variierten die *ELF3_{Hsp}*-Effekte für die genannten Merkmale in den 25 HEB-Familien. Die Ergebnisse für QTL1H10 (128-133,1 cM), den entsprechenden QTL für *ELF3*, wurden aus Herzig *et al.* (2018) entnommen und sind in Abbildung 3 für das Merkmal HEA dargestellt. Hierbei hat das exotische *ELF3_{Hsp}* in den HEB-Familien unterschiedliche Auswirkungen, beschleunigt aber in den meisten Fällen die Blüte (um bis zu 2 Tage) im Vergleich zum Kulturgersten-*ELF3_{Hv}*-Allel. Außer bei Familie 24 waren die Auswirkungen von *ELF3_{Hsp}* in Dundee (Vereinigtes Königreich) stärker. Hier war das maritime Klima in den Jahren 2014 und 2015 durch kältere Sommer, mehr und gleichmäßig verteilten Regen und größere Tageslängen gekennzeichnet, verglichen mit Halle (Deutschland) mit gemäßigten bis kontinentalen Wachstumsbedingungen (Herzig *et al.*, 2018). Familienspezifische Effekte wurden auch für SHO, MAT und HEI gefunden (Daten nicht dargestellt). Die unterschiedlichen Effekte zwischen den beiden Feldstandorten legen nahe, dass die *ELF3*-Wirkung auf den Blühzeitpunkt von Umweltfaktoren abhängt. Darüber hinaus erwähnten Herzig *et al.* (2019), dass *ELF3* möglicherweise den Nährstoffgehalt des Korns beeinflusst.

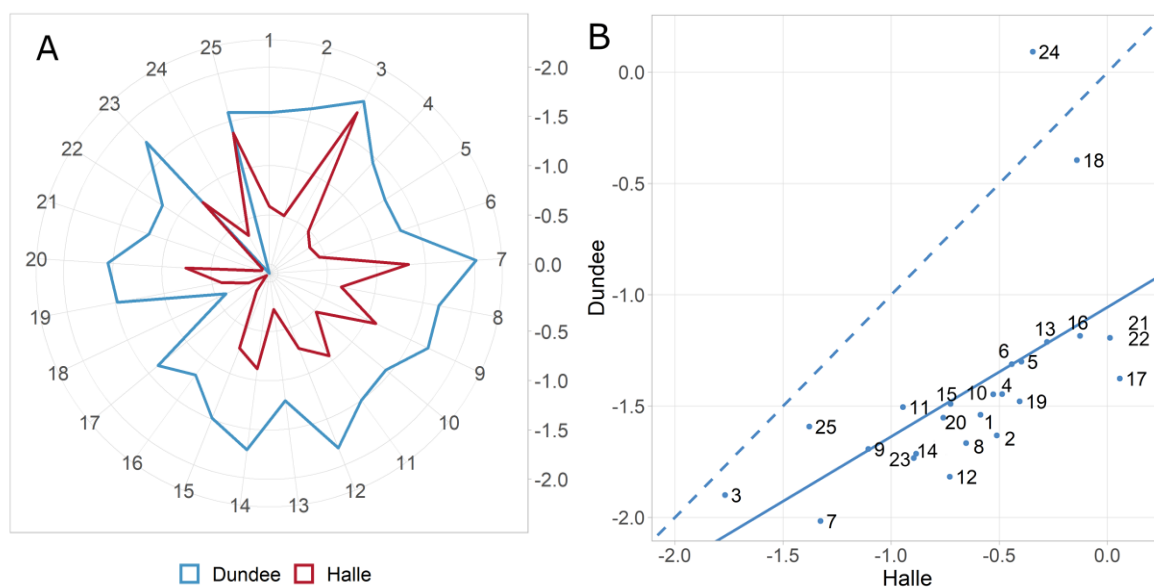


Abbildung 3 Familienspezifische Effektivität von wilden *ELF3* (*ELF3_{Hsp}*)-Allelen im Vergleich zu den kultivierten *ELF3* (*ELF3_{Hv}*)-Allelen für das Merkmal Blüte (HEA) in Tagen.

Entnommen aus Zahn *et al.* (2023). Vergleich aller 25 Familien der Gersten Nested Association Mapping (NAM) Population HEB-25 aus Herzig *et al.* (2018). (A) Jede Linie des Radar-Diagramms zeigt die jeweilige HEB-Familie mit ihrem durchschnittlichen *ELF3_{Hsp}*-Effekt auf den Blühzeitpunkt im Vergleich zum *ELF3_{Hv}*-Allel in Tagen (Radar von innen nach außen: keine Beschleunigung (0) bis zu einer Beschleunigung von 2 Tagen (-2)). (B) Streudiagramm zum Vergleich der *ELF3_{Hsp}*-Blüheffekte in Tagen zwischen den beiden verschiedenen Standorten Halle und Dundee. Die Regressionslinie ist als durchgezogene Linie dargestellt und die gestrichelte Linie ist die Diagonale, die die Effektstärken zwischen den beiden Standorten trennt. Die Korrelation zwischen beiden Standorten beträgt 0,6.

Trotz dieser Assoziationen gibt es jedoch nur wenige kausale Daten über die Auswirkungen natürlicher *ELF3*-Varianten auf die Regulierung des Blühzeitpunkts von Gerste und die Ertragsleistung. Xia *et al.* (2017) beschrieben bereits 51 *ELF3*-Haplotypen in 134 Akzessionen (verschiedene Kultursorten, Landrassen und Wildgersten, die hauptsächlich auf dem Qinghai-Tibet-Plateau beheimatet sind). Dabei wurde angenommen, dass die neuartige *eam8.-I*-Mutation aufgrund einer Mutation an Position 3257, die wahrscheinlich zur Intron-Retention und zu einem verkürzten Protein beiträgt, für einen frühen Blühphänotyp verantwortlich ist. Andere Haplotypen wiesen jedoch ebenfalls früh blühende Phänotypen auf, was darauf hindeutet, dass es auch andere Gründe für eine frühe Blüte gibt (Xia *et al.*, 2017).

ELF3-Allele werden immer öfter als wichtiger Zuchtfaktor genannt, der zur Anpassung von Pflanzen an verschiedene geographische Regionen und klimatische Bedingungen genutzt werden kann. Neben Gerste konnte auch für Reis (*Oryza sativa*), Erbse (*Pisum sativum* L.) und Linse (*Lens culinaris* Medikus) bereits gezeigt werden, dass allelische Variation von *ELF3* den Anbau dieser Pflanzen in verschiedenen Breitengraden ermöglicht (Faure *et al.*, 2012; Mao *et al.*, 2022; Weller *et al.*, 2012; Zhao *et al.*, 2012). Unlängst konnte auch für Weizen (*Triticum aestivum*) gezeigt werden, dass natürliche Variationen an *ELF3* einen Beitrag zur lokalen Feinabstimmung des optimalen Blühzeitpunkts leisten und somit ein vielversprechendes Zuchtziel darstellen (Mizuno *et al.*, 2023; Wittern *et al.*, 2023). Die Selektion unabhängiger Mutationen am *ELF3*-Locus könnten daher ein wertvolles Instrument sein, um den Gerstenanbau an ein breiteres Spektrum von Umwelten anzupassen, was in Zeiten der globalen Erwärmung von entscheidender Bedeutung ist (Faure *et al.*, 2012; Mao *et al.*, 2022). Daher war es das Ziel dieser Studie mit Hilfe von nah-isogenen Linien aus heterozygoten Inzuchtfamilien (HIFs), die aus der HEB-25 entwickelt wurden, den Einfluss weiterer natürlicher *ELF3*-Varianten von Gerste auf verschiedene entwicklungs- und ertragsbezogene Merkmale zu untersuchen, um anschließend *ELF3*-Allele zu identifizieren, die wiederum zu einer Verbesserung der Gerstenleistung in verschiedenen Umwelten führen könnten.

1.5 Konzept der heterogenen Inzuchtfamilien (HIFs)

Einen spezifischen Phänotyp mit einer Region eines quantitativen Merkmals (QTL) zu assoziieren, kann mitunter schwierig sein. Nah-isogene Linien (engl: near-isogenic lines, NILs), die einen fixierten genetischen Hintergrund aufweisen und sich nur am QTL von Interesse unterscheiden, können dafür genutzt werden. Eine Methode NILs zu entwickeln ist durch Rückkreuzungs-Introgression, bei der eine kleine Gen-Region eines Donors mit einem spezifischen Allel des zu untersuchenden QTLs in ein Empfänger-Genom mit einem anderen Allel eingekreuzt wird. Hier sind jedoch mehrere Generationen markergestützter Selektion

notwendig, was diese Methode zeit- und kostenaufwändig macht. Besonders für selbstbefruchtende Kulturpflanzen ist die Methode der heterogenen Inzuchtfamilien (engl: heterogeneous inbred families; HIFs) wesentlich günstiger. Hier werden NILs aus Inzuchtlinien abgeleitet, die anfänglich noch heterozygot am zu untersuchenden Locus sind (Tuinstra *et al.*, 1997). Die Nachkommenschaft dieser Pflanzen segregiert und stellt dann eine HIF dar, bei der, nach der Mendelschen Vererbungslehre, jeweils ein Viertel der Nachkommen homozygot für eines der beiden Allele am zu untersuchenden Locus ist und die Hälfte immer noch heterozygot (Bergelson und Roux, 2010; Tuinstra *et al.*, 1997). Aus den HIFs können dann die Linien, bei denen der zu untersuchende Locus nun homozygot für die beiden jeweiligen Allele ist, mit Hilfe molekularer Marker ausgewählt werden und auf diese Weise können Alleleffekte eines Locus in einem nahezu isogenen Hintergrund geschätzt werden (Bergelson und Roux, 2010; Tuinstra *et al.*, 1997). In der vorliegenden Studie wurden demnach *ELF3*-HIF-Paare ausgewählt, die jeweils aus zwei NILs mit Segregation in *ELF3_{Hv}* und *ELF3_{Hsp}* bestehen. Zusätzlich gibt es noch die Möglichkeit von Doppel-HIFs, mit denen hier ein Versuch durchgeführt wurde, bei dem zusätzlich noch eine Aufspaltung am *PPD-H1*-Locus vorlag, um mögliche Interaktionen der beiden Gene miteinander zu untersuchen.

1.6 Analyse zirkadianer Rhythmen mittels Chlorophyll-Fluoreszenz-Messung

Wie bereits in Kapitel 1.3.2 beschrieben, steuert die zirkadiane Uhr eine Vielzahl von physiologischen und molekularen Prozessen. Es ist erstaunlich, dass trotz der landwirtschaftlichen und ökologischen Bedeutung dieser Prozesse so wenig darüber bekannt ist, wie die zirkadiane Uhr die Wechselwirkung zwischen Pflanze und Umwelt bei wichtigen Nutzpflanzen beeinflusst (Bendix *et al.*, 2015).

Die bisher üblichste Methode für die Messung des zirkadianen Rhythmus ist über die Expressionsanalyse der zentralen Gene der zirkadianen Uhr (Faure *et al.*, 2012; Ford *et al.*, 2016). Um die zirkadiane Genexpression über einen längeren Zeitraum in kleinen Intervallen zu verfolgen, ist diese Methode jedoch zu invasiv. Daher sind andere, nicht-invasive Methoden, die dem zirkadianen Rhythmus von physiologischen Prozessen und Entwicklungsprozessen folgen, von großem Interesse (Bdolach *et al.*, 2019). Hierzu gehören neben der Chlorophyll-Fluoreszenz (Dakhiya *et al.*, 2017; Gould *et al.*, 2009; Kusakina *et al.*, 2015; Litthauer *et al.*, 2015), auch Blattbewegung (Michael *et al.*, 2003) und Stomataöffnung (Hotta *et al.*, 2007). Die Fluoreszenz-Methode von Dakhiya *et al.* (2017), die sich diese Studie zu Nutzen macht, stellt eine nicht-invasive, nicht-destruktive Technik mit potentiell hohem Durchsatz dar, bei der zirkadiane Rhythmen gemessen werden können. Diese Methode basiert auf der Messung der Fluoreszenz von Chlorophyll (F), genauer gesagt der Prompt-Chlorophyll-Fluoreszenz, von der gezeigt werden konnte, dass sie unter zirkadianer Kontrolle

steht (Dakhiya *et al.*, 2017; Litthauer *et al.*, 2015). Eine detaillierte Beschreibung der Methode findet sich in Dakhiya *et al.* (2017) bzw. Dakhiya und Green (2022), die hier in abgekürzter Form wiedergegeben wird.

Chlorophyll-Moleküle absorbieren Lichtenergie, was zu angeregten Molekülen im Einzelzustand führt, die entweder durch Photosynthese (photochemisches Quenching), Wärmeabgabe (nicht-photochemisches Quenching) oder Wiederemission in Form von Licht (Fluoreszenz) in den Grundzustand zurückkehren können (Croce und van Amerongen, 2014). Die meiste Chlorophyll-Fluoreszenz stammt bei Raumtemperatur von Photosystem 2 (PSII) und kann in prompte und verzögerte Fluoreszenz unterteilt werden. Prompte Chlorophyll-Fluoreszenz (F) ist innerhalb von 2 ns sichtbar (Kalaji *et al.*, 2012) und stammt von Chlorophyll-Molekülen, die direkt durch Licht oder durch schnelle Exzitonen-Energieübertragung von anderen Chlorophyllmolekülen angeregt wurden. Verzögerte Chlorophyll-Fluoreszenz (DF) hat eine Zeitskala von Sekunden und ist das Ergebnis der Regeneration des angeregten Zustands des primären Donors von PSII, P680, unter z.B. Dunkelheit, wenn kein Vorwärts-Elektronen-Transfer stattfindet und die vom PSII gefangenen Elektronen in einem energetisch ansteigenden Elektronen-Rücktransfer-Prozess zum Mangancluster zurückfließen (Keren *et al.*, 1997). DF wurde zuerst für zirkadiane Messungen genutzt (Gawronski *et al.*, 2014; Goltsev *et al.*, 2005; Gould *et al.*, 2009), bevor kürzlich gezeigt wurde, dass mehrere F-Parameter einer zirkadianen Kontrolle unterliegen (Dakhiya *et al.*, 2017; Litthauer *et al.*, 2015).

Dakhiya *et al.* (2017) stellten fest, dass die F-Parameter neben Arabidopsis auch für andere Pflanzen, wie z.B. Mais, robuste zirkadiane Rhythmen zeigten. Hierbei wurden jeweils 4 Wochen alte Pflanzen, die unter LD (14h/10h Tag/Nacht bei 22 °C) angebaut wurden in Dauerlicht umgesiedelt und die F-Messungen alle 2 Stunden über 3-4 Tage durchgeführt. In Gerste untersuchten Dakhiya *et al.* (2017) die Sorte Bowman und die abgeleitete Introgressionslinie BW290 mit Bowman-Hintergrund und einem nicht funktionalen *HvELF3*-Allel (*eam8.w*) und konnten mittels der Fluoreszenz-Messmethode einen signifikant gedämpften Rhythmus für die Introgressionslinie feststellen, was in Einklang mit den Ergebnissen aus Faure *et al.* (2012) ist, wo eine reduzierte Expression für *HvCCA1*, einem Gersten Ortholog eines zentralen Uhr-Gens in Arabidopsis, gezeigt werden konnte. Es wurde daher gefolgert, dass diese Messmethode eine robuste Analyse für zirkadiane Variation in intakten, lebenden Pflanzen verschiedener Spezies ist.

Bdolach *et al.* (2019) und Prusty *et al.* (2021) nutzten die Methode von Dakhiya *et al.* (2017) in einer neuen Hochdurchsatz-Phänotypisierungs-Plattform namens SensyPAM (SensyTIV, Aviel, Israel), um die Plastizität der zirkadianen Uhr in Gerste zu untersuchen. Hierbei wird durch aufeinanderfolgende Pulsamplitudenmodulations-Messungen (PAM; engl. pulse amplitude modulation) die Chlorophyll-Fluoreszenz gemessen. Zavafer *et al.* (2020) zeigen in

ihrem Review über Chlorophyll-Fluoreszenz, dass PAM derzeit eines der grundlegenden Instrumente für die Chlorophyllfluoreszenz-Messung ist.

1.7 Analyse der zirkadianen Uhr in Wild- und Kulturgersten bzw. unter dem Einfluss von *ELF3* sowie unter Temperaturerhöhung

Um die Plastizität (erhöhte Anpassungsfähigkeit) der Uhr untersuchen zu können, wird die Änderung, bzw. das Delta der Periode und Amplitude der Uhr unter zwei verschiedenen Temperaturen für verschiedene Genotypen miteinander verglichen. Sowohl die Periode als auch die Amplitude könnten möglicherweise ein Ziel für die Optimierung von Wachstum und Ertrag bei Nutzpflanzen sein (Dakhiya *et al.*, 2017; Prusty *et al.*, 2021). Für *Arabidopsis* konnte bereits gezeigt werden, dass sich die Uhr (Periode) als Reaktion auf eine Temperaturerhöhung mit einer akzessionspezifischen Variationen im Grad der Plastizität beschleunigt (Edwards *et al.*, 2005; Kusakina *et al.*, 2014). Auch für *Brassica rapa* konnte das negative Verhältnis zwischen Temperatur und Periode beobachtet werden (Lou *et al.*, 2011). Die gefundene Korrelation zwischen verringerter Temperaturpufferkapazität (also verändertem Verhalten bei Temperaturveränderung) und verbesserter Leistung lässt vermuten, dass eine kürzere Periode den Pflanzen bei höherer Temperatur einen Leistungsvorteil gegenüber Pflanzen mit einer langen Periode verschafft, denn auf diese Weise werden möglicherweise bestimmte uhrgesteuerte Aspekte früher beendet und heißere Teile des Tages vermieden (Kusakina *et al.*, 2014). Es scheint daher so, als ob eine flexible Uhr vorteilhafter sein könnte als eine perfekt gepufferte Uhr (Kusakina *et al.*, 2014).

Dank ihrer hohen Anpassungsfähigkeit kann Gerste in einem größeren geographischen Bereich angebaut werden als die meisten anderen Kulturpflanzen und hat sich daher als exzellente Modellpflanze für die Erforschung der Anpassung von Kulturpflanzen an erhöhte Temperaturen gezeigt (Dawson *et al.*, 2015). Für Gerste konnte ebenfalls eine Beschleunigung der Uhr (kürzere Periode) mit einer größeren Amplitude bei erhöhter Temperatur (32 °C) im Vergleich zur Optimal-Temperatur (22 °C) mit akzessionspezifischer Variation im Grad der Plastizität gezeigt werden (Bdolach *et al.*, 2019; Prusty *et al.*, 2021). Bei einem Vergleich zwischen Wild- und Kulturgersten, zeigte sich ein leichter Trend, dass sich die Uhr unter Kultivierung verlangsamt (größere Periode), obwohl die Amplitude signifikant höher war als bei den Wildgersten. Wildgersten wiesen hierbei eine klare Plastizität auf, während sich die Plastizität der Kulturgersten-Linien für Periode und Amplitude im Gegensatz nicht signifikant von Null unterschied (Prusty *et al.*, 2021). Die Ergebnisse dieser Studie deuten außerdem darauf hin, dass es im Laufe der Domestizierung und Verbesserung der Gerste eine Selektion gegen die Plastizität der Uhr gegeben hat, was zeigt, dass es wichtig ist, die für die Anpassung verantwortlichen Gene zu identifizieren und das Wissen diesbezüglich zu vergrößern. Dies

hebt wiederum den Nutzen des Wildgersten-Genoms hervor, welches für eine zukünftige verbesserte Anpassung von Nutzpflanzen an sich verändernde Umweltbedingungen von großem Vorteil sein kann.

Im Rahmen der Studie von Prusty *et al.* (2021) wurden außerdem mittels genomweiter Assoziationsstudien Loci für Treiber der zirkadianen Uhr (engl. drivers of the circadian clock, DOC) identifiziert, die bemerkenswerterweise auch das Wachstum und die Fortpflanzungsleistung im Feld beeinflussten. Hierbei wurde *ELF3* als Kandidaten-Gen für einen dieser DOC-Loci genannt (DOC1.1.), bei dem das Wildallel die Periode beschleunigte. Es wurde gefolgert, dass dieser Locus für die Pflanzenproduktivität in aktuellen und zukünftigen abiotischen Stressszenarien von Vorteil zu sein scheint (Prusty *et al.*, 2021).

Da die vorgestellte Methode der Fluoreszenz-Messung für Bowman und BW290 (*eam8.w*) bereits gut funktioniert hat (Dakhiya *et al.*, 2017), ebenso wie für den Vergleich der Plastizität der Uhr bei Wild- und Kultur-Gerste (Bdolach *et al.*, 2019; Prusty *et al.*, 2021), soll im Rahmen dieser Studie die Plastizität/Robustheit der zirkadianen Uhr in den HIF-Geschwisterlinien mit verschiedenen natürlichen *ELF3*-Varianten unter Optimal- und erhöhter Temperatur in der SensyPAM-Hochdurchsatz-Phänotypisierungs-Plattform untersucht werden.

1.8 Zielsetzung

Die Bedeutung von *HvELF3* für die Regulierung des Blühzeitpunkts und die Leistungsfähigkeit der Gerste ist noch nicht ausreichend untersucht. Die Selektion unabhängiger Mutationen am *ELF3*-Locus könnte eine wertvolle Methode sein, um den Gerstenanbau an ein breiteres Spektrum von Umgebungen anzupassen (Faure *et al.*, 2012; Mao *et al.*, 2022). Ziel dieser Studie war es daher, den Einfluss verschiedener natürlicher *ELF3*-Varianten auf diverse entwicklungs- und ertragsbezogenen Merkmale sowie auf ihr Temperatur-Verhalten zu untersuchen, um anschließend *ELF3*-Allele identifizieren zu können, die wiederum zu einer Verbesserung der Gerstenleistung in verschiedenen Umwelten führen und somit vor dem Hintergrund der stetig wachsenden Weltbevölkerung und angesichts des Klimawandels einen Beitrag zur Ertragsmaximierung leisten können. Zu diesem Zweck wurde die NAM-Population HEB-25 als Basis für die Selektion von nahe-isogenen HIF-Schwesterlinien verwendet. HEB-25 bietet ein vielfältiges Panel von Wildgerstenallelen in einem kultivierten 'Barke'-Hintergrund (Maurer *et al.*, 2015) und bildet somit eine wertvolle Quelle für neue genetische Variation im Genpool der Gerste. Auf diese Weise ist ein direkter Vergleich der *ELF3*-Allel-Effekte auf Merkmale zwischen zwei nahezu isogenen HIF-Schwesterlinien, die für die homozygoten exotischen und kultivierten Genotypen an *ELF3* segregieren, möglich.

Die vorliegende Arbeit gliedert sich in folgende Punkte:

1. Phänotypische Charakterisierung agronomischer Entwicklungs- und Ertragsparameter mehrerer *ELF3*-HIF-Geschwisterlinien in zweijährigen Feldversuchen.
2. Validierung der stärksten gefundenen Effekte aus den Feldversuchen unter kontrollierten Bedingungen mittels bildbasierter Phänotypisierung.
3. Evaluierung möglicher Ursachen für die jeweiligen phänotypischen Effekte durch
 - a. Identifizierung der *ELF3*-Gen und -Protein-Sequenzen aller Wildgerstenakzession der 25 HEB-Familien und Barke für eine bessere Vergleichbarkeit der *ELF3_{Hv}* und *ELF3_{Hsp}*-Allel-tragenden Geschwisterlinien miteinander sowie mit bereits veröffentlichten Daten.
 - b. Evaluierung des genetischen Hintergrunds der ausgewählten *ELF3*-HIF-Geschwisterlinien über *ELF3* hinaus um die Wirkung anderer Einflussfaktoren auf die Effektunterschiede zwischen Geschwisterlinien beurteilen zu können.
 - c. Genexpressions-Analyse von *HvELF3* und den ihm nachgeschalteten Genen *HvCO1*, *HvGI*, *PPD-H1*, *VRN-H3/HvFT1* und *VRN-H1* in ausgewählten Geschwisterlinien.
 - d. Überprüfung der Vermutung möglicher Interaktionen zwischen *PPD-H1* und *ELF3* anhand von *ELF3-PPD-H1*-Doppel-HIFs unter kontrollierten Bedingungen.
 - e. Detaillierte Untersuchung des Einflusses der Einzel-Aminosäure-Substitution W669G zwischen *ELF3_{Hv}* und *ELF3_{Hsp}* auf die *ELF3*-Proteinstruktur in der HIF mit den stärksten Effekten.
4. Charakterisierung des Temperatur-Verhaltens (Plastizität/Robustheit der zirkadianen Uhr) in mehreren HIF-Geschwisterlinien unter kontrollierten Bedingungen mithilfe einer Fluoreszenz-basierten Hochdurchsatz-Plattform.
5. Abschließender Überblick über die beschriebenen Ergebnisse in Form eines angepassten Modells für die differenzielle Wirkung der *Hsp*- und *Hv*-Allele des *ELF3*-Gens in Gerste.
6. Bewertung des HIF-Konzepts im Rahmen der durchgeführten Versuche.

2 Material und Methoden

2.1 Pflanzenmaterial

Für diese Studie wurden HIFs aus der multiparentalen Gersten-NAM-Population HEB-25 (Maurer *et al.*, 2015) ausgewählt, die aus 1.420 individuellen BC₁S₃-Linien besteht, welche durch eine Kreuzung der Sommergerstensorte Barke (*Hordeum vulgare* ssp. *vulgare*) mit 25 sehr diversen Wildgersten-Akzessionen (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum* und *agriocrithon*) entstanden sind. Für die zweijährigen Feldversuche wurden die HIF-Paare von HEB-Linien aus Generation BC₁S_{3:11} abgeleitet, die in der Generation BC₁S₃ an *ELF3* noch heterozygot waren. Lediglich das HIF-Paar 25_002_BC2 stammt aus einer Rückkreuzung der Linie 25_002 (BC₁S_{3:7}), die das *ELF3_{Hsp}*-Allel trägt, mit Barke. Hier wurde das HIF-Paar aus der Nachkommenschaft der daraus resultierenden Pflanzen (BC₂S₁) selektiert. Mit den ausgewählten Pflanzen (25 HIF-Paare aus 18 HEB-Familien) wurden 2019 und mit einer begrenzteren Auswahl (12 HIF-Paare aus 9 HEB-Familien) 2020 die Feldversuche durchgeführt. Für den Doppel-HIF-Versuch mit zusätzlicher Aufspaltung am *PPD-H1*-Locus, stammt abweichend davon der Ursprung der Doppel-HIFs der Linie 12_001 aus Generation BC₁S_{3:6} und der Linie 18_207 aus BC₂S₂.

2.2 Genotypisierung und Selektion der HEB-Linien und HIF bzw. Doppel-HIF-Paare

Für eine Vorauswahl potenzieller HIFs für die Feldversuche wurden die vorhandenen Infinium iSelect 50k SNP-Genotypdaten der HEB-25 verwendet (Bayer *et al.*, 2017; Maurer und Pillen, 2019). Die physischen Positionen der SNPs wurden aus der Morex-Referenzsequenz v2 (refseq2) abgeleitet (Monat *et al.*, 2019). Die SNP-Daten wurden zunächst auf ihre Qualität geprüft, dann wurde eine identity-by-state (IBS, engl. für Identität-nach-Zustand) Matrix erstellt, wobei homozygote Barke-Allele mit 0 und homozygote Wild-Allele mit 2 kodiert wurden. Entsprechend wurden heterozygote Linien mit 1 kodiert. Anschließend wurde die IBS-Matrix in eine identity-by-descent (IBD, engl. für Identität-nach-Abstammung) Matrix umgewandelt, wie in Maurer *et al.* (2017) beschrieben. Daraus ergaben sich 32.995 SNP-Marker, die für die Vorauswahl verwendet wurden. Dabei war das erste Auswahlkriterium die Heterozygotie am zu untersuchenden Locus, dem *ELF3*-Gen (HORVU.MOREX.r2.1HG0078390.1). Ein genspezifischer Marker (JHI_Hv50k_2016_57670), der sich innerhalb von *ELF3* befindet, und flankierende Marker (Tabelle 1, Semagn *et al.* (2014)) wurden verwendet, um festzustellen, ob Heterozygotie am *ELF3*-Locus vorlag (Tabelle A1). Darüber hinaus wurden Linien, die Heterozygotie an einem der anderen sieben Hauptblüh-Loci bei Gerste (Maurer *et al.*, 2015) aufwiesen, aus der Vorauswahl ausgeschlossen, um sicherzustellen, dass keine zusätzliche Segregation im Hintergrund von

ELF3 (Tabelle A1) die Schätzung der Wirkung von *ELF3* auf Merkmale, insbesondere den Blühzeitpunkt, beeinträchtigt. Von jeder BC₁S_{3:11}-Linie wurden 50 Pflanzen (1.353 Einzelpflanzen) angebaut und genotypisiert, um *ELF3*-HIF-Paare zu selektieren, welche jeweils aus zwei nahezu isogenen Linien bestehen, die für *ELF3*_{Hv} und *ELF3*_{Hsp} segregieren. Die Genotypisierung erfolgte sowohl mittels des beschriebenen KASP-Protokolls (Kapitel 2.2.2) für den genspezifischen Marker (JHI_Hv50k_2016_57670) (Tabelle 2), der sich innerhalb von *ELF3* befindet, sowie zu Validierungszwecken auch bei TraitGenetics GmbH, Gatersleben, wo zusätzlich die flankierenden Marker (Tabelle 1) untersucht wurden. Während des Feldversuchs 2019 wurden die Genotypen der ausgewählten HIF-Paare zudem von TraitGenetics mit dem Infinium iSelect 50k-Chip für Gerste (Bayer *et al.*, 2017) validiert und anschließend wie oben beschrieben in eine IBD-Matrix umgewandelt. Ein Ausschnitt daraus für die wichtigsten Blühzeit-Loci (Maurer *et al.*, 2015) findet sich im Anhang (Tabelle A2).

Tabelle 1 Marker für die Auswahl von HIF-Schwesterlinien.

SNP Marker Name	Sequenz ^{a)}	Chr_refseq2 ^{b)}	Pos_refseq2 ^{b)}
JHI_Hv50k_2016_56414	ATCCTGAAATGAATAGAAGTGGACATGAAAAATATGGCTTA TTTGTTCAGTATTTGGTT[A/G]TCCTAAACTGAATAGAATG GGACATGAAAAATATGGGTTAAATATGAGAACATATACTTAT	1H	518.340.716
JHI_Hv50k_2016_57670	TTCTTCTGGGAACAAGTTGACTAACGATGATGATTTTACGG TTCCTTCCGTCTTCTGCTC[T/C]GGAGTGCGTCCTCGTTCTA ACCATGAGGAAGCGAGGATCCAAGAGAATTCCACACACTTA	1H	521.090.078
JHI_Hv50k_2016_57695	AAAAAGGAAGATCTGCTTTCTCACTATATTGGATGGATTCAA CAAGAATAAAACATTTCGC[T/C]GCCACAACACAAGGCGATG TSGTAAAGCTTGCGATAAAGAAAAAACGACAGGAAAACCG	1H	521.086.467
BOPA2_12_20429	GAAGAAGAAGGAAGAAGGAAGGAAGATGGTTTCTGCTGTTC TTCGTACGATCCTGGTGAC[C/G]GGCGGCGCGGGGTACATC GGGAGCCACACGGTGCTGCAGCTGCTCCTCCAGGGCTTCC GC	1H	521.517.298
SCRI_RS_199945	CCGACTTAAAGGTTGAATCTTTCCCTTTCCCCCTTGAATTGC CTTCCCTTCAAGATTCAT[T/C]GTCCAGCAGTCCAGTTCATC ACCAGGATGGACCCGCATGATGGAGAGCCTGCTGATGACG	1H	521.915.794

^{a)} Sequenz des Markers mit Angabe des jeweiligen SNP, der sich für das wilde und das kultivierte Allel unterscheidet. Das kultivierte 'Barke'-Allel ist fett markiert. ^{b)} Chromosom und physische Position, abgeleitet aus der Morex-Referenzsequenz v2 (refseq2) (Monat *et al.*, 2019).

Zur Selektion der Doppel-HIFs wurden Linien gesucht, die, basierend auf den Daten des Infinium iSelect 9k SNP chips (Maurer *et al.*, 2015), sowohl am *ELF3* als auch am *PPD-H1*-Locus heterozygot waren. Nur in Familie 12 und 18 waren überhaupt entsprechende Doppel-HIFs verfügbar. Die Selektion wurde im Fall von Linie 12_001 mit im jeweiligen Gen liegenden Markern vorgenommen; für *ELF3* (HORVU.MOREX.r2.1HG0078390.1) wieder mit JHI_Hv50k_2016_57670 und für *PPD-H1* (HORVU.MOREX.r2.2HG0088300) mit BK_14. Von

jeder ausgewählten Linie wurden mehrere Pflanzen ($BC_1S_{3.6}$) ausgesät und die Aufspaltung an beiden Loci mittels KASP-Markern (Tabelle 2) getestet, um letztendlich daraus alle 4 möglichen homozygot fixierten Allelkombinationen auszuwählen ($PPD-H1_{Hv}$ & $ELF3_{Hv}$, $PPD-H1_{Hv}$ & $ELF3_{Hsp}$, $PPD-H1_{Hsp}$ & $ELF3_{Hv}$, $PPD-H1_{Hsp}$ & $ELF3_{Hsp}$). Zusätzlich wurde auch hier die Allelfixierung an den sieben weiteren Hauptblüh-Loci (Maurer et al., 2015) untersucht. Aufgrund ungewollter zusätzlicher Heterozygotie an $VRN-H1$ in 12_001, musste dessen Allelstatus in den Doppel-HIFs ebenfalls mittels KASP-Markern getestet werden (Tabelle A3). Im Fall von Linie 18_207_4 (BC_2S_2) wurde die Selektion nach einer Rückkreuzung mit Barke ebenfalls anhand der entsprechenden KASP-Marker (Tabelle 2) durchgeführt. Aufgrund fehlender Informationen zum genetischen Hintergrund in 18_207, wurden die Abschnitte, die in BC_1S_3 noch nicht homozygot Hv -fixiert waren, in den Doppel-HIFs pro Region mit einem entsprechenden KASP-Marker auf den Allelstatus getestet (Tabelle A3).

Tabelle 2 KASP-Marker für die Selektion der HIFs und Doppel-HIFs.

Gen	Marker Name	DNA Oligo Name	DNA Sequence
<i>ELF3</i>	JHI_Hv50k_2016_57670	Forward Primer 1	gaaggtgaccaagttcatgctTTCCTTCCGTCTTCTGCTCT
		Forward Primer 2	gaagtcggagtaacggattTTCCTTCCGTCTTCTGCTCC
		Reverse Primer	TGTCGGTGTTGGGAAATTTTGC
<i>PPD-H1</i>	BK_14	Forward Primer 1	gaaggtgaccaagttcatgctGGGTCCGGTTGAAGGCCATA
		Forward Primer 2	gaagtcggagtaacggattGGGTCCGGTTGAAGGCCATG
		Reverse Primer	ACCGGTCTCAGCATGTACAG

2.2.1 DNA-Extraktion

Für die DNA-Extraktion wurde von den Pflanzen jeweils eine 2 cm große Blattprobe des jüngsten Blattes genommen. Für die KASP-Analyse wurde die DNA einzelner Pflanzen extrahiert, während für die 50k-Genotypisierung die Blattproben von 12 Pflanzen vor der Extraktion gepoolt wurden. Das Blattmaterial wurde tiefgefroren und mithilfe einer Metallkugel und Zusatz von 400 μ L RLT-Lyse-Puffer (Quiagen) in einer Retschmühle (MM400, Retsch, Deutschland) mechanisch aufgeschlossen (2x30sek bei 30Hz). Danach wurde für 10 Min bei 50 °C inkubiert, gefolgt von 10 Min Zentrifugieren bei 6000 U/Min. 200 μ L des Überstandes wurden dann zusammen mit 200 μ L Isopropanol und 20 μ L MagAttract Suspension (Quiagen) in einen Quiagen S-Block pipettiert. Die DNA bindet an die magnetischen Partikel, und es müssen mehrere verschiedene Waschschrte durchgeführt werden, um die DNA aufzureinigen, bevor sie wieder in einem Elutionspuffer gelöst wird. Dies geschah mithilfe des Biosprint 96 von Quiagen, bei dem die verschiedenen Waschlösungen jeweils in S-Blocks gefüllt werden. Der erste Waschschrte erfolgte mit 500 μ L RPW-Puffer (Quiagen), gefolgt von zweimaligem Waschen in 500 μ L 95%-Ethanol und einmaligem Waschen in 500 μ L destilliertem Wasser, welches mit Tween versetzt war (auf 100 mL Wasser kommen 20 μ L

Tween). Der letzte Schritt war dann die Elution der DNA in 100 µL Wasser, welches mit AE-Puffer (Quiagen) versetzt war (auf 9 mL Wasser kommt 1 mL AE-Puffer). Die gelöste DNA konnte dann tiefgekühlt gelagert werden.

2.2.2 KASP-Analyse

Für die KASP-Analysen wurden jeweils 0,16 µL der beiden Vorwärtsprimer, 0,4 µL des gemeinsamen Rückwärtsprimers und 5 µL des KASP-Mastermixes (LGC Biosearch Technologies) zu 4,3 µL DNA-Probe pipettiert. Die Analyse wurde mit dem Bio-Rad CFX Connect Real-Time System vorgenommen. Die Proben wurden zuerst für 15 Min auf 95 °C erhitzt, dann folgte eine „touchdown“-PCR mit einer Starttemperatur von 61 °C. Diese Temperatur wurde 1 Min gehalten und dann wurde wieder für 20 Sek auf 94 °C erhitzt. In jedem weiteren Zyklus sank die Annealing-Temperatur jeweils um 0,6 °C bis sie 56,2 °C erreichte. Danach folgten 35 weitere PCR-Zyklen mit einer Annealing-Temperatur von 56,2 °C. Zuletzt las die Bio-Rad CFX Connect die Ergebnisse aus und gab sie mit dem Programm BIO-RAD CFX Manager 3.1 für eine weitere Auswertung aus.

2.3 Versuche

2.3.1 Feldversuche

In beiden Jahren, 2019 und 2020, wurden Feldversuche an der 'Kühnfeld Versuchsstation' der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg (51°29'46.47"N; 11°59'41.81"E) durchgeführt, um phänotypische Daten für die ausgewählten HIF-Paare zu sammeln. Im ersten Jahr fand der Versuch mit 25 HIF-Paaren (aus 18 verschiedenen HEB-Familien) statt, während für den Versuch im zweiten Jahr nur noch eine Selektion der 12 vielversprechendsten HIF-Paare (aus 9 HEB-Familien) ausgesät wurde. Beide Feldversuche wurden im März ausgesät, wobei die Düngung und der Pflanzenschutz entsprechend der lokalen Praxis durchgeführt wurden. Im Jahr 2019 wurde der Feldversuch in einem randomisierten vollständigen Blockdesign durchgeführt, das aus vier Blöcken bestand, von denen jeder eine randomisierte Wiederholung der ausgewählten HIF-Paare enthielt. Die Parzellen bestanden aus 3 Reihen (je 50 Samen) mit einer Länge von 1,5 m und einem Abstand von 0,15 m zwischen den Reihen. Die Parzellen hatten einen gleichmäßigen Abstand von 0,3 m. Der Feldversuch im Jahr 2020 wurde in sechs randomisierten Blöcken durchgeführt. Die Parzellen bestanden aus 8 Reihen mit einer Länge von 3,2 m, einem Abstand von 0,15 m zwischen den Reihen, 0,3 m zwischen den Parzellen und einer Aussaatmenge von 300 Samen pro m². In beiden Feldversuchen wurden die beiden Schwesterlinien eines jeden HIF-Paares zum Vergleich und zur Minimierung räumlicher Effekte immer nebeneinander gesät. Zusätzlich wurde der Eliteelter 'Barke' als Kontrolle in 27 Parzellen im Jahr 2019 und 11 Parzellen im Jahr 2020 angebaut.

2.3.1.1 Umwelten der Feldversuche

Die Wachstumsperiode war in beiden Jahren gleich lang, nur im Jahr 2020 erfolgte die Aussaat zwei Wochen später als im Jahr 2019 (4. März 2019 und 19. März 2020), da eine frühere Aussaat in 2020 aufgrund von zu viel Regen und nasser Böden nicht möglich war. Daher war die Reife der spätesten Linie in 2019 (von den Linien, die auch 2020 wiederholt wurden) zwei Wochen früher als 2020. Während der jeweiligen Wachstumsperioden der Feldversuche war die mittlere Temperatur im Jahr 2020 um 0,5 °C höher (13,4 °C), insbesondere im dritten Monat der Vegetationsperiode, in dem die Blüte begann, war die Temperatur im Jahr 2020 durchschnittlich 3 °C höher. Im letzten Monat der jeweiligen Vegetationsperiode war die Temperatur im Jahr 2019 jedoch fast 2 °C höher (21,3 °C) mit hohen Tagesdurchschnittstemperaturen von bis zu 29 °C. Im Jahr 2020 lag die höchste Tagesdurchschnittstemperatur bei 23,8 °C (Abbildung 4, Tabelle S4 in Zahn *et al.* (2023)).

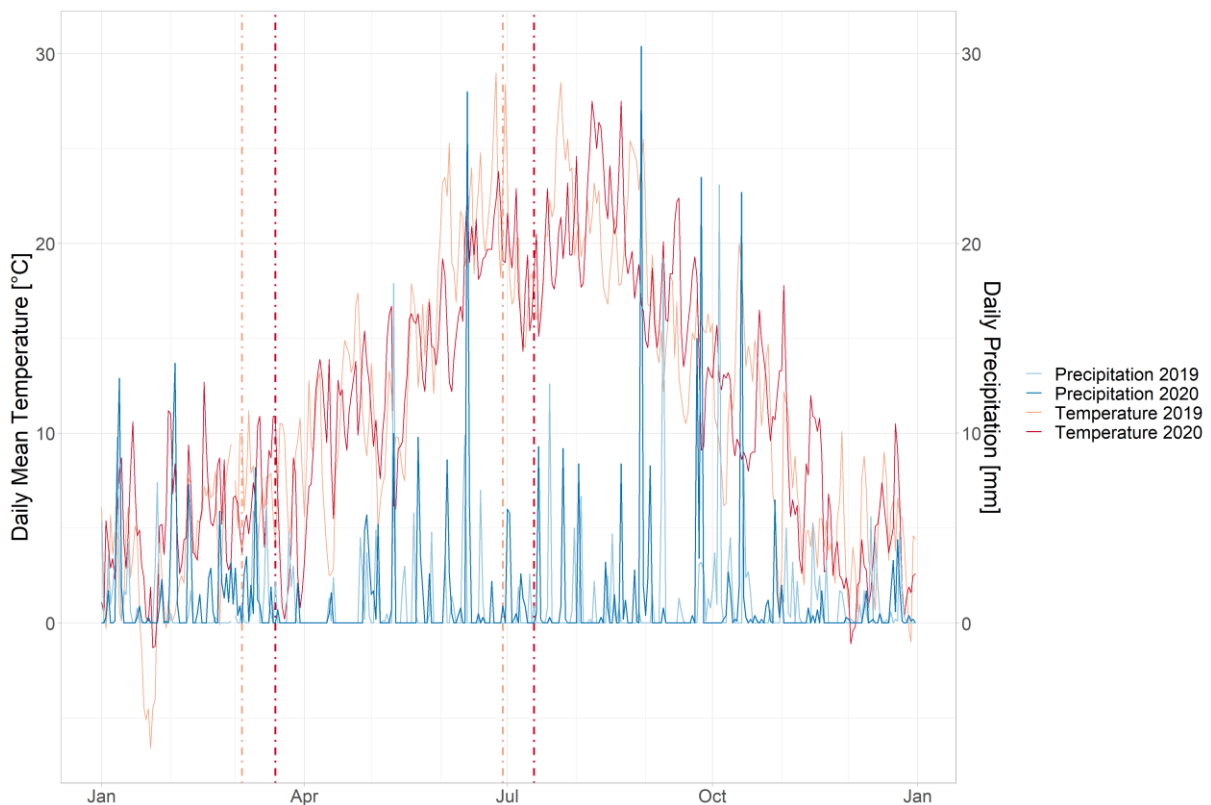


Abbildung 4 Wetter-Daten für 2019 und 2020 auf der Versuchsstation „Kühnfeld“ in Halle.

Entnommen aus Zahn *et al.* (2023). Temperatur und Niederschlag wird für beide Feldversuchsjahre getrennt dargestellt. Hell- und dunkelrote vertikale Linien zeigen die Vegetationsperiode des jeweiligen Jahres. Die exakten Werte für Temperatur und Niederschlag finden sich in Tabelle S4 in Zahn *et al.* (2023)).

Die Niederschlagssumme über die gesamte Wachstumsperiode war in beiden Jahren fast gleich hoch (ca. 127 mm). Während 2019 die Niederschläge im Frühjahr, direkt nach der Aussaat und gleichmäßig über den Sommer verteilt auftraten, gab es 2020 fast keinen Regen

im ersten Drittel der Vegetationsperiode und fast 50 % des Regens im letzten Monat der Vegetationsperiode (Abbildung 4, Tabelle S4 in Zahn *et al.* (2023)). Aufgrund der späteren Aussaat im Jahr 2020 war der Tag zu Beginn des Versuchs im Jahr 2020 eine Stunde länger, und der längste Tag (21. Juni) lag in der Vegetationsperiode 2019 später als im Jahr 2020, was zu einer größeren absoluten Tageslichtmenge im Jahr 2020 führte (kumulative Tageslänge (CDL): 1775:42 h in 2020 im Vergleich zu 1715:42 h in 2019, Tabelle S4 in Zahn *et al.* (2023)).

2.3.1.2 Phänotypdaten

In beiden Jahren wurden phänotypische Daten für verschiedene Entwicklungs- und Ertragsmerkmale erfasst (Tabelle 3). Für die Entwicklungsmerkmale SHO bis MAT wurden die Wachstumsgradtage (engl.: growing degree days, GDD) nach Gleichung (1) von McMaster und Wilhelm (1997) mit einer Basistemperatur von 0 °C berechnet. Die Entscheidung, für welches Merkmal Tage oder GDD verwendet wurde, basiert auf den jeweiligen geschätzten Wiederholbarkeiten (Rep) und Heritabilitäten (H^2) (siehe Kapitel 3.1.1).

Die Berechnung von Rep und H^2 wurde für alle HIF-Linien und Barke zusammen durchgeführt. Für die Entwicklungsparameter wurden Rep und H^2 sowohl für Tage als auch für GDD berechnet, um herauszufinden, für welche Einheit die bessere Rep/ H^2 vorliegt. Maurer *et al.* (2016) beschrieben, dass die Ursachen für bessere Rep/ H^2 für GDD ausgewählter Merkmale darin begründet sein können, dass die Pflanzenentwicklung und biochemische Prozesse temperaturabhängig sind. Insbesondere beim Vergleich verschiedener Jahre kann es daher sinnvoll sein, die GDD anstelle der Tage zu verwenden. Die Tage können die GDD übertreffen, wenn ein weiterer Temperaturanstieg das Pflanzenwachstum nicht mehr beeinträchtigt oder wenn die Pflanze ein kritisches physiologisches Stadium erreicht. Das beste Modell für die Vorhersage hängt also vom jeweiligen Entwicklungsstadium ab (McMaster, 1988). Folglich wurde für die weiteren Analysen zwischen den beiden Versuchsjahren die GDD für die Merkmale SEL und MAT und die Tage für die übrigen Entwicklungsmerkmale verwendet (Tabelle 3). Für die einjährige Auswertung in 2019 sind abweichend von Tabelle 3 alle Entwicklungsmerkmale in Tagen angegeben. Außerdem wurden die Merkmale BM und HI nur im ersten Versuchsjahr erfasst.

Tabelle 3 Liste evaluierter Merkmale in den Feldversuchen.

Abk. ^a	Merkmal	Einheit	Messmethode
SHO	Zeit zum Schossen	Tage	Anzahl Tage von der Aussaat bis der erste Knoten für 50% der Pflanzen einer Parzelle 1cm über der Bodenoberfläche bemerkbar ist (Z31; Zadoks <i>et al.</i> (1974)).
SEL	Dauer der Schossverlängerung	GDD	Zeit von SHO bis HEA
HEA	Zeit zum Ährenspitzen (Blüte)	Tage	Anzahl Tage von der Aussaat bis für 50% der Pflanzen einer Parzelle die Grannenspitzen des jeweiligen Haupttriebes erscheinen (Z49; Zadoks <i>et al.</i> (1974)).
RIP	Dauer der Reifephase	Tag	Zeit von HEA bis MAT
MAT	Reife	GDD	Anzahl Tage von der Aussaat bis zur Gelbreife; Korn ist hart und Fingernagelabdruck bleibt bei 50% der Pflanzen einer Parzelle (Z87; Zadoks <i>et al.</i> (1974)).
HEI	Pflanzenhöhe	cm	Durchschnittliche Höhe aller Pflanzen einer Parzelle bei der Reife; gemessen von der Bodenoberfläche bis zur Spitze der aufgerichteten Ähre (ohne Grannen).
EAR	Ähren pro m ²		Anzahl der Ähren pro Quadratmeter; gezählt mit einem repräsentativen 50cm-Rahmen in der Mitte einer Reihe der Parzelle und hochgerechnet auf einen m ² .
GNE	Kornzahl pro Ähre		Anzahl Körner pro Ähre, basierend auf einer repräsentativen Probe von 10 geernteten Ähren und gezählt mit dem MARVIN-Samenanalyse-Gerät (MARVITECH GmbH, Wittenburg, Deutschland).
TGW	Tausendkorngewicht	g	Gewicht von 1000 Körner; hochgerechnet nach der Ernte mithilfe des MARVIN-Samenanalyse-Geräts basierend auf einer repräsentativen Probe von 10 Ähren. Zuvor wurde das Saatgut gereinigt und Bruchkorn wurde aussortiert.
YLD	Berechneter Ertrag	dt/ha	Gesamtkornertrag, berechnet für jede Parzelle anhand der drei Ertragsparameter EAR, GNE und TGW und hochgerechnet auf dt/ha.
YLD2	Gemessener Ertrag	dt/ha	Gesamtkornertrag, gemessen für jede Parzelle; in 2019 mit der Hand und in 2020 mit dem Mähdrescher geerntet.
BM	Biomasse	g	Gewicht der gesamten Biomasse einer Parzelle (inklusive YLD2)
HI	Harvest Index		Verhältnis von gemessenem Ertrag (YLD2) zur Biomasse (BM)

^a Abkürzung der Merkmale.

2.3.2 Bildbasierte Phänotypisierung in kontrollierten Umgebungen

Um die *ELF3*-Effekte im Anschluss an die Feldversuche in einer kontrollierten Umgebung zu validieren, wurde ein Phänotypisierungsexperiment mit dem LemnaTec-System am Leibniz-Institut für Pflanzengenetik und Kulturpflanzenforschung (IPK) in Gatersleben durchgeführt. Ein HIF-Paar (10_190), die Sorte Bowman und zwei *elf3*-Mutanten mit Bowman-Hintergrund (BW289 und BW290, die die Allele *eam8.k* bzw. *eam8.w* tragen (Faure *et al.*, 2012; Zakhrabekova *et al.*, 2012)), wurden in 13-15 Wiederholungen pro Genotyp für 64 Tage

(Aussaat am 18. November 2019) unter Standardbedingungen mit Tag/Nacht-Temperaturen von 20°C/18°C und unter Langtag-Bedingungen (LD) mit 16h Licht und 8h Dunkelheit angebaut. Von jeder Pflanze wurden jeden Tag nach dem 8. Tag und alle zwei bis vier Tage nach dem 33. Tag RGB-Bilder in der Drauf- und Seitenansicht aufgenommen (automatisches Phänotypisierungssystem LemnaTec am IPK Gatersleben). Alle analysierten Wachstums- und Entwicklungsparameter wurden anhand dieser Bilder ausgewertet. Der Blühzeitpunkt wurde bestimmt, sobald bei der ersten Ähre die Grannenspitzen zu sehen waren. Um Daten für Pflanzenhöhe, -fläche und -volumen zu erhalten, wurde die Integrated Analysis Platform (IAP) Pipeline verwendet (Klukas *et al.*, 2014). Die Anzahl der Triebe wurde an Tag 64 manuell gezählt (alle Triebe wurden berücksichtigt). Außerdem wurden an Tag 64 die oberirdischen Teile der Pflanzen geerntet und das Frischgewicht mit einer elektronischen Waage gemessen. Das Trockengewicht wurde gemessen, nachdem das Pflanzenmaterial für 3 Tage bei 80 °C in einen Trockenofen gelegt worden war.

2.3.3 *Genexpressionsanalyse*

Um Unterschiede in der Genexpression zwischen den HIF-Schwesterlinien zu testen, wurden die HIF-Paare 10_003 und 10_190 sowie die Pflanzen von Bowman und BW290 für 16 Tage unter LD mit 16 Stunden Licht und 8 Stunden Dunkelheit, Tag-/Nachttemperaturen von 20°C/18°C und einer Lichtintensität von 300 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ angebaut. An Tag 17, beginnend mit dem Tageslicht (ZT00), wurden alle 4 Stunden Blattproben geerntet, wobei drei biologische Wiederholungen verwendet wurden. Die Gesamt-RNA wurde mit dem NucleoSpin RNA Plant Kit (Macherey-Nagel) isoliert, cDNA wurde mit dem PrimeScript RT Reagent Kit (Perfect Real Time, Takara Bio) synthetisiert, und quantitative Echtzeit-PCRs wurden auf einem AriaMx Real-Time PCR System (Agilent) mit Absolute Blue Low Rox Mix (Thermo Fisher Scientific) durchgeführt. Die Referenzgene *HvGAPDH* und *PTF* wurden zur Normalisierung verwendet. Die entsprechenden Primer-Sequenzen sind in Tabelle A4 beschrieben.

2.3.4 *Doppel-HIF-Experiment in kontrollierter Umgebung*

Um die Effekte der Doppel-HIFs auf die Entwicklungs- und Ertragsparameter zu testen, wurde ein Klimakammer-Versuch durchgeführt. Pro Linie wurden 10 Wiederholungen angesetzt und der Versuch wurde vollständig randomisiert. Die Pflanzen wuchsen bis zur Totreife bei kontrollierten Langtagbedingungen bei Tag/Nacht Temperaturen von 20 °C/18 °C bei 16 h Licht und 8 h Dunkelheit. Die Blattproben wurden im Dreiblattstadium genommen und die darauffolgende DNA-Extraktion erfolgte wie bereits beschrieben.

Die Phänotypisierung erfolgte wie bei den Feldversuchen (Tabelle 3), außer für EAR, TGW und YLD. Für EAR wurden alle Ähren der jeweiligen Pflanze gezählt und dann 300 Pflanzen pro m^2 angenommen, mit einer Keimfähigkeitsrate von 96 %, da dieser Wert auch für die

Aussaatstärkenberechnung 2020 genommen wurde. Für das TGW wurden alle vorhandenen Ähren geerntet (meist <10) und mithilfe des MARVIN-Samenanalyse-Geräts (MARViTECH GmbH, Wittenburg, Deutschland) auf das Gewicht von 1000 Körner hochgerechnet. YLD wurde aus dem ermittelten Gewicht der MARVIN-Analyse aller geernteten Körner einer Pflanze in dt/ha hochgerechnet. Hier entspricht also der gemessene Ertrag auch gleich dem geschätzten Ertrag (wie er in den Feldversuchen ermittelt wurde). Außerdem wurden keine GDD berechnet, da jeden Tag die gleiche Temperatur in der Klimakammer eingestellt war.

2.3.5 Analyse der zirkadianen Uhr unter kontrollierten Bedingungen

Die Analyse der zirkadianen Uhr erfolgte nach der Methode in Bdolach *et al.* (2019) mit der Hochdurchsatz-Phänotypisierungs-Plattform namens SensyPAM (SensyTIV, Aviel, Israel). SensyPAM ist ein kundenspezifisches System, das die Fluoreszenz-Messung von bis zu 240 Pflanzen möglich macht. Es befindet sich in einem Raum mit kontrollierter Temperatur und LED-Lampen (SolarSystem 550, California Lightworks, Canoga Park, CA). Für die Messung der zirkadianen Uhr wird die Fluoreszenz bei Dauerlicht über 3 Tage alle 2,5 Stunden gemessen. Die Anlage besteht aus einem großen Karussell, auf welches bis zu 14 Plastikschaalen passen, die alle 5 Minuten zwischen verschiedenen Kammern einschließlich Dauerlicht, Dunkeladaptation, Bilderfassung und Post-Bilderfassung zirkulieren. Von den Schalen können jedoch nur 10 genutzt werden, da das Karussell zwischen den Messungen stoppt (bei 10 Schalen entsprechend nach 50 Minuten) und sich dann 4 Schalen in den verschiedenen Kammern und somit nicht im Dauerlicht befinden. Die Schalen sind mit Wasser gefüllt und können jeweils bis zu 24 Pflanzen beinhalten. Diese befinden sich am Rand der Schalen, sodass die voll entwickelten oberen Blätter auf einen schwarzen Schwamm festgesteckt werden können. Um die einzelnen Pflanzen zu identifizieren, werden für jedes Blatt drei bis vier Blattregionen (areas of interest; AOI) in der SensyPAM-Software markiert, bevor das Experiment beginnt. Die Bilderfassungs-Kammer ist ausgestattet mit einer acA - 1920 - 40um CCD Kamera (Basler, Exton, PA, USA) mit einem 647 nm Langpass-Kantenfilter (engl. long-pass edge filter) (Semrock, Rochester, New York, USA) und einer LED-Leuchtplatte. Die LEDs sind königsblau (450 nm), rot-orange (630 nm), dunkelrot (engl. far-red) (740 nm) und kühl-weiß (450-700 nm; Typ REBEL, Lumiled, San Jose, CA, USA). Bevor die Bilderfassung stattfindet, befindet sich die Schale für zwei Schritte (10 Minuten) in der Dunkeladaptions-Kammer und für weitere 3 Minuten unter Dunkelheit in der Bilderfassungs-Kammer. Danach folgt der sogenannte PAM-Zeitplan, bei dem verschiedene Lichtpulse für die Analyse genutzt werden. Die exakten Fluoreszenz-Parameter sind in Tabelle 4 und die exakten Lichtdauern in Bdolach *et al.* (2019) in Tabelle S5 erläutert und in Abbildung 5 zusätzlich verbildlicht. Lichtpulse und -dauern sind ähnlich wie bei der Sättigungspulsmethode

(Schreiber, 2004), mit Sättigungsblitzen von $1.600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ und aktinischem Licht von $457 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Tabelle 4 Fluoreszenz-Parameter, die im SensyPAM-System im Rahmen von diesem Versuch gemessen bzw. berechnet wurden.

Symbol	Formel	Erklärung
F_0	gemessen	minimale Fluoreszenz im dunkeladaptierten Zustand
F_M	gemessen	maximale Fluoreszenz im dunkeladaptierten Zustand
F_P	gemessen	maximale Fluoreszenz während der Anfangsphase des Kautsky-Effekts
F_{tLn}	gemessen	momentane Fluoreszenz während der Lichtadaptation
F_{MLn}	gemessen	maximale Fluoreszenz während der Lichtadaptation
F_{tLss}	gemessen	Steady-State-Fluoreszenz bei Licht
F_{MLss}	gemessen	maximale Fluoreszenz im stationären Zustand bei Licht
NPQ_{Lss}	$(F_M - F_{MLss})/F_{MLss}$	nicht-photochemisches Quenching im Steady-State

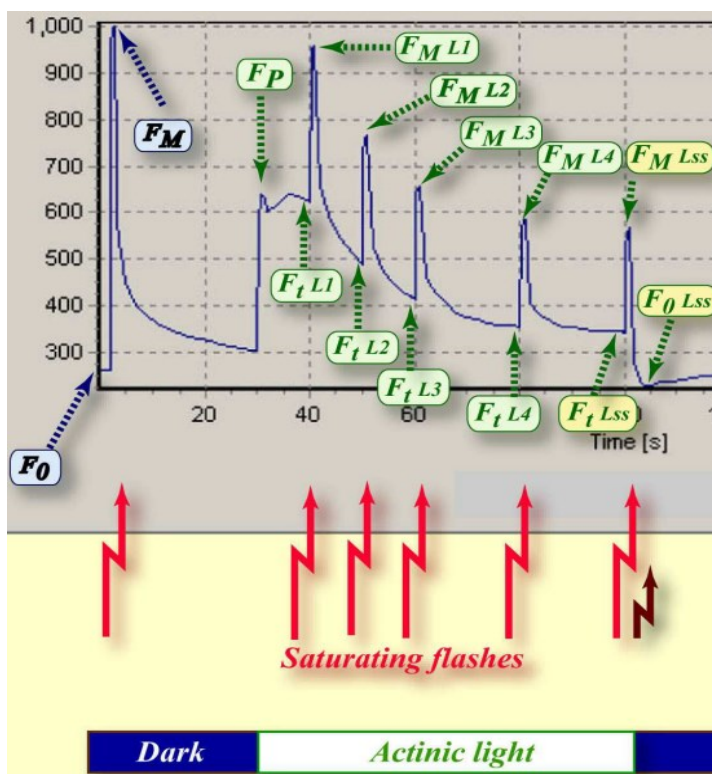


Abbildung 5 F-Parameter, die während der Dunkeladaptation und der anschließenden Lichtadaptation gemessen wurden.

(Auszug aus Abbildung 3 in Photon Systems Instruments). Die blauen Label markieren die Fluoreszenz-Werte, die im Dunkeln gemessen wurden, die grünen Label kennzeichnen die während der Lichtadaptation gemessenen Fluoreszenz-Werte und die gelben Label die stationären Fluoreszenz-Werte, die bei Dauerlicht erreicht werden. Hellrote Pfeile zeigen den Zeitpunkt der Lichtblitze an. Die einzelnen Parameter werden in Tabelle 4 erläutert.

Für die Versuche wurden die Pflanzen unter 14 h Licht und 10 h Dunkelheit bei einer konstanten Temperatur von 20-22 °C für etwa 4 Wochen bis zum 4-Blatt-Stadium wachsen gelassen und dann in die SensyPAM-Anlage transferiert, wo jeweils das dritte Blatt für die Messung fixiert wurde. Dieselbe Pflanze (und auch dasselbe Blatt) wurde einmal unter Optimal-Bedingungen (OT; 22 °C) und ein zweites Mal unter hoher Temperatur (HT, 32 °C) gemessen. Zwischen der OT- und HT-Messung wurde die Tageslänge für 2 Nächte auf 14/10 h Licht/Dunkelheit zurückgestellt, wobei die Temperatur am zweiten Tag langsam auf 32 °C erhöht wurde. Jede HIF-Linie wurde bei jeder Temperatur in 12 Wiederholungen in 3 verschiedenen Experimenten gemessen, wobei jede HIF jedoch nur in einem der drei Versuche vorkam. Die Experimente starteten am 21.11.2021, 18.03.2022 und 26.04.2022 und die Schwesterlinien wurden jeweils zusammen auf einer Schale angeordnet. Für die Analyse der Uhr wurden die Steady-State-Werte des nicht-photochemischen Quenching (NPQ) unter aktinischem Licht berechnet ($NPQ_{LSS} = (F_m - F_{mLSS})/F_{mLSS}$) und wie bereits in Bdolach *et al.* (2019) nach der Abweichung des Mittelwerts der einzelnen Versuchsrunden vom Gesamtmittelwert der gesamten Runden normalisiert. Die Periode der zirkadianen Uhr, Amplitude, Phase und Amplitudenfehler wurden mithilfe der BioDare2 Website (<https://biodare2.ed.ac.uk>) extrahiert und werden als Durchschnittswert der AOIs angegeben. Die Phase bezieht sich hierbei auf den Zeitpunkt des ersten Peaks und der Relative Amplituden Fehler (RAE) ist der Wert der Amplitudenfehlerschätzung geteilt durch den Amplitudenwert. Die Eingabedaten wurden auf "cubic dtr" eingestellt und die "MFourFit" wurde als Analysemethode verwendet (Zielinski *et al.*, 2014).

Um die $ELF3_{Hsp}$ -Effekte zu analysieren wurden die Ergebnisse dann für *Hsp*- und *Hv*-tragende Geschwisterlinien miteinander verglichen, sowohl unter OT- als auch unter HT-Bedingungen. Gleichzeitig sollten Unterschiede im Temperaturverhalten analysiert werden, in dem das Verhalten der jeweiligen Allel-tragenden Linien (*Hsp* bzw. *Hv*) unter OT mit dem jeweiligen Verhalten unter HT verglichen wurde. Andererseits wurde zur Beurteilung der Robustheit bzw. Plastizität dieser Rhythmen bei hohen Temperaturen das Delta durch Subtraktion des Mittelwerts für OT von dem für HT jeweils für die Periode, Amplitude und Phase subtrahiert. Ausreißer wurden bei einem 1,5-fachen Interquartilsabstand (engl.: „interquartile range“, IQR) definiert und entfernt.

2.4 *ELF3*-Kodierungs- und Proteinsequenz

Die genomische Sequenz von *ELF3* wurde mit Ex Taq DNA Polymerase (Takara Bio, Kusatsu, Shiga, Japan) in voller Länge aus den ursprünglichen Wildgersten-Donoren, Barke, Bowman und BW290, amplifiziert. Die gereinigten Amplikons wurden Eurofins Genomics (Ebersberg, Deutschland) zur Dideoxy-Sequenzierung geschickt. Fünf bis sechs überlappende Fragmente

wurden zusammengesetzt, und die kodierende Sequenz wurde dann durch Sequenzalignment mit der publizierten *ELF3*-Sequenz der Sorte Igri (Genbank-Akzessions-Nummer HQ850272; Faure *et al.* (2012)) ermittelt. Anschließend wurden die Proteinsequenzen mit dem Online-Übersetzungs-Programm ExPASy (Gasteiger *et al.*, 2003) ermittelt. Darüber hinaus wurden die Promotorregionen von *ELF3* in den HIF-Schwesterlinien von 10_190 sequenziert. Dazu wurde genomische DNA mit ALLin™ RPH Polymerase von highQu (<https://www.highqu.com/ALLin-RPH-Polymerase/HLE0101>) amplifiziert und mit dem Thermo Scientific™ GeneJET PCR Purification Kit (<https://www.thermofisher.com/order/catalog/product/K0701>) gereinigt, bevor sie ebenfalls von Eurofins Genomics (<https://eurofinsgenomics.eu/en/custom-dna-sequencing/eurofins-services/tubeseq-service/>) nach Sanger sequenziert wurde. Die für die PCR und Sequenzierung verwendeten Primer sind im Anhang (Tabelle A5, A6 und A7) aufgeführt.

Die Struktur von Barke *HvELF3* wurde mit dem Exon-Intron Graphic Maker (Bhatla, 2012) visualisiert, der unter <http://wormweb.org/exonintron> (Zugriff am 29. November 2021) verfügbar ist. Das AtELF3-Protein (Col-0) wurde unter <https://www.arabidopsis.org/AT2G25930>, (The Arabidopsis Information Resource (TAIR)), Zugriff am 29. November 2021) abgerufen und drei AtELF3-Proteindomänen wurden gemäß Nieto *et al.* (2015) definiert. Für das Alignment mit AtELF3 wurde Barke ELF3 erhalten wie bereits oben beschrieben und die Morex ELF3 Sequenz aus der Morex Referenzsequenz v2 (Monat *et al.*, 2019) gewonnen. Das Alignment der AtELF3- und HvELF3-Sequenzen (von Barke/Morex) erfolgte mit MAFFT Version 7 (Kato *et al.*, 2019; Kuraku *et al.*, 2013), verfügbar unter <https://mafft.cbrc.jp/alignment/server/> (Zugriff am 29. November 2021) und anschließend wurden die entsprechenden HvELF3-Proteindomänen identifiziert.

Zum Vergleich der kodierenden Sequenzvariation in den HEB-25-Wilddonoren mit bereits in der Literatur beschriebenen Variationen wurden *ELF3*-kodierende Sequenzen aus Xia *et al.* (2017) sowie aus NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>, Zugriff am 4. Mai 2022) und Jayakodi *et al.* (2020) extrahiert, wobei die IPK Galaxy Blast Suite (<https://galaxy-web.ipk-gatersleben.de/>, Zugriff am 4. Mai 2022) verwendet wurde. Die Bestimmung der *ELF3*-Haplotypen auf der Grundlage der Exon-Sequenzen erfolgte mit dem "haplotypes"-Paket in R.

2.5 *ELF3*-Proteinsequenz/-struktur-Analyse

Für die globale Strukturvorhersage wurde eine lokale Installation von AlphaFold v2.1.0 (Jumper *et al.*, 2021) mit `max_template_date=2021-10-12` und `model_preset=monomer_ptm` verwendet. Die Ergebnisse wurden mit einem internen Python-Skript analysiert (auf Anfrage erhältlich). Um strukturelle Homologe zu identifizieren, wurde der BLASTp-Webserver mit der Datenbank "Protein Data Bank proteins (pdb)" und den *ELF3*-Untersequenzen

"SSRGSELQWSSAASSPFDRQ" und "SSRGSELQGSSAASSPFDRQ" verwendet. Die abgeleiteten Treffer wurden mit einem hauseigenen PyMOL-Skript (auf Anfrage erhältlich) hinsichtlich ihrer strukturellen Vollständigkeit (mindestens 5 Aminosäuren in der pdb-Datei) und ihrer annotierten Sekundärstruktur analysiert. Das Weblogo wurde mit dem Berkley-Weblogo-Webserver (Crooks *et al.*, 2004) erstellt. Für die Disorder-Analyse (engl. für Unordnung) wurden die Aminosäuresequenzen der Gerstenhomologe aus den annotierten Arabidopsis-Proteinen mit BLASTp identifiziert. Eine lokale Installation der MobiDB-lite-Suite (Necci *et al.*, 2017) wurde verwendet, um den Unordnungsgehalt der abgeleiteten Sequenzen vorherzusagen.

2.6 Statistische Analysen

Alle statistischen Analysen wurden entweder mit SAS 9.4 (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA) oder R 3.4.3 (R Development Core Team, Wien, Österreich) durchgeführt. Grundlegende deskriptive Statistiken und vergleichende Statistiken zwischen HIF-Schwesterlinien wurden in R mit der `compare_means`-Methode ANOVA berechnet. SAS PROC HP MIXED wurde zur Schätzung der besten linearen unvoreingenommenen Schätzer (engl. best linear unbiased estimators, BLUEs) verwendet, wobei feste Genotyp- und Blockeffekte in einem linearen gemischten Modell angenommen wurden. Die Pearson-Korrelationskoeffizienten wurden mit dem CORRGRAM-Paket in R berechnet. BLUEs wurden für die Berechnung der Korrelation von Merkmalen über die Jahre hinweg verwendet und individuelle Werte wurden für die Korrelation von Merkmalen innerhalb eines Jahres verwendet.

Wiederholbarkeiten (engl. repeatability, Rep) für jedes Jahr und Heritabilitäten (engl. broad-sense heritabilities, H^2) wurden wie folgt berechnet

$$Rep = \frac{V_G}{V_G + \frac{V_F}{r}} \quad \text{und} \quad H^2 = \frac{V_G}{V_G + \frac{V_{GY}}{y} + \frac{V_F}{yr}},$$

wobei V_G , V_{GY} und V_F jeweils den Varianzkomponenten Genotyp, Genotyp \times Jahr und der Fehlervarianzkomponente entsprechen. Die Begriffe y und r stehen für die Anzahl der Jahre bzw. der Wiederholungen. Bei der Schätzung der Varianzkomponenten mit der SAS-Prozedur PROC VARCOMP wurde davon ausgegangen, dass alle Effekte zufällig sind. Außerdem wurde für jedes Merkmal eine ANOVA durchgeführt, um auf signifikante Genotyp- und Jahreseffekte sowie auf signifikante Genotyp \times Jahr-Interaktionen zu testen.

Für den bildbasierten Versuch wurde eine paarweise ANOVA mit SAS durchgeführt, um auf signifikante Merkmalsauswirkungen zwischen Bowman und den beiden Mutanten sowie zwischen den beiden HIF-Schwesterlinien von 10_190 für Pflanzenhöhe, -fläche und -volumen zu testen. Für die Merkmale Blühzeitpunkt, Anzahl der Triebe, Frischgewicht und Trockengewicht wurde ebenfalls eine paarweise ANOVA zwischen allen fünf Genotypen

durchgeführt, um auf signifikante Unterschiede zu testen. Die Unterschiede in der Genexpression zwischen Bowman und BW290 oder zwischen HIF-Schwesterlinien zu jedem Zeitpunkt wurden mit einem zweiseitigen Student's *t*-Test unter Verwendung von GraphPad QuickCalcs (<http://graphpad.com/quickcalcs/>) auf Signifikanz analysiert. Für den Vergleich der Linien im SensyPAM-Versuch wurde zudem ein gemischtes Modell gewählt (beinhaltet Temperatur, Linie und Temperatur x Linie).

3 Ergebnisse

3.1 Ergebnisse der Feldversuche

In den Jahren 2019 und 2020 wurde jeweils ein Feldversuch mit den generierten HIF-Paaren durchgeführt. Während im Jahr 2019 25 HIF-Paare aus 18 verschiedenen HEB-Familien untersucht wurden, wurde im Folgejahr nur eine daraus selektierte Auswahl der vielversprechendsten 12 HIF-Paare (aus 9 HEB-Familien) untersucht (siehe Kapitel 4.1.1 für eine Begründung der Selektion). Zusätzlich wurde das Merkmal Biomasse und somit auch der Harvest Index im zweiten Versuchsjahr nicht mehr erfasst bzw. berechnet (Erklärung hierfür in Kapitel 4.1.1). Da außerdem eine jahresweise Analyse durchgeführt wurde (Begründung hierfür in Kapitel 4.1.2), werden die Ergebnisse in 2019 und 2020 unterschieden, wobei in 2019 noch zwischen einjährig und zweijährig untersuchten HIFs unterschieden wird. Einerseits wurde die deskriptive Statistik berechnet (Tabelle 5), jeweils über alle Linien in 2019, über die aus 2019 sich in 2020 wiederholenden Linien und über alle Linien in 2020. Andererseits wurde die Leistungsfähigkeit für jede HIF-Linie und der Unterschied zwischen den HIF-Schwesterlinien, die das wilde $ELF3_{Hsp}$ - bzw. das Elite- $ELF3_{Hv}$ -Allel tragen, berechnet (Tabelle A8), worin das eigentliche Interesse dieser Studie liegt. Darüber hinaus findet sich die deskriptive Statistik für jede einzelne Linie für die zweijährig analysierten HIFs und Merkmale in Tabelle S10 in Zahn *et al.* (2023) und für zusätzliche Linien (HIF12_001 und einjährige Linien aus 2019) bzw. zusätzliche Merkmale (YLD2, BM, HI) im Anhang (Tabelle A9). Der Vollständigkeit halber ist auch die Datenanalyse über beide Jahre hinweg im Anhang präsentiert (Abbildung A1, Tabelle A8).

3.1.1 Statistische Analysen

Das Stadium SHO wurde im Jahr 2019 für die HIF-Linien im Mittel nach 69,30 Tagen (bzw. 67,79 Tagen für alle Linien) erreicht, während dies in 2020 nach 58,35 Tagen der Fall war (Tabelle 5). Für Barke waren das entsprechend 69,52 bzw. 59,55 Tage. Die Variation betrug 7,22-7,59 % und für Barke 2,17-2,53 %. Das Stadium HEA wurde von den HIF-Linien 2019 nach 83,56 Tagen (bzw. 82,72 Tagen für alle Linien) erreicht und in 2020 nach 72,16 Tagen, wodurch SEL 14,26 (bzw. 14,94) und 13,81 Tage dauerte. Barke erreichte HEA nach 84,96 bzw. 72,55 Tagen und somit dauerte SEL 15,44 bzw. 13,00 Tage. Die Variation lag für HEA zwischen 4,09 und 4,99 %, und für SEL zwischen 16,51 und 22,89 %, während diese Werte für Barke zwischen 0,89 und 1,89 bzw. 9,59 und 10,85 % lagen (Tabelle 5).

Tabelle 5 Deskriptive Statistiken für alle untersuchten Merkmale auf der Grundlage der besten linearen unverzerrten Schätzungen (BLUEs) für beide Jahre getrennt.

Merkmals	Einheit	Jahr	N ^{a)}	Mittelwert ^{b)}	SD ^{c)}	Min ^{d)}	Max ^{e)}	CV ^{f)}	Barke Mittelwert ^{g)}	Barke CV ^{h)}	Rep ⁱ⁾		
SHO	Tage	2019	200	67,79	5,39	55,00	78,00	7,95	69,52	2,53	0,967		
			96	69,30	5,00	59,00	78,00	7,22			0,964		
		2020	142	58,35	4,43	48,00	65,00	7,59			0,981		
	GDD		2019	96	640,99	50,15	547,60	747,35			7,82	641,97	2,58
		142		547,00	54,41	426,10	640,05	9,95			556,60	3,40	0,979
		2020	142	197,91	34,20	127,20	317,75	17,28			191,43	11,45	0,734
SEL	Tage		2019	200	14,94	3,42	7,00	23,00	22,89	15,44	9,59	0,926	
		96		14,26	2,87	9,00	20,00	20,13	0,908				
		2020	142	13,81	2,28	9,00	24,00	16,51	0,620				
	GDD		2019	96	185,41	30,73	124,30	256,35	16,57			205,81	6,81
		142		197,91	34,20	127,20	317,75	17,28	191,43			11,45	0,734
		2020	142	197,91	34,20	127,20	317,75	17,28	191,43			11,45	0,734
HEA	days		2019	200	82,72	4,13	66,00	89,00	4,99	84,96	0,89	0,990	
		96		83,56	3,42	75,00	89,00	4,09	0,987				
		2020	142	72,16	4,37	61,00	80,00	6,06	0,977				
	GDD		2019	96	826,40	50,59	696,10	913,40	6,12			847,79	1,21
		142		744,91	66,04	579,15	861,65	8,87	748,03			3,04	0,961
		2020	142	744,91	66,04	579,15	861,65	8,87	748,03			3,04	0,961
RIP	Tage		2019	200	29,89	3,10	24,00	41,00	10,37	29,74	4,81	0,925	
		96		29,38	3,16	24,00	36,00	10,76	0,938				
		2020	142	35,93	3,31	27,00	44,00	9,21	0,743				
	GDD		2019	96	595,88	51,89	500,20	703,80	8,71			616,17	4,92
		142		666,31	54,83	503,15	779,20	8,23	703,93			6,45	0,648
		2020	142	666,31	54,83	503,15	779,20	8,23	703,93			6,45	0,648
MAT	Tage		2019	200	112,61	2,45	102,00	117,00	2,18	114,70	1,20	0,854	
		96		112,94	1,80	108,00	116,00	1,59	0,805				
		2020	142	108,09	3,81	101,00	116,00	3,52	0,930				
	GDD		2019	96	1422,28	42,72	1312,75	1490,05	3,00			1463,96	2,12
		142		1411,22	71,78	1272,85	1551,20	5,09	1451,96			2,81	0,935
		2020	142	1411,22	71,78	1272,85	1551,20	5,09	1451,96			2,81	0,935
HEI	cm		2019	200	76,53	12,68	55,00	106,00	16,57	74,81	3,85	0,978	
		96		76,03	11,83	55,00	103,00	15,56	0,979				
		2020	142	66,32	7,11	54,00	82,00	10,72	0,910				
	EAR		2019	200	1035,73	224,06	466,67	1946,67	21,63			1009,88	20,58
		96		1022,64	210,34	493,33	1546,67	20,57	0,386				
		2020	142	566,20	173,76	280,00	1440,00	30,69	0,841				
GNE	2019		200	21,33	4,21	4,40	28,50	19,74	26,35	5,01	0,973		
		96	21,64	3,40	14,70	28,50	15,71	0,959					
	2020	142	15,82	3,42	9,10	23,30	21,61	0,955					
TGW		2019	200	44,06	4,20	33,72	54,53	9,53			47,87	4,39	0,872
	96		44,61	4,22	35,68	54,53	9,46	0,884					
	2020	142	44,07	4,91	31,69	57,64	11,14	0,915					
YLD		2019	200	95,79	25,82	28,68	188,75	26,96	127,43	21,49			0,665
	96		97,58	22,85	48,76	165,36	23,42	0,565					
	2020	142	38,78	12,79	15,08	110,73	32,98	0,790					
YLD2		2019	200	70,70	18,60	18,45	122,80	26,31			87,46	12,38	0,907
	96		70,73	17,77	25,09	111,72	25,12	0,920					
	2020	118	14,73	5,18	2,33	24,93	35,19	0,979					
BM		2019	200	1147,69	187,34	444,48	1660,86	16,32	1242,42	10,18			0,831
	96		1142,88	221,50	444,48	1483,21	19,38	0,887					
	2020	200	1147,69	187,34	444,48	1660,86	16,32	0,831					
HI		2019	200	0,41	0,07	0,11	0,52	17,07			0,47	5,36	0,944
	96		0,42	0,05	0,25	0,52	12,91	0,960					
	2020	200	0,41	0,07	0,11	0,52	17,07	0,944					
96		0,42	0,05	0,25	0,52	12,91	0,960						

a) Anzahl der Beobachtungen. Für 2019 einmal für alle Linien des ersten Versuchsjahres (nur in Tagen) und dann für Linien in 2019, die in 2020 nochmal wiederholt wurden (Tage und GDD), zur besseren Vergleichbarkeit mit den Ergebnissen aus 2020. b) Arithmetisches Mittel. c) Standardabweichung. d) Minimum. e) Maximum. f) Variationskoeffizient in %. g) Arithmetisches Mittel der Barke-Referenz. h) Variationskoeffizient für Barke in %. i) Wiederholbarkeit der HIF-Linien und Barke.

Die Reife MAT wurde 2019 nach 112,94 (bzw. 112,61) Tagen erreicht und in 2020 nach 108,09 Tagen, was die Reifephase RIP in 2019 29,38 (bzw. 29,89 Tage) und 2020 35,93 Tage lang machte. Barke war nach 114,70 bzw. 110,18 Tagen reif und hatte somit eine RIP von 29,74 bzw. 37,64 Tagen. Variation lag für MAT zwischen 1,59 und 3,52 % und für RIP zwischen 9,21 und 10,76 %. Für Barke lag die Variation zwischen 1,20 und 2,11 bzw. 4,81 und 7,07 % (Tabelle 5).

Die Pflanzhöhe betrug 2019 im Mittel für die HIF-Linien 76,03 (bzw. 76,53) cm und 2020 66,32 cm mit einer Variation von 10,72-16,57 % (Tabelle 5). Barke erreichte eine Höhe von 74,81 bzw. 63,09 cm mit einer Variation von 3,85 und 5,23 %. Die Ähren pro m² erreichten 2019 im Mittel einen Wert von 1022,64 (bzw. 1035,73) und 2020 von 566,20 mit einer Variation von 20,57 bzw. 30,69. Barke erreichte entsprechend 1009,88 bzw. 596,36 Ähren pro m³ mit einer Variation von 20,58 bzw. 22,80. Die Körner pro Ähre betragen 2019 im Schnitt 21,64 (bzw. 21,33) und 2020 15,82 mit einer Variation von 15,71 bzw. 21,61, während Barke im Schnitt 26,35 bzw. 20,85 Körner pro Ähre mit einer Variation von 5,01 bzw. 7,00 % entwickelte. Das TGW betrug 2019 für die HIF-Linien 44,61 g (bzw. 44,06 g) und 2020 44,07 g (die Variation betrug 9,53-11,14 %) und für Barke 47,87 g bzw. 48,70 g (die Variation betrug 4,39 bzw. 3,88 %). Der errechnete Ertrag erreichte für die HIF-Linien 2019 Werte von 97,58 dt/ha (bzw. 95,79 dt/ha) und 2020 von 38,78 dt/ha mit einer Variation von 23,42-32,98 %. Barke erzielte einen Ertrag von 127,43 dt/ha bzw. 60,73 dt/ha mit einer Variation von 21,49 bzw. 24,98 %. Der gemessene Ertrag lag für die HIF-Linien mit 70,73 dt/ha (bzw. 70,70 dt/ha) in 2019 und 14,73 dt/ha in 2020 darunter. Die Variation betrug hier 25,12 bis 35,19 %. Barke erzielte einen gemessenen Ertrag von 87,46 bzw. 36,74 dt/ha mit einer Variation von 12,38 bzw. 15,30 %. Biomasse und Harvest Index wurden nur 2019 ermittelt und betragen hier für alle Linien 1147,69 g bzw. 0,41 mit einer Variation von 16,32 bzw. 17,07 %, während für Barke eine BM von 1242,42 g und ein HI von 0,47 mit einer Variation von 10,18 bzw. 5,36 % erreicht wurde (Tabelle 5).

Aufgrund der höheren Wiederholbarkeiten und Heritabilitäten (Tabelle 6) wurden für die folgenden Analysen die Einheit GDD für die Merkmale SEL und MAT und die Einheit Tage für die übrigen Entwicklungsmerkmale verwendet (ausführlichere Erläuterungen dazu finden sich im Kapitel 2.3.1.2).

Tabelle 6 Wiederholbarkeiten (Rep) und Heritabilitäten (H^2) in den Feldversuchen.

Merkmal	Einheit	Rep 2019 alle Linien	Rep 2019 ^{a)}	Rep 2020 ^{a)}	H^2
SHO	days	0,967	0,964	0,981	0,922
	GDD	0,964	0,959	0,979	0,915
SEL	days	0,926	0,908	0,620	0,537
	GDD	0,935	0,911	0,734	0,680
HEA	days	0,990	0,987	0,977	0,928
	GDD	0,990	0,987	0,961	0,912
RIP	days	0,925	0,938	0,743	0,803
	GDD	0,788	0,870	0,648	0,711
MAT	days	0,854	0,805	0,930	0,745
	GDD	0,853	0,811	0,935	0,763
HEI	cm	0,978	0,979	0,910	0,629
EAR	n	0,445	0,386	0,841	0,688
GNE	n	0,973	0,959	0,955	0,915
TGW	g	0,872	0,884	0,915	0,922
YLD	dt/ha	0,665	0,565	0,790	0,851
YLD2	dt/ha	0,907	0,920	0,979	0,671
BM		0,831	0,887		
HI		0,944	0,960		

^{a)} Nur Linien, die in beiden Versuchsjahren vorkamen.

Die Wiederholbarkeiten lagen meist bei $>0,8$ außer bei SEL2020 (0,734), RIP2020 (0,743), EAR2019 (0,386 bzw. 0,445) und YLD in 2019 (0,565 bzw. 0,665) und 2020 (0,79) (Tabelle 6). Heritabilitäten waren meist $>0,75$ (0,763-0,928) außer für SEL (0,680), HEI (0,629), EAR (0,688) und YLD (0,671) (Abbildung 6, Tabelle 6), während Korrelationen zwischen den Jahren meist $>0,6$ (0,66-0,87) waren außer für SEL (0,57), EAR (0,53), YLD (0,42) und YLD2 (0,15), wovon bis auf YLD2 alle Korrelationen signifikant waren. Die höchste Heritabilität und Korrelation war für HEA (Abbildung 6). Eine ANOVA ergab zudem signifikante ($p < 0,001$) Effekte für Genotyp und Jahr sowie für die Genotyp \times Jahr-Interaktion, außer für TGW zwischen den beiden Jahren und EAR, TGW und YLD für die Genotyp \times Jahr-Interaktion (Abbildung 6, Tabelle A10).

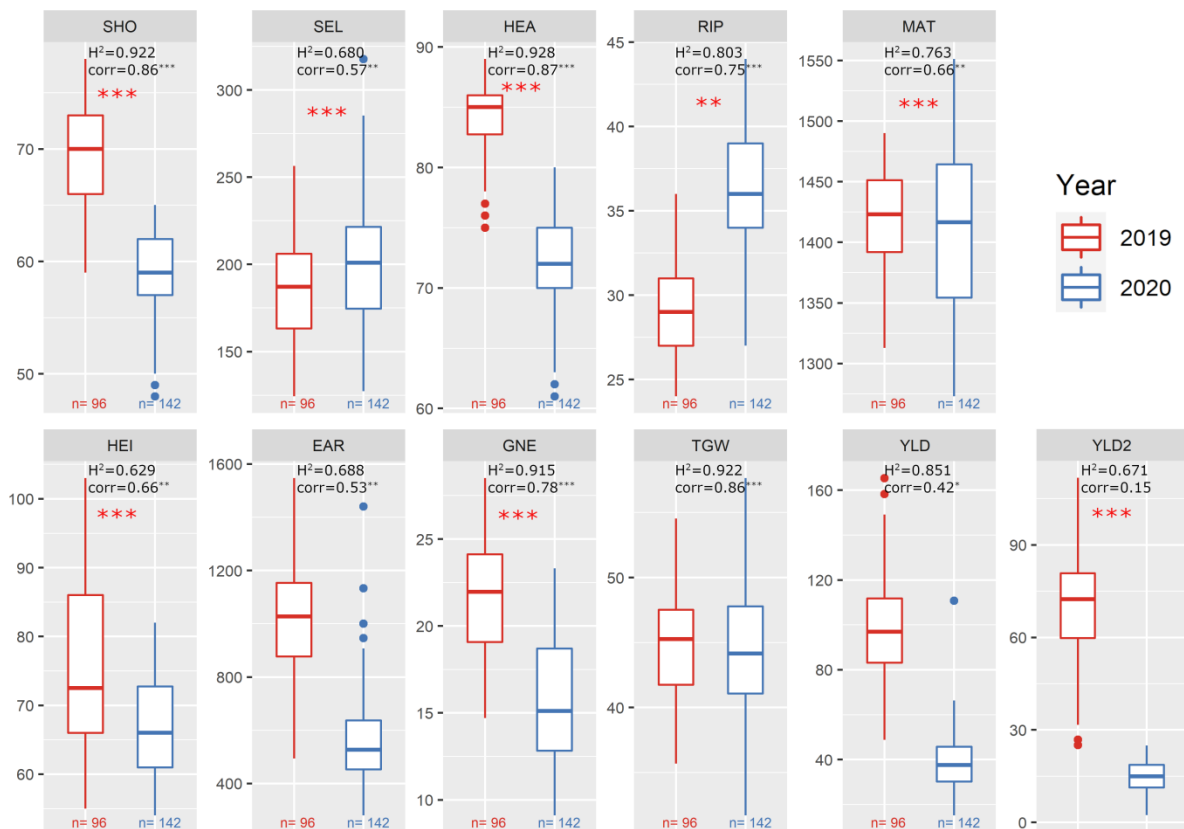


Abbildung 6 Vergleich aller untersuchten Merkmale zwischen 2019 und 2020.

Die Einheiten für jedes Merkmal finden sich in Tabelle 3. Die Heritabilität (H^2) für die Merkmale und die Korrelation (corr) der Merkmale zwischen den Jahren sind angegeben. Rote Sternchen weisen auf eine signifikante ANOVA für die Interaktion Genotyp \times Jahr hin (* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$ und *** $p < 0,001$).

Weiterhin wurden Pearson-Korrelationskoeffizienten (r) von Merkmalen auch für beide Jahre getrennt berechnet (Abbildung 7). Die höchsten Korrelationen wurden für SHO und HEA mit $r_{2019}=0,81$ und $r_{2020}=0,86$ gefunden. Für SHO \times MAT und HEA \times MAT lagen die Korrelationen bei 0,31 und 0,41 in 2019 und 0,65 und 0,67 in 2020. Die Korrelation zwischen SEL und HEA war 2020 mit 0,56 höher als 2019 (0,34) und größer als mit SHO (0,07 bzw. -0,26). Bei RIP war die Korrelation 2019 mit -0,81 für HEA größer als 2020 (-0,52) und größer als für MAT (0,20 in 2019 und 0,28 in 2020). HEI19 wies die höchste Korrelation mit SEL auf (0,64), während HEI20 etwa die gleiche Korrelation mit SEL und HEA aufwies (0,49 bzw. 0,54). Bei den Ertragsparametern EAR, GNE und TGW waren die Korrelationen untereinander und auch mit anderen Merkmalen $\leq |0,5|$, außer bei HEA19 \times GNE19 (0,60), HEI19 \times TGW19 (0,56) und EAR20 \times HEA20 (-0,57). Es fällt auf, dass die Korrelationen für EAR und GNE \times TGW 2020 größer waren als 2019 und EAR und Pflanzenentwicklung 2020 stärker negativ korreliert waren, sowie GNE und Pflanzenentwicklung in 2019 stärker positiv korreliert waren. Die Korrelationen von YLD mit anderen Merkmalen waren $< |0,5|$, außer für die Ertragsparameter, aus denen YLD berechnet wird. YLD2 korrelierte mit $< 0,35$ mit den Ertragsparametern, aber 2019 mit 0,52 mit RIP. Zusätzlich korrelierten YLD und YLD2 2019 mit 0,31 und 2020 mit 0,44.

Beim Vergleich verschiedener *ELF3*-Allel-tragenden Linien (Abbildung 7B) ist zu erwähnen, dass die Korrelation zwischen HEA und YLD bei den *ELF3_{Hv}*-tragenden Linien 0,23 in 2019 und -0,37 ($p < 0,01$) in 2020 betrug, während es bei den *ELF3_{Hsp}*-tragenden Linien 0,07 in 2019 und -0,24 in 2020 betrug und allgemein viele unterschiedliche Korrelationen zwischen den Allelen und Jahren zu finden waren.

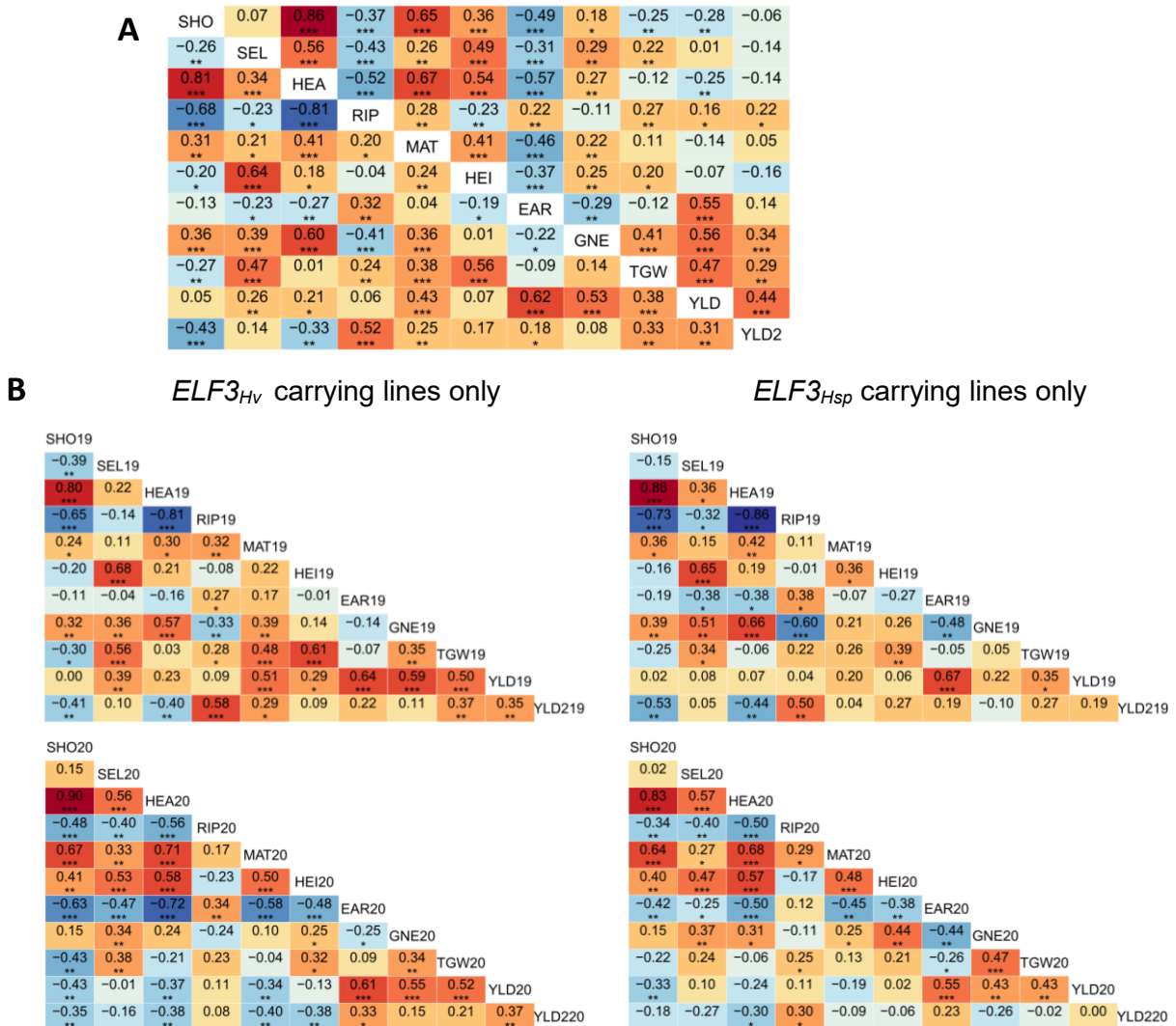


Abbildung 7 Pearson-Korrelationen zwischen (A) allen Merkmalen in 2019 (unten links) und 2020 (oben rechts) und (B) *ELF3_{Hv}* (links) und *ELF3_{Hsp}* (rechts) tragenden Geschwisterlinien separat für 2019 und 2020.

Sternchen zeigen signifikante Korrelationen zwischen den jeweiligen Merkmalen (* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$ und *** $p < 0,001$).

3.1.2 Vergleich der HIF-Geschwisterlinien

Zwischen den jeweiligen HIF-Schwesterlinien, die das wilde *ELF3_{Hsp}*- bzw. das Elite-*ELF3_{Hv}*-Allel tragen, wurde der Unterschied für alle Merkmale berechnet, wobei sowohl in 2019 (Abbildung 8, Tabelle 7) als auch in 2020 (Abbildung 9, Tabelle 8) signifikante Effekte des *ELF3_{Hsp}*-Alleles im Vergleich zum *ELF3_{Hv}*-Allel festgestellt werden konnten.



Abbildung 8 Merkmalsunterschiede zwischen den beiden Schwesterlinien eines HIF-Paares ($ELF3_{Hsp}$ im Vergleich zu $ELF3_{Hv}$) für alle Linien und Merkmale 2019.

Linien mit zwei identischen ersten Ziffern stammen von demselben Wildgersten-Donor ab. Die Einheiten der Merkmale sind in Tabelle 3 angegeben, für SEL und MAT ist die Einheit abweichend davon in Tagen angegeben. Sternchen weisen auf einen signifikanten Unterschied zwischen Schwesterlinien hin (einseitige ANOVA, * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$ und *** $p < 0,001$) und Fehlerbalken zeigen Standardabweichungen. Mittelwerte und Standardabweichungen basieren auf dem Unterschied für jedes HIF-Paar pro Block. Die Balken sind entsprechend dem in Tabelle 10 definierten $ELF3$ -Haplotyp eingefärbt.

Tabelle 7 Signifikante $ELF3_{Hsp}$ -Effekte für alle Linien und Merkmale in 2019.

Familie	SHO	SEL	HEA	RIP	MAT	HEI	EAR	GNE	TGW	YLD	YLD2	BM	HI	BTR	THR
01_122														1	9
01_123														1	9
02_020														1	9
03_140	-2,25		-2,50	1,50										1	2
06_116														1	9
06_122		-29,38				-9,50							0,05	9	7
07_020		-34,51	-2,00											1	6
10_003														1	9
10_190	-5,00		-3,75	2,00	-40,39						13,33		0,08	1	9
11_025														2	8
12_001			2,50						-6,84					1	7
12_111														1	9
12_154			-1,25			-3,25							-0,03	1	2
14_136			-1,25											9	9
15_052														1	9
15_053														1	9
15_082	-1,50												-0,01	5	9
16_105			-2,00					-4,23			-47,34	-431,21	-0,16	9	9
17_041			-1,00			-5,00			-2,78		34,19	265,70	0,10	9	9
18_062			-2,75						-4,11					1	1
21_040			-1,00											1	5
22_040														1	2
23_025														1	9
23_036								-4,08						9	8
25_002 BC2						-4,50						-196,8		1	7

Grün und rot gefärbte Kästchen zeigen signifikant positive bzw. negative $ELF3_{Hsp}$ -Effekte in der jeweiligen Merkmalseinheit (siehe Tabelle 3, SEL und MAT sind abweichend auch in Tagen angegeben). Wenn der Effekt nicht signifikant war, sind die Felder leer. Zusätzlich sind Spindelbrüchigkeit (BTR) und Dreschbarkeit (THR) angegeben. Zeilen in Fettschrift zeigen welche HEB-Familien in beiden Feldversuchsjahren untersucht wurden.

Für die Entwicklungsparameter SHO, HEA und MAT im Feldversuch 2019 waren die signifikanten Effekte des *ELF3_{Hsp}* bis auf eine Ausnahme (12_001) immer negativ mit Werten zwischen -1,50 und -5,00 Tagen für SHO, zwischen -1,00 bis -3,75 Tagen für HEA und -40,39 GDD für MAT, wobei die Extremwerte alle in Familie 10_190 auftraten (Tabelle 7). Auch für Linien mit nicht signifikanten Unterschieden waren für HEA und MAT bis auf einzelne Ausnahmen alle Effekte negativ (Abbildung 8). Familie 12_001 war die einzige mit einem positiven signifikanten Unterschied für HEA mit +2,50 Tagen. Bei den Merkmalen SEL und RIP waren die Effekte unterschiedlich, wobei die signifikanten Effekte für SEL in zwei Linien negativ waren und für RIP in zwei Linien positiv (u.a. +2,00 Tage in 10_190). Für die Pflanzenhöhe waren ebenfalls alle *ELF3_{Hsp}*-Effekte negativ und lagen zwischen -3,25 und -9,00 cm. Für EAR sowie für YLD konnten keine signifikanten Effekte gefunden werden, während die anderen beiden Ertragsparameter nur signifikante negative Effekte zeigten mit -4,08 und -4,23 Körnern pro Ähre und -2,78 bis -6,84 g. Für den gemessenen Ertrag YLD2 konnte in zwei Fällen ein signifikant positiver (10_190: +13,33 dt/ha und 17_041: +34,19 dt/ha) und in einem Fall ein signifikant negativer Effekt (16_105: -47,34 dt/ha) gezeigt werden. Für HIFs aus Familie 16 und 17 zeigte sich dieser Effekt auch für BM und HI. Zusätzlich zeigte 25_002_BC2 noch eine Biomasse-Reduktion von -196,80 g, während HI jeweils in zwei weiteren Familien leicht negativ (-0,01 bzw. -0,03) und positiv war (0,05 und 0,08 (10_190)). Für HIFs 01_122, 01_123, 02_020, 06_116, 10_003, 11_025, 12_111, 15_052, 15_053, 22_040 und 23_025 konnte bei keinem der Merkmale ein signifikanter *ELF3_{Hsp}*-Effekt gefunden werden (Abbildung 8, Tabelle 7).

Auch im Feldversuch 2020 konnten signifikante Effekte des *ELF3_{Hsp}*-Alleles im Vergleich zum *ELF3_{Hv}*-Allel festgestellt werden (Abbildung 9, Tabelle 8). Für die Entwicklungsparameter SHO und HEA waren die signifikanten Effekte des *EFL3_{Hsp}* bis auf eine Ausnahme (ebenfalls für 12_001) wieder negativ mit Werten zwischen -1,33 und -2,50 Tagen für SHO und -1,67 und -3,17 Tagen für HEA, wobei der Extremwerte für SHO wieder bei 10_190 lag (Tabelle 8). Auch für Linien mit nicht signifikanten Unterschieden waren SHO, HEA und MAT bis auf einzelne Ausnahmen alle Effekte negativ. Auch hier fällt wieder Familie 12_001 auf, die als einzige einen positiven Effekt für HEA zeigte (+1,67 Tage). Für SEL wurden wieder unterschiedliche Effekte gefunden, während für RIP und MAT keine signifikanten Effekte gefunden werden konnten. Auf die Pflanzenhöhe zeigte *ELF3_{Hsp}* wieder negative Effekte in zwei Linien (-3,00 und -7,50 cm) und diesmal fanden sich auch Effekte für EAR (-111,11 bis +282,22 Ähren pro m²), wobei 10_190 wie bereits für andere Merkmale den Extremwert zeigte. GNE zeigte ebenfalls positive und negative signifikante Effekte (-8,47 bis +2,47) und TGW zeigte negative Effekte (-2,38 und -4,97 g). YLD und YLD2 zeigten hauptsächlich negative Effekte zwischen -14,41 und -15,96 dt/ha bzw. -2,23 und -6,75 dt/ha, außer für 17_041 (YLD:

+13,21 dt/ha) und 12_001 (YLD2: +4,43 dt/ha). Zudem sollte erwähnt werden, dass für 16_105 und 17_041 aufgrund der Spindelbrüchigkeit kein YLD2 ermittelt werden konnte.

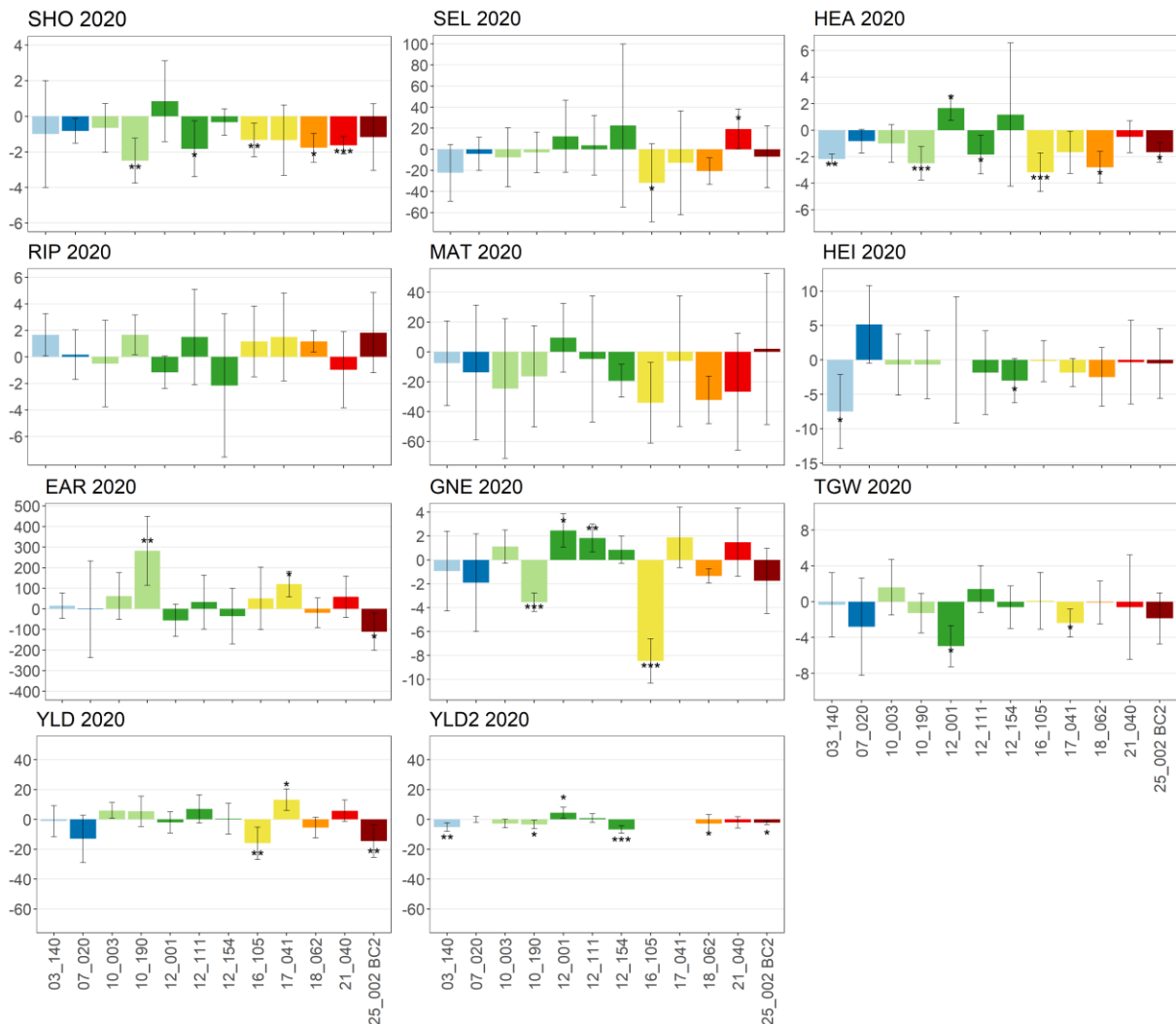


Abbildung 9 Merkmalsunterschiede zwischen den beiden Schwesterlinien eines HIF-Paares (*ELF3_{Hsp}* im Vergleich zu *ELF3_{Hv}*) für alle Linien und Merkmale 2020.

Linien mit zwei identischen ersten Ziffern stammen von demselben Wildgersten-Donor ab. Die Einheiten der Merkmale sind in Tabelle 3 angegeben, für SEL und MAT ist die Einheit abweichend davon in Tagen angegeben. Sternchen weisen auf einen signifikanten Unterschied zwischen Schwesterlinien hin (einseitige ANOVA, * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$ und *** $p < 0,001$) und Fehlerbalken zeigen Standardabweichungen. Mittelwerte und Standardabweichungen basieren auf dem Unterschied für jedes HIF-Paar pro Block. Die Balken sind entsprechend dem in Tabelle 10 definierten ELF3-Proteintyp eingefärbt.

Tabelle 8 Signifikante *ELF3^{Hsp}*-Effekte für alle Linien und Merkmale in 2020.

Familie	SHO	SEL	HEA	RIP	MAT	HEI	EAR	GNE	TGW	YLD	YLD2	BTR	THR
03_140			-2,17			-7,50					-5,18	1	2
07_020												1	6
10_003												1	9
10_190	-2,50		-2,50				282,22	-3,55			-3,41	1	9
12_001			1,67					2,47	-4,97		4,43	1	7
12_111	-1,83		-1,83					1,83				1	9
12_154						-3,00					-6,75	1	2
16_105	-1,33	-31,83	-3,17					-8,47		-15,96	-	9	9
17_041							120,00		-2,38	13,21	-	9	9
18_062	-1,53		-2,75								-2,99	1	1
21_040	-1,4	16,93										1	5
25_002 BC2			-1,67				-111,11			-14,51	-2,23	1	7

Grün und rot gefärbte Kästchen zeigen signifikant positive bzw. negative *ELF3^{Hsp}*-Effekte in der jeweiligen Merkmalseinheit (siehe Tabelle 3, SEL und MAT sind abweichend auch in Tagen angegeben). Wenn der Effekt nicht signifikant war, sind die Felder leer. Zusätzlich sind Spindelbrüchigkeit (BTR) und Dreschbarkeit (THR) angegeben.

3.2 Bildbasierte Phänotypisierung in kontrollierter Umgebung

Zur Evaluierung der Feldversuche unter kontrollierten Bedingungen wurden sowohl das HIF-Paar 10_190 sowie die Sorte Bowman und die beiden *elf3*-Mutanten BW289 und BW290 ausgewählt und im Gewächshaus untersucht (LD: 16 h Licht, 8 h Dunkelheit, Tag/Nacht-Temperaturen von 20 °C/18 °C).

Der Vergleich des Blühzeitpunktes zeigt, dass die Mutanten (mit 33,7 bzw. 34,1 Tagen) im Vergleich zu Bowman (mit 56,0 Tagen) etwa 22 Tage früher blühten, während 10_190_*ELF3^{Hsp}* (mit 42,1 Tagen) etwa 16,5 Tage früher blühte als 10_190_*ELF3^{Hv}* (58,6 Tage) (Tabelle 9, Abbildung 10A). Außerdem entwickelten die Mutanten und 10_190_*ELF3^{Hsp}* weniger Triebe (11,8 und 10,9; bzw. 17,5) im Vergleich zur Sorte Bowman und 10_190_*ELF3^{Hv}* (24,1 bzw. 25,2) (Tabelle 9, Abbildung 10B). Ebenso war das Frisch- und Trockengewicht bei den Mutanten und 10_190_*ELF3^{Hsp}* (48,3 und 34,7 bzw. 72,3g für Frischgewicht, sowie 7,9 und 8,3 bzw. 15,9g für Trockengewicht) geringer als bei Bowman und 10_190_*ELF3^{Hv}* (135,9 bzw. 17,0g für Frischgewicht, sowie 155,0 bzw. 22,1g für Trockengewicht) (Tabelle 9, Abbildung 10C-D).

Die Pflanzenhöhe stieg bei den Mutanten und 10_190_*ELF3^{Hsp}* bis zu deren Blüte stärker an als bei Bowman und 10_190_*ELF3^{Hv}* und nach der Blüte (Tag 34 bzw. Tag 42) flachte die Wachstumskurve ab, während sie für Bowman und 10_190_*ELF3^{Hv}* weiter zunahm (Abbildung 10E-F). Die Pflanzenfläche und das –volumen stiegen bis zur Blüte der Mutanten bzw. 10_190_*ELF3^{Hsp}* bei allen Linien recht gleichmäßig an und erst nach der Blüte (Tag 34 bzw.

Tag 42) ließen sich Unterschiede erkennen. Fläche und Volumen stiegen für Bowman und 10_190_ELFL3_{Hv} stärker an (Abbildung 10G-J).

Tabelle 9 Deskriptive Statistik des bildbasierten Gewächshausversuchs.

Genotyp	Merkmal	N	Mittelwert	SD	Min	Max	CV
Bowman	Heading	15	56,0	2,6	52,0	61,0	4,7
BW289	Heading	13	33,7	1,3	33,0	36,0	3,9
BW290	Heading	14	34,1	1,5	33,0	36,0	4,4
10_190_HvELFL3	Heading	14	58,6	5,6	43,0	64,0	9,5
10_190_HspELFL3	Heading	14	42,1	1,4	40,0	43,0	3,3
Bowman	Tiller	15	24,1	5,4	13,0	30,0	22,4
BW289	Tiller	13	11,8	5,4	6,0	26,0	46,0
BW290	Tiller	14	10,9	2,3	8,0	16,0	21,0
10_190_HvELFL3	Tiller	14	25,2	3,2	19,0	30,0	12,8
10_190_HspELFL3	Tiller	14	17,5	2,5	12,0	21,0	14,5
Bowman	Fresh weight	15	135,9	30,3	68,7	180,1	22,3
BW289	Fresh weight	13	48,3	36,3	20,8	136,6	75,1
BW290	Fresh weight	14	34,7	6,9	21,3	48,2	19,8
10_190_HvELFL3	Fresh weight	14	155,0	26,8	83,4	185,2	17,3
10_190_HspELFL3	Fresh weight	14	72,3	14,8	40,5	94,5	20,5
Bowman	Dry weight	15	17,0	3,4	9,6	22,9	20,2
BW289	Dry weight	13	7,9	1,7	4,4	10,0	21,7
BW290	Dry weight	14	8,3	1,7	4,7	11,4	20,5
10_190_HvELFL3	Dry weight	14	22,1	3,3	17,4	27,1	15,0
10_190_HspELFL3	Dry weight	14	15,9	3,8	7,0	21,4	24,0

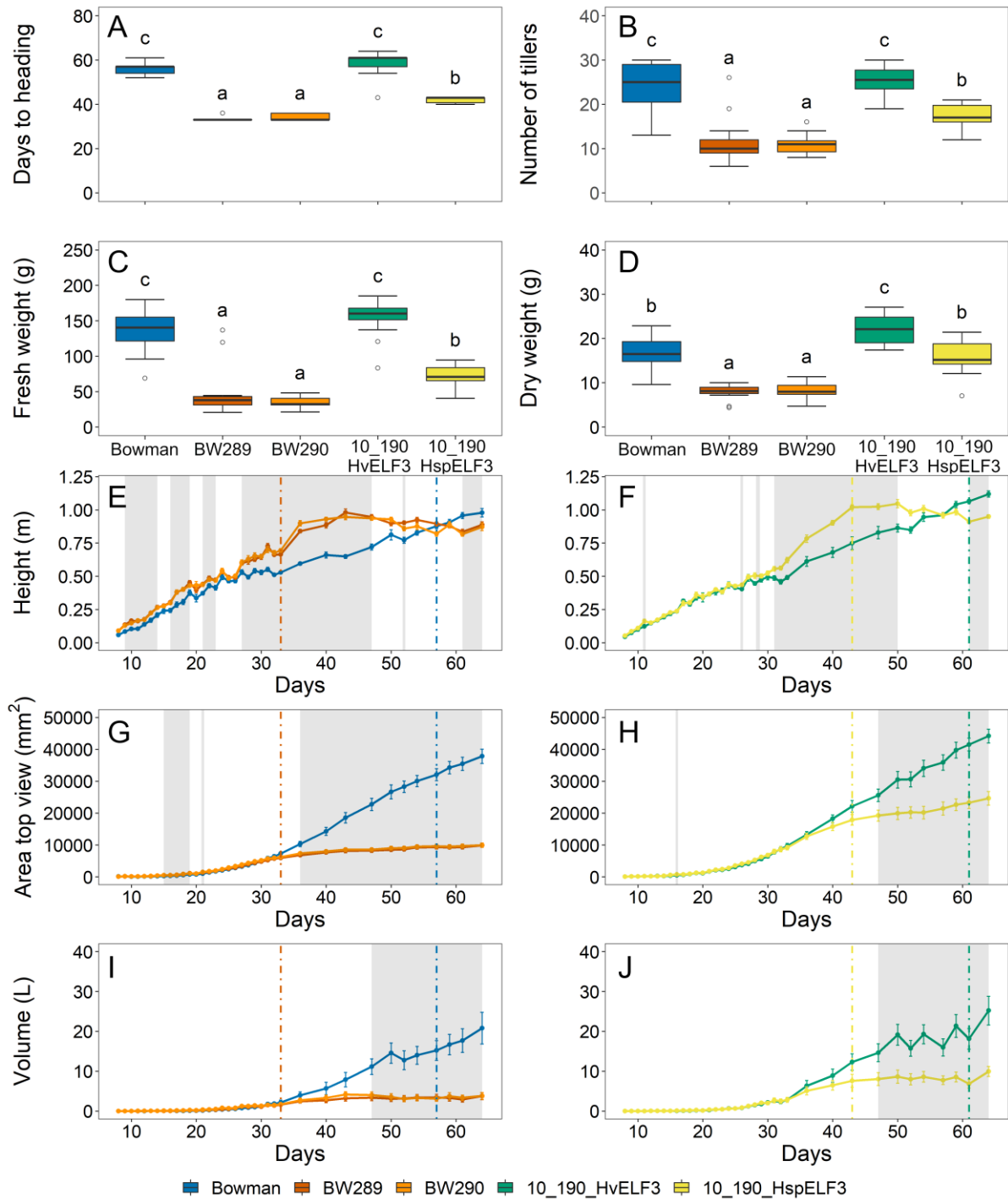


Abbildung 10 Wachstums- und Biomasseparameter für die Sorte Bowman, zwei *elf3*-Mutanten im Bowman-Hintergrund, BW289 und BW290, und das HIF-Paar 10_190.

Entnommen aus Zahn *et al.* (2023). Die Pflanzen wurden unter Standardgewächshausbedingungen angebaut (LD mit 20/18°C Tag-/Nachttemperatur). Die Blüte (A) wurde anhand von Bildern bewertet, bei denen die Grannenspitzen der ersten Granne sichtbar waren. Die Anzahl der Triebe (B), Frischgewicht (C) und Trockengewicht (D) wurden am Ende des Versuchs (Tag 64) gemessen. Boxplots (A-D) zeigen Mediane und Interquartilsbereiche (IQR); Ausreißer wurden als 1,5 x IQR definiert. Unterschiedliche Buchstaben über den Boxen weisen auf signifikante Unterschiede hin (einseitige ANOVA, $p < 0,05$, Tabelle A11). Die Parameter Höhe, Fläche und Volumen (E-J) wurden aus der Integrated Analysis Platform (IAP) Pipeline (Klukas *et al.*, 2014) extrahiert. Farbige vertikale Linien zeigen die mittlere Blütezeit des jeweiligen Genotyps und grau schattierte Bereiche zeigen signifikante Unterschiede für Bowman mit beiden Mutanten (E,G,I) und zwischen den Schwesternlinien von HIF 10_190 (F,H,J) (einseitige ANOVA, $p < 0,05$, Tabelle A11). Fehlerbalken zeigen den Standardfehler des Mittelwerts (SEM) über ≥ 13 biologische Replikate an.

3.3 Evaluierung möglicher Ursachen für die phänotypischen Effekte in HIFs

3.3.1 *ELF3*-Gen- und Proteinsequenzen

Die genomische DNA von *ELF3* der ursprünglichen HEB-25-Wildgersten-Donoren und Barke wurde in voller Länge sequenziert (Abbildung 11) und die kodierenden Sequenzen identifiziert (Tabelle S12 in Zahn *et al.* (2023)). Daraufhin konnten die jeweiligen Proteinsequenzen bestimmt werden (Tabelle S13 in Zahn *et al.* (2023)) und 19 verschiedene Proteintypen unterschieden werden (Tabelle A12), von denen aufgrund der oben genannten Selektionskriterien für HIF-Linien 15 in den Feldversuchen vorhanden waren (Tabelle 10) und davon wiederum 9 in beiden Feldversuchsjahren (fettgedruckte Linien in Tabelle 10). Die Amino-terminalen (N), mittleren (M) und Carboxyl-terminalen (C) Regionen des Gersten-*ELF3*-Proteins wurden auf der Grundlage des Alignments mit *AtELF3* identifiziert (Abbildung 11B), wo bereits gezeigt wurde, dass diese Regionen mit verschiedenen Proteinen interagieren (Herrero *et al.*, 2012; Liu *et al.*, 2001; Nieto *et al.*, 2015; Yu *et al.*, 2008b).

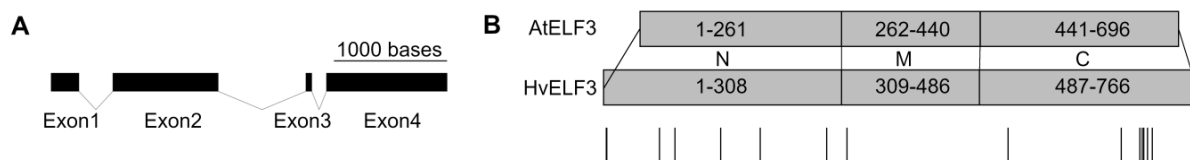


Abbildung 11 Gen- und Proteinstruktur von *ELF3*.

Entnommen aus Zahn *et al.* (2023). (A) Struktur des *HvELF3*-Gens in Gerste (Barke). Exons sind als schwarze Rechtecke und Introns als Linien dargestellt. (B) Alignment des Arabidopsis (Col-0) *ELF3*-Proteins (*AtELF3*) mit dem Barke/Morex *ELF3*-Protein (*HvELF3*). Die Zahlen geben die Aminosäurepositionen der Amino-terminalen (N), mittleren (M) und Carboxyl-terminalen (C) Proteindomänen an. Die Aminosäuren 696 und 766 sind die STOP-Codons für *AtELF3* bzw. *HvELF3*. Die Linien unterhalb von *HvELF3* markieren die Stellen, an denen Aminosäuren zwischen den in beiden Feldversuchs-Jahren verwendeten HIFs ausgetauscht wurden (entsprechend Tabelle 10).

Der Vergleich der Proteinsequenzen zeigt 23 verschiedene Aminosäure(AS)-Substitutionen zwischen allen in den Feldversuchen verwendeten Wildgersten-Donoren (Tabelle 10), wobei die meisten AS-Unterschiede in der N- und C-Region vorlagen. In der M-Region gab es nur einen Unterschied an Position 315. Die Donoren der HEB-Familien 2,6 und 14 wiesen die gleiche Proteinsequenz wie Bowman auf, während HID380 (Familie 24) die gleiche Proteinsequenz wie Barke zeigte. Außerdem zeigten die Donoren der Familien 16 und 17 die gleiche Proteinsequenz. Weiterhin erwähnenswert ist die einzelne AS-Substitution an Position 669 des *ELF3* in Familie 10 im Vergleich zu Barke *ELF3* (W669G) und an Position 709 des *ELF* in Familie 3 im Vergleich zu Bowman *ELF3* (G709W). Während BW290 an Position 289 ein Stoppcodon zeigte, konnte BW89 aufgrund seiner großen Unterschiede nicht mit den restlichen Linien verglichen werden (zwei Deletionen, eine Inversion und zwei kleine Insertionen, Zakhrabekova *et al.* (2012)).

Tabelle 10 ELF3-Proteinsequenzen aller Donoren der in den Feldversuchen verwendeten HIF-Paare, Morex, Bowman und BW290.

Donor/ Line ^{a)}	Proteo- type	HEB- Familie	Aminosäure-Position ^{b)}																							
			N											M	C											
			5	11 ^{c)}	11-12 ^{c)}	90	93	120	152	203	233	289	315	523	636 ^{c)}	643	666	669	675	693	696	698	703	709	759	
Morex			G	G		P	P	G	N	T	P	Q	G	P	L	S	K	G	S	A	A	P	S	G	E	
BW290			G	G		P	P	G	N	T	P	*														
Bowman	1		G	G		P	P	G	N	T	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	P	S	G	E	
HID_140	1	F14	G	G		P	P	G	N	T	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	P	S	G	E	
HID_004	1	F02	G	G		P	P	G	N	T	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	P	S	G	E	
HID_069	1	F06	G	G		P	P	G	N	T	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	P	S	G	E	
HID_055	2	F03	G	G		P	P	G	N	T	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	P	S	W	E	
HID_386	3	F25	G	G		P	P	G	N	T	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	T	A	P	S	G	E	
HID_109	4	F11	G	G		P	P	G	N	T	P	Q	G	P	L	P	E	G	S	A	A	P	S	G	A	
HID_358	5	F22	G	G		P	P	G	N	T	P	Q	G	P		S	E	G	S	A	A	L	S	G	E	
HID_102	6	F10	G	G		P	P	G	N	T	P	Q	A	P	L	S	E	G	S	A	A	L	S	G	E	
Barke	7		G	G		P	P	G	N	T	P	Q	A	P	L	S	E	W	S	A	A	L	S	G	E	
HID380	7	F24	G	G		P	P	G	N	T	P	Q	A	P	L	S	E	W	S	A	A	L	S	G	E	
HID_003	8	F01	G	G	G	P	P	G	N	T	P	Q	G	P		S	E	G	G	A	A	L	S	G	E	
HID_114	9	F12	G	G	G	P	P	G	N	T	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	L	S	G	E	
HID_080	10	F07	G			P	P	G	N	T	P	Q	G	H	L	S	E	G	S	A	V	L	S	G	E	
HID_270	11	F18	G			P	P	G	D	T	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	L	S	G	E	
HID_144	12	F15	G			P	P	G	D	T	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	L	S	G	A	
HID_357	13	F21	G			P	P	G	D	T	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	L	L	G	E	
HID_219	14	F16	G	G		P	S	E	N	M	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	L	S	G	E	
HID_249	14	F17	G	G		P	S	E	N	M	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	L	S	G	E	
HID_359	15	F23	A			S	P	G	N	T	S	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	L	S	G	E	

Gezeigt werden nur Aminosäure(AS)-Positionen, die zwischen den Familien variieren. Es wurden Standard-AS-Abkürzungen verwendet, und das Sternchen zeigt ein Stoppcodon an. Von fett gedruckten Donoren/HEB-Familien wurden HIF-Paare in beiden Feldversuchsjahren untersucht. ^{a)} HID = "Hordeum-Identität"; Name der Akzession des jeweiligen Donors. ^{b)} Die Amino-terminalen (N), mittleren (M) und Carboxyl-terminalen (C) Regionen von Gersten-ELF3 wurden durch Alignment der Barke/Morex-Sequenz mit der Arabidopsis-Sequenz erhalten, und die Barke/Morex/Bowman-Sequenzen wurden als Referenz für die AS-Positionen verwendet. ^{c)} An Position 11 und 636 haben einige Linien eine Deletion und an Position 11-12 haben einige Linien eine Insertion einer AS, verglichen mit der Barke-AS-Sequenz.

3.3.2 Genetische Zusammensetzung der *ELF3*-HIF-Paare über *ELF3* hinaus

Anhand der vorhandenen Daten des 50k iSelect SNP-Chips wurde eine Inspektion des genetischen Hintergrunds aller HIF-Schwesterlinien durchgeführt. Zuerst wurde der Anteil an segregierenden Regionen berechnet (Tabelle 11), wobei dieser zwischen 0,10 % (in HIF 15_082) und 12,00 % (in HIF 12_001) variierte. Bei den zweijährig analysierten Linien fielen vor allem die HIFs 10_003, 10_190, 12_111 und 21_040 mit < 1 % Segregation im gesamten Genom auf. Während für *ELF3* in den jeweiligen HIF-Schwesterlinien gegensätzlich fixierte Allele festgestellt werden konnten, zeigten die zusätzlichen sieben Hauptblühzeit-Loci (Maurer *et al.*, 2015) außer für *CENTRORADIALIS* (*CEN*) in HIF 12_001 dieselben fixierten homozygoten Allele (Tabelle A2).

Tabelle 11 Segregation aller 25 HIF-Schwesterlinien einschließlich der *ELF3*-Region.

Linie	bp	%	Line	bp	%
15_082	5.282.317	0,10	17_041	68.618.077	1,35
02_020	8.213.132	0,16	07_020	72.579.466	1,42
23_036	12.058.605	0,24	23_025	74.856.941	1,47
21_040	12.268.881	0,24	16_105	85.360.889	1,67
14_136	21.259.445	0,42	12_154	94.793.115	1,86
15_052	22.540.534	0,44	25_002 BC2	105.569.878	2,07
12_111	29.342.732	0,58	11_025	125.811.045	2,47
15_053	33.003.233	0,65	01_122	220.290.357	4,32
10_003	33.959.532	0,67	22_040	256.906.797	5,04
06_116	38.639.558	0,76	01_123	348.081.788	6,83
10_190	40.568.210	0,80	03_140	371.146.144	7,28
18_062	54.268.947	1,06	06_122	373.011.210	7,31
			12_001	611.796.976	12,00

Segregation in Basenpaaren und in % des gesamten Gerstengenoms (5,1 Gbp (International Barley Genome Sequencing Consortium, 2012)). Für fettgedruckte Linien liegen zweijährige Feldversuchs-Daten vor und Linien mit zwei identischen ersten Ziffern stammen vom selben Wildgersten-Donor ab.

Weiterhin wurden zusätzliche segregierende Loci zwischen den HIF-Schwesterlinien gefunden (Abbildung A3). Anhand von HIF 10_190 wird hier die Segregation beispielhaft dargestellt (Abbildung 12). Auf Chromosom 1H fand sich nur Segregation am *ELF3*-Locus, während weitere Segregation auf den Chromosomen 2, 4 und 7H erkennbar war. Die Segregation für alle weiteren HIF-Paare findet sich in Abbildung A3. Bei einer Auswahl von Genen, von denen bereits bekannt ist, dass sie den Blühzeitpunkt steuern oder mit *AtELF3* interagieren, haben die meisten der untersuchten HIF-Paare bereits dieselben homozygoten Allele (Tabelle A13).

Linien mit zwei identischen ersten Ziffern, wie z.B. die HIFs 10_003 und 10_190 stammen in der Regel vom gleichen Wildgersten-Donor ab. Ein Vergleich dieser HIFs untereinander hinsichtlich ihres genomischen Hintergrunds ergab kontrastierende Allele an weiteren

Blühzeitloci und auch an anderen Genen, von denen bereits bekannt ist, dass sie an der Steuerung der Blütezeit beteiligt sind. Für HIF-Paare, für die nur einjährige Daten vorliegen, gibt es jeweils mehrere HIF-Paare in den Familien 1, 6 und 15. Hinsichtlich des genomischen Hintergrunds ergaben sich für Familie 1 kontrastierende Allele an einem Locus (*Vrn-H2*), für Familie 6 an drei Blühzeitloci (*PPD-H1*, *Vrn-H2* und *Vrn-H3/FT*) und für Familie 15 an 4 Loci (*PPD-H1*, *HvCEN*, *Vrn-H1* und *Vrn-H3/FT*) ((Maurer *et al.*, 2015), Tabelle A2). Bei den zweijährig untersuchten HIFs, lagen für HIFs aus Familie 10 kontrastierende Allele an fünf weiteren Blühzeitloci (*PPD-H1*, *CEN*, *Qft.HEB25-4a*, *Vrn-H1* und *Vrn-H3/FT*) (Maurer *et al.*, 2015), Tabelle A2) vor und an drei weiteren Blütezeit-Loci für HIFs aus Familie 12 (*PPD-H1*, *sdw1/denso* und *Vrn-H1*) (Maurer *et al.*, 2015), Tabelle A2). Bezüglich weiterer Gene, die wesentlich an der Blühzeitregulierung beteiligt sind, gibt es diverse Unterschiede zwischen den HIF-Paaren. Dies sind im Fall von Familie 1 kontrastierende Allele für *CO2* und *ELF4*, für Familie 6 für ein *GI*-verwandtes Gen, *LHY*, *CO1*, *ELF4* und *PIF4* und für Familie 15 *ELF4* und *PIF4* (Tabelle A13). Für HIFs in Familie 10 ist dies der Fall für zwei *GI*-verwandte Gene, *LUX*, *ELF4* und *PIF4* und in Familie 12 für ein *GI*-verwandtes Gen, *LUX*, *CO2*, *ELF4*, *PPD-H2* und *PIF4* (Tabelle A13).

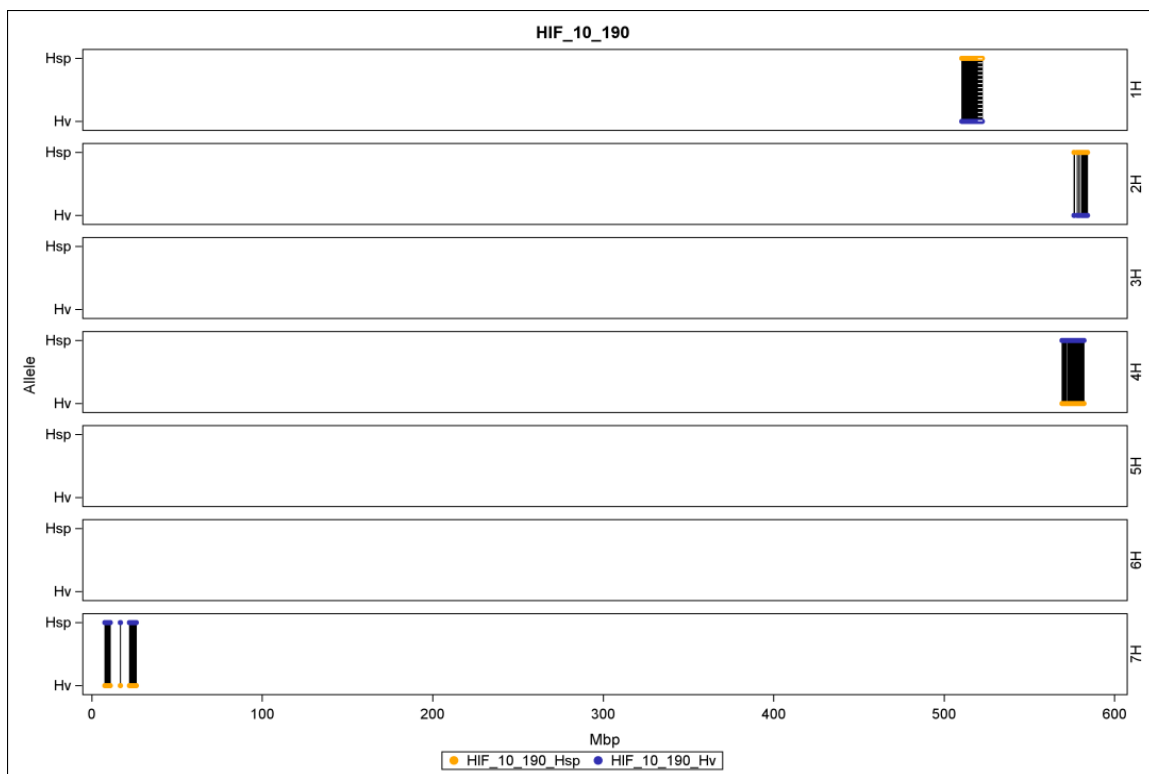


Abbildung 12 Vergleich des gesamten Genoms beispielhaft für das HIF-Paar 10_190 auf der Grundlage der Genotypdaten aus dem Infinium iSelect 50k SNP-Chip.

Die weiteren HIF-Paare sind in Abbildung A3 dargestellt. Die gestrichelte weiße Linie zeigt die *ELF3*-Position auf Chromosom 1H. Schwarze Balken zeigen Differenzen zwischen den Geschwisterlinien, wobei die obere und untere Linie jedes Chromosoms den Allelstatus am jeweiligen Genort darstellen und orange bzw. blaue Punkte den *ELF3*-Status (*Hsp* bzw. *Hv*) anzeigen.

3.3.3 Genexpressionsanalyse

Für Analysen der Genexpression von *HvELF3*, sowie *HvCO1*, *HvGI*, *PPD-H1*, *VRN-H3/HvFT1* und *VRN-H1* wurden die Linie Bowman, die *elf3*-Mutante BW290 sowie die beiden HIF-Paare 10_003 und 10_190 ausgewählt. Während Bowman in Vergleich zur Mutante BW290 außer an ZT20 eine höhere *HvELF3*-Transkriptmenge zeigte, unterschied sich die Transkriptmenge zwischen *ELF3_{Hv}* und *ELF3_{Hsp}* in den HIFs 10_003 und 10_190 nur an ZT20 bei 10_003 und ZT00/24 bei 10_190, wobei jeweils die *ELF3_{Hsp}*-Linien eine erhöhte *HvELF3*-Expression zeigten (Abbildung 13A). Bei *HvCO1* zeigten Bowman und die HIF-Paare jeweils eine rhythmische Expression mit erhöhter Expression während der dunklen Periode (Abbildung 13B). In BW290 war die Transkriptmenge nicht rhythmisch und während der Lichtperiode höher bzw. während der Dunkelperiode niedriger als in Bowman.

Die *ELF3_{Hsp}*-Linien zeigten eine etwas höhere Expression bei ZT20 in 10_003 und bei ZT00/24 in 10_190. Die *GI*-Expression war sehr gering und es konnten fast keine Unterschiede beobachtet werden (Abbildung 13C). *PPD-H1* zeigte eine höhere Transkriptmenge in BW290 im Vergleich zu Bowman und für *ELF3_{Hsp}* im Vergleich zu *ELF3_{Hv}* an ZT08 und ZT12 in beiden HIFs und ZT20 in 10_003 (Abbildung 13D). *HvFT1* zeigte ebenfalls eine erhöhte Transkriptmenge in BW290 und für *ELF3_{Hsp}* in beiden HIFs an vereinzelten Zeitpunkten (Abbildung 13E). Die Transkriptmenge von *VRN-H1* war an ZT08 und ZT00/24 in BW290 niedriger als in Bowman und für *ELF3_{Hsp}* an ZT08, ZT20 und ZT24/00 höher als für *ELF3_{Hv}* in 10_190 (Abbildung 13F, Tabelle A 14). Im Gegensatz dazu war die Transkriptmenge in 10_003 insgesamt deutlich geringer als in Bowman, BW290 und HIF 10_190, wobei auch hier bei *ELF3_{Hsp}* die Transkriptmenge leicht erhöht war.

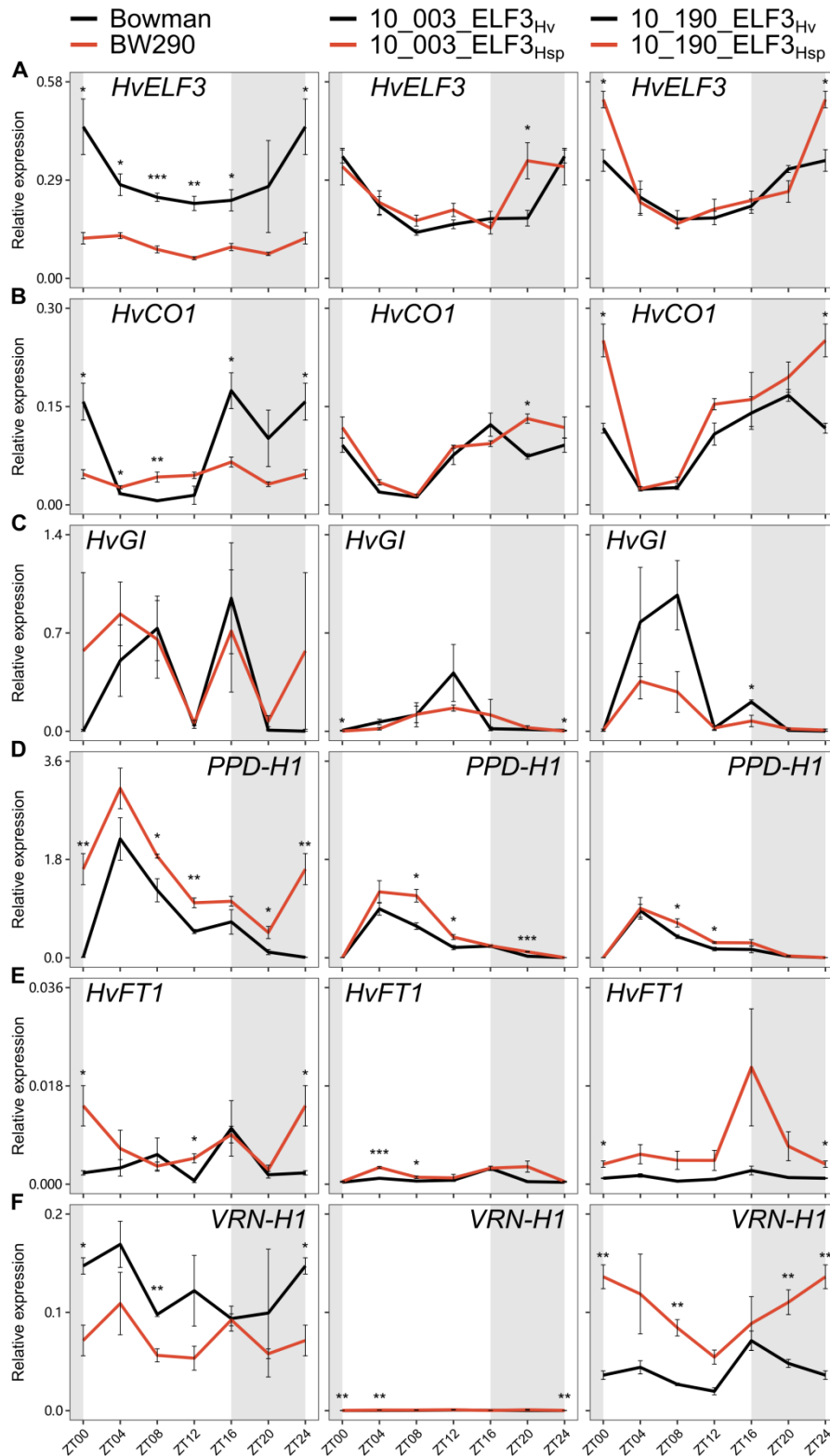


Abbildung 13 Expressionslevel von Blütengenen in Bowman, BW290 sowie den HIF-Paaren 10_003 und 10_190.

Entnommen aus Zahn *et al.* (2023). Die tageszeitliche Genexpression von *HvELF3* (A), *HvCO1* (B), *HvGI* (C), *PPD-H1* (D), *HvFT1* (E) und *VRN-H1* (F) wurde alle 4 Stunden in Pflanzen, die unter Standardbedingungen (LD mit 20/18°C Tag/Nacht-Temperatur) angebaut wurden. Grau schattierte Bereiche zeigen Dunkelheit an. Die Expressionswerte wurden auf *HvGAPDH* und *PTF* normalisiert. Die Fehlerbalken geben den SEM (n=3) von drei biologischen Wiederholungen an und Sternchen über den Linien zeigen signifikante Unterschiede an (zweiseitiger Student's *t*-Test, *p < 0,05, ** p < 0,01 und *** p < 0,001, Tabelle A 14).

3.3.4 ELF3-PPD-H1-Doppel-HIF-Experiment

Für eine Untersuchung der Interaktion zwischen *ELF3* und *PPD-H1*, wurden Doppel-HIF-Versuche unter kontrollierten Bedingungen durchgeführt (LD mit 20°C/18°C bei 16/8h Licht/Dunkelheit), bei denen die Wachstums- und Ertragsparameter von SHO bis einschließlich YLD bonitiert wurden (siehe Tabelle 3). Aus den erhobenen Phänotyp-Daten wurden BLUEs und die deskriptive Statistik berechnet (Tabelle 12), die zeigt, dass die Entwicklung in der Klimakammer schneller war als in den Feldversuchen. Außerdem waren die Pflanzen größer, hatten mehr Ähren pro m², weniger Körner pro Ähre, aber ein höheres Tausendkorngewicht und einen höheren Ertrag.

Tabelle 12 Deskriptive Statistik aller Merkmale für die Doppel-HIF-Versuche basierend auf den BLUEs.

Merkmale	Einheit	N ^{a)}	Mittelwert ^{b)}	SD ^{c)}	Min ^{d)}	Max ^{e)}	CV ^{f)}
SHO	Tage	73	25,95	5,25	18,00	38,00	20,32
SEL	Tage	63	16,89	4,80	8,00	30,00	28,58
HEA	Tage	63	43,43	7,64	33,00	59,00	17,55
RIP	Tage	63	31,10	4,96	17,00	41,00	15,72
MAT	Tage	73	74,29	5,51	66,00	86,00	7,44
HEI	cm	73	86,55	11,03	65,00	110,00	12,84
EAR	n	71	2091,61	433,76	1152,00	2880,00	20,64
GNE	n	71	19,29	3,05	11,00	25,14	15,77
TGW	g	73	49,78	5,19	31,86	59,96	10,43
YLD	dt/ha	73	200,40	52,30	100,17	319,62	25,93

a) Anzahl der Wiederholungen. b) Arithmetisches Mittel. c) Standardabweichung. d) Minimum. e) Maximum. f) Variationskoeffizient in %.

Wiederholbarkeiten lagen zwischen 0,74 bis 0,98 (für HEA) und waren mit Ausnahme von EAR (0,00) sehr gut (Tabelle 13). Bei getrennter Betrachtung der Doppel-HIFs zeigte die H² für EAR immerhin einen Wert von 0,23 für 12_001, während sie für 18_207 nach wie vor 0,00 ergab.

Tabelle 13 Heritabilitäten (H²) für alle Merkmale der Doppel-HIF-Versuche.

Merkmale	H ² alle	H ² 12_001	H ² 18_207
SHO	0,93	0,93	0,95
SEL	0,91	0,88	0,94
HEA	0,98	0,98	0,99
RIP	0,82	0,88	0,82
MAT	0,96	0,99	0,93
HEI	0,89	0,79	0,82
EAR	0,00	0,23	0,00
GNE	0,95	0,95	0,87
TGW	0,92	0,97	0,85
YLD	0,74	0,42	0,30

Eine ANOVA ergab zudem signifikante Unterschiede zwischen den Linien für alle Merkmale außer für EAR und YLD (Tabelle A15). Für jede einzelne Linie wurde die Leistungsfähigkeit berechnet sowie der Unterschied zwischen allen 4 HIF-Schwesterlinien jeweils für 12_001 und 18_207 (Tabelle A16, Abbildung 14). Die Variation war für HEA, HEI, MAT, GNE und TGW zumeist < 10 % und für EAR und YLD > 20 %.

Beim Vergleich zwischen den Geschwisterlinien fiel auf, dass bei Allel-Fixierung *Hv/Hv* für SHO, SEL, HEA, RIP und MAT die maximalen Mittelwerte des jeweiligen Merkmals vorlagen und bei *Hsp/Hsp* die minimalen Mittelwerte (Abbildung 14), wobei es signifikante Unterschiede fast ausschließlich für Linien mit verschiedenen *PPD-H1*-Allelen gab und *PPD-H1_{Hsp}* immer zu einer schnelleren Entwicklung führte (bis zu 16,5 Tage für HEA in Familie 12_001). Für *ELF3_{Hsp}* konnte nur ein signifikanter Effekt für HEA und MAT in Familie 12_001 vor dem Hintergrund eines *PPD-H1_{Hv}*-Allels (5,4 Tage frühere Blüte bzw. 1,9 Tage frühere Reife) gefunden werden. HEI wurde nur in 12_001 durch *PPD-H1_{Hsp}* vor dem Hintergrund von *ELF3_{Hv}* beeinflusst (14 cm geringere Pflanzenhöhe) und in 18_207 durch *ELF3_{Hsp}* vor dem Hintergrund eines *PPD-H1_{Hv}* (12 cm geringere Pflanzenhöhe). EAR wurde durch keines der beiden Gene beeinflusst, während *PPD-H1_{Hsp}* bei GNE und TGW sowohl mit einem *ELF3_{Hsp}*- als mit *ELF3_{Hv}*-Hintergrund wieder große Effekte zeigte (5 Körner weniger pro Ähre, bis zu 10 g erhöhtes Tausendkorngewicht) und *ELF3_{Hsp}* vor dem Hintergrund eines *PPD-H1_{Hv}* (2 Körner mehr pro Ähre). Für YLD zeigt sich nur bei 12_001 ein signifikanter Unterschied zwischen *Hv/Hv* und *Hsp/Hsp*.

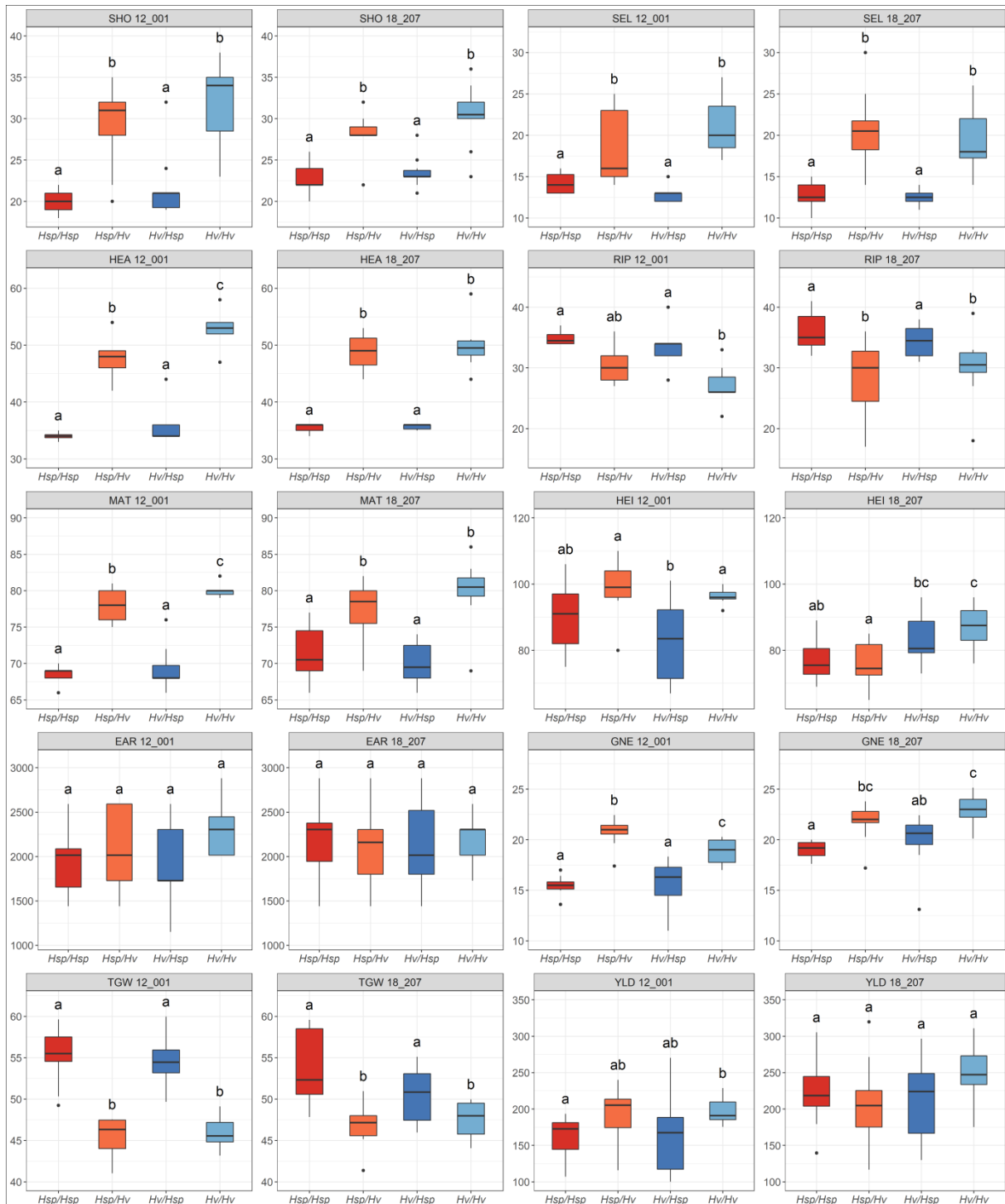


Abbildung 14. Unterschiede zwischen den 4 Doppel-HIF-Kombinationen ($ELF3 \times Ppd-H1$) aus Familie 12_001 und 18_207 für alle Merkmale.

Das erstgenannte Allel auf der X-Achse steht jeweils für die Fixierung am $ELF3$ -Locus, wobei rote und blaue Boxplots entsprechend das wilde $ELF3_{Hsp}$ bzw. das kultivierte $ELF3_{Hv}$ -Allel darstellen. Das zweitgenannte Allel steht jeweils für die Fixierung am $PPD-H1$ -Locus, wobei dunkle und helle Farbtöne entsprechend das wilde $PPD-H1_{Hsp}$ bzw. das kultivierte $PPD-H1_{Hv}$ -Allel darstellen. Einheiten für jedes Merkmal finden sich in Tabelle 3 (für SEL und MAT ist die Einheit abweichend davon in Tagen). Verschiedene Buchstaben oberhalb der Boxplots stellen signifikante Unterschiede dar (einfache ANOVA mit Tukey's HSD test, $p < 0,05$).

3.3.4.1 Genetische Zusammensetzung der Doppel-HIFs über *ELF3* hinaus

Für die Analyse des genetischen Hintergrunds konnte nicht auf bestehende 50k SNP chip-Daten zurückgegriffen werden, daher mussten hier vorherige Genotypisierungsdaten genutzt werden. 12_001 zeigte hierbei in Generation BC₁S₃ homozygot fixierte Wildallele für *CEN* und *denso/sdw1* und homozygot fixierte Eilte-Allele für *VRN-H2*, *VRN-H3* und *QFt.HEB25-4a* (Tabelle A17). Neben *ELF3* und *PPD-H1* war auch *VRN-H1* heterozygot. In der darauffolgenden Generation war es dann homozygot fixiert, was mittels KASP-Markern (Tabelle 2) ermittelt wurde, wobei in Linien mit *PPD-H1_{Hv}* ein *VRN-H1_{Hsp}* vorlag und umgekehrt (Tabelle A18).

18_207 hingegen stammt aus Generation BC₂S₂ und es konnte aufgrund der Rückkreuzung mit Barke nur für bereits homozygot *Hv*-fixierte Linien angenommen werden, dass diese weiter homozygot *Hv*-fixiert waren, was auf *sdw1/denso*, *QTL-4H-1*, *VRN-H1*, *VRN-H2* und *VRN-H3* zutraf (Tabelle A17). Für alle Bereiche, die vor der Rückkreuzung nicht *Hv*-fixiert waren, wurde der Allelstatus pro Region stellvertretend mit einem KASP-Marker getestet (Tabelle A3). Für *CEN* konnte eine homozygote *Hsp*-Fixierung gezeigt werden (Tabelle A19).

3.3.5 *ELF3*-Sequenz/Struktur-Analyse von W669G

Für eine weitere Analyse der potentiellen Auswirkungen der W669G-Substitution auf der Proteinebene zwischen *ELF3_{Hv}* von Barke (*ELF3_{Barke}*) und *ELF3_{Hsp}* von HID_102 (*ELF3_{HID102}*), dem Wilddonor aus HEB-Familie 10, wurde eine sequenz- und strukturbasierte Analyse durchgeführt.

Auf der Grundlage von InterPro (Blum *et al.*, 2021) war weder für *ELF3* aus Gerste noch für *ELF3* in *Arabidopsis* eine Domäne bekannt. Die empfindliche Sequenzsuchmethode HHPred (Gabler *et al.*, 2020) für Sequenzähnlichkeiten, die auf dem Vergleich von Hidden-Markov-Modellen basiert, ergab einen Helix-Gehalt mit geringer Konfidenz für die Aminosäuren 373-395. Unter Verwendung des modernen AlphaFold2-Algorithmus (Jumper *et al.*, 2021) wurde die gesamte Struktur von *ELF3_{Barke}* und *ELF3_{HID_102}*, mit der Substitution vorhergesagt (Abbildung 15A-B). Es wurde ein hoher Anteil ungeordneter Regionen im Protein vorhergesagt, und die W669G-Substitution war auch in diesen Regionen lokalisiert (Abbildung 15A,B). Im Anschluss wurde die Teilsequenz 661-680 ausgewählt und strukturelle Homologe mittels BLASTp identifiziert, gefiltert (mit einem Schwellenwert von mindestens 5 Aminosäuren, die in der ermittelten Struktur vorkommen) und die annotierte Sekundärstruktur abgerufen, wobei insgesamt 52 bzw. 34 Strukturen für die Barke- bzw. HID_102-Sequenzregionen (Tabelle A20) identifiziert wurden. Während die Barke-Sequenz ein konserviertes Tryptophan an Position 9 aufwies, zeigte HID_102 eine geringe Konservierung des substituierten Glycins (Abbildung 15C-F).

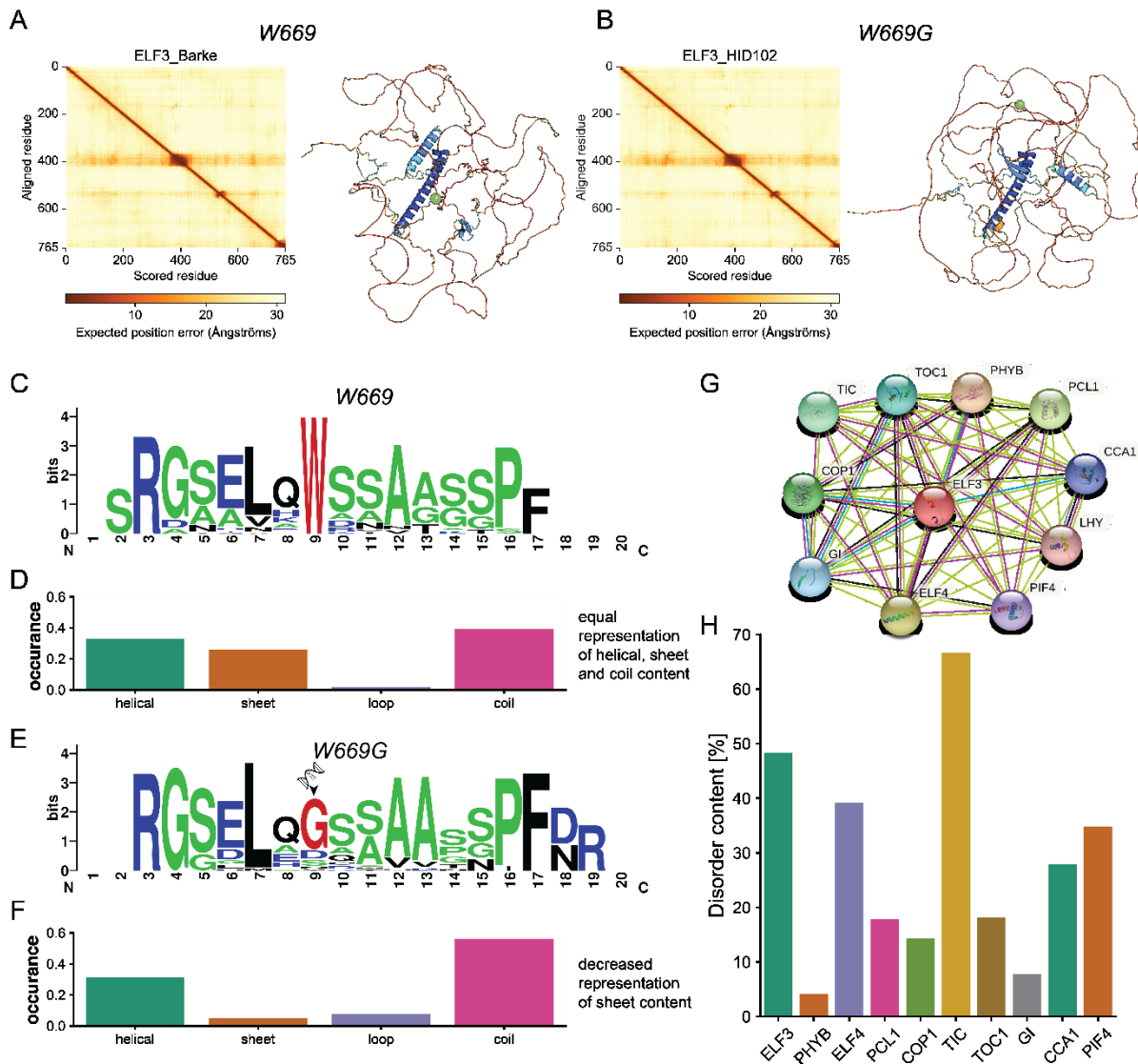


Abbildung 15. Sequenz- und Strukturanalyse der W669G-Substitution.

Entnommen aus Zahn *et al.* (2023). (A-B) AlphaFold2-Vorhersage der Barke- und HID_102-Sequenz von ELF3. Die Modelle sind nach ihrem jeweiligen pLDDT-Scoring gefärbt, das die Zuverlässigkeit des abgeleiteten Modells angibt. Das C α -Atom der Mutationsstelle ist als grüne Kugel hervorgehoben. Die linken Diagramme in (A) und (B) sind Standard-Analyse-Diagramme von AlphaFold-abgeleiteten Modellen, die eine Schätzung des Vertrauens pro Residuum auf einer Skala von 0 - 100 widerspiegeln und in Positionsmehrdeutigkeit im 3D-Raum (von 0 - 30 Å, wie im Skalenbalken unter jedem Diagramm gezeigt) übersetzt werden, wie in Jumper *et al.* (2021) beschrieben. Dieses Maß wird in pLDDT-Werte umgerechnet und korreliert mit der intrinsischen Unordnung (Jumper *et al.*, 2021). Rote Regionen in den dargestellten AlphaFold-Modellen (Schleifen) zeigen wahrscheinliche Regionen mit hohem Unordnungsgehalt (engl. disorder content). (C-F) Lokale Analyse der homologen Strukturen. (C, E) Weblogo der identifizierten homologen Strukturen für die Barke (W669) und die substituierte HID_102 (W669G) Sequenz. Die Stelle der Aminosäure(AS)-Substitution an Position 9 ist rot hervorgehoben, AS, die sich in ungeordneten Regionen befinden können, sind grün und geladene AS blau hervorgehoben. (D, F) Statistisches Auftreten von Sekundärstrukturelementen in den identifizierten Strukturen. (G-H) Interaktionsanalyse und Vorhersage der Unordnung für ELF3 und Interaktionspartner. (G) STRING-Netz für ELF3 aus Arabidopsis. (H) Anteil ungeordneter Regionen in den mit ELF3 interagierenden Gerstenproteinen.

Weiterhin ergab die Analyse des Sekundärstrukturgehalts der identifizierten Homologe Abweichungen in der lokalen Faltungspräferenz (Abbildung 15D,F, Tabelle A20). Während die

Häufigkeit für α -Helix-, β -Faltblatt- und Coil-Konformationen bei Barke gleich groß war, ergab sich in HID_102 eine Abnahme der β -Faltblatt-Konformation (Abbildung 15F). Weiterhin wurde die annotierte zelluläre Gemeinschaft von ELF3 analysiert. Anhand des STRING-Eintrag (Szklarczyk *et al.*, 2021) des homologen Proteins aus Arabidopsis wurden 10 beschriebene Interaktionspartner identifiziert (Abbildung 15G). Mit BLASTp wurden die entsprechenden Gerstenproteine identifiziert und deren Unordnungsgehalt, also der Anteil ungeordneter dreidimensionaler Regionen im Protein (engl. disorder content), mit dem MobiDB-lite Algorithmus (Necci *et al.*, 2017) analysiert (Tabelle A21), wobei die meisten bei Betrachtung ihrer vollständigen Sequenzen mit 28 % im Mittel ebenfalls einen hohen Unordnungsgehalt zeigten (Abbildung 15H).

3.4 Analyse der zirkadianen Uhr unter dem Einfluss von *ELF3*

Zur Untersuchung des Temperaturverhaltens natürlicher *ELF3*-Varianten, wurden die HIF-Paare in der Hochdurchsatz-Phänotypisierungs-Plattform namens SensyPAM (SensyTIV, Aviel, Israel) unter Optimal-Temperatur (OT, 22 °C) und im Anschluss unter erhöhter Temperatur (HT, 32 °C) untersucht. Es wurden die Parameter Periode, Amplitude, Phase sowie der Fehler (Relativer Amplitudenfehler, RAE) und im Anschluss die Delta Werte für Periode, Amplitude und Phase bestimmt, welche durch die Subtraktion des OT- vom HT-Wert berechnet wurden (Tabelle 14). Wiederholbarkeiten lagen zwischen 0,66 bis 0,81 (Tabelle A22) und die Variationsanalyse (gemischtes Modell mit Experiment als Zufallsvariable) ergab für alle Parameter signifikante Effekte für Genotyp, Temperatur (OT bzw. HT; außer für Amplitude) sowie signifikante Interaktionen zwischen Genotyp x Temperatur (Tabelle A23). Pearson'sche Korrelationskoeffizienten zeigen, dass alle Parameter zwischen ihrem jeweiligen HT und OT signifikant korrelierten, wobei diese Korrelationen außer für Phase immer positiv waren (Abbildung 16).

Periode HT							
0.11 *	Periode OT						
0.09 *	-0.03	Amplitude HT					
-0.05	0.01	0.32 ***	Amplitude OT				
-0.04	0.13 **	0.26 ***	0.05	Phase HT			
-0.20 ***	-0.26 ***	0.02	0.32 ***	-0.14 **	Phase OT		
0.12 **	0.14 **	-0.33 ***	-0.14 **	-0.05	-0.17 **	Fehler HT	
0.18 ***	0.12 *	-0.16 **	-0.41 ***	0.05	-0.15 **	0.17 **	Fehler OT

Abbildung 16 Pearson-Korrelationen zwischen allen Merkmalen der SensyPAM-Versuche. Sternchen zeigen signifikante Korrelationen zwischen den jeweiligen Merkmalen (* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$ und *** $p < 0,001$).

Die stärksten Korrelationen wurden zwischen Amplitude und Phase gefunden (0,32 unter OT und 0,26 unter HT) sowie für Periode und Phase (-0,26 unter OT), während Periode und Amplitude kaum miteinander korrelierten. RAE korrelierte außerdem stark negativ mit der Amplitude unter OT und HT (-0,41 bzw. -0,33) (Abbildung 16). Die deskriptive Statistik zeigte eine Variation für alle Merkmale zwischen 7,28 bis 9,62 % für die Periode, 43,00 bis 54,49 % für Amplitude und 21,42 bis 30,06 % für die Phase (Tabelle 14).

Tabelle 14 Deskriptive Statistik für den SensyPAM-Versuch nach Temperatur und *ELF3*-Allel.

<i>ELF3</i> -Allel	Merkmal ^{a)}	N ^{b)}	Mittelwert ^{c)}	SD ^{d)}	Min ^{e)}	Max ^{f)}	CV ^{g)}
<i>Hsp</i>	Periode OT	254	27,41	2,36	22,06	34,00	8,62
<i>Hv</i>	Periode OT	260	28,19	2,71	21,78	34,00	9,63
<i>Hsp</i>	Periode HT	264	27,06	1,97	22,65	34,00	7,28
<i>Hv</i>	Periode HT	260	26,75	2,24	22,17	32,33	8,36
<i>Hsp</i>	Amplitude OT	266	0,030	0,014	0,006	0,077	47,46
<i>Hv</i>	Amplitude OT	257	0,027	0,012	0,005	0,080	44,84
<i>Hsp</i>	Amplitude HT	261	0,029	0,012	0,007	0,068	43,00
<i>Hv</i>	Amplitude HT	255	0,026	0,014	0,005	0,077	54,49
<i>Hsp</i>	Phase OT	260	13,93	4,19	1,80	21,08	30,06
<i>Hv</i>	Phase OT	262	14,23	3,37	5,80	21,22	23,68
<i>Hsp</i>	Phase HT	264	16,05	3,44	2,04	22,75	21,42
<i>Hv</i>	Phase HT	263	15,60	3,54	3,22	22,05	22,69
<i>Hsp</i>	Fehler OT	266	0,60	0,08	0,38	0,83	13,91
<i>Hv</i>	Fehler OT	263	0,62	0,07	0,37	0,77	11,60
<i>Hsp</i>	Fehler HT	259	0,58	0,08	0,36	0,82	13,15
<i>Hv</i>	Fehler HT	266	0,58	0,08	0,37	0,79	13,72
<i>Hsp</i>	Delta Periode	258	-0,34	2,79	-8,84	6,52	-827,66
<i>Hv</i>	Delta Periode	259	-1,57	3,26	-9,76	9,11	-207,81
<i>Hsp</i>	Delta Amplitude	264	0,000	0,016	-0,085	0,053	-5513,74
<i>Hv</i>	Delta Amplitude	258	-0,001	0,016	-0,048	0,055	-1130,71
<i>Hsp</i>	Delta Phase	264	2,15	5,75	-16,17	18,12	268,12
<i>Hv</i>	Delta Phase	261	1,40	5,06	-13,18	12,96	360,94

Die Daten wurden bereits um primäre Ausreißer bereinigt (Schwellenwert = $\sigma \pm 1,5 \times SD$). ^{a)} HT: 32 °C, OT: 22 °C, ^{b)} Anzahl an Wiederholungen, ^{c)} Arithmetischer Mittelwert, ^{d)} Standardabweichung, ^{e)} Minimum, ^{f)} Maximum, ^{g)} Variationskoeffizient in %.

Die Periode unter OT lag zwischen 21,78 und 34,00 h mit einer Variation von 8,62 % bzw. 9,63 % für *ELF3_{Hsp}* bzw. *ELF3_{Hv}*-tragende Linien und unter HT zwischen 22,17 und 34,00 h mit einer Variation von 7,28 und 8,36 %. Die Amplitude zeigte Mittelwerte von 0,030 und 0,027 für *ELF3_{Hsp}* bzw. *ELF3_{Hv}*-tragende Linien unter OT und 0,029 und 0,026, während die Phase Werte von 13,93 bzw. 14,23 h unter OT und 16,05 bzw. 15,60 h unter HT (entsprechend für die *ELF3_{Hsp}* bzw. *ELF3_{Hv}*-tragende Linien) erreichte. Unter HT war die Periode signifikant kleiner als unter OT, die Phase war signifikant größer und die Amplitude unterschied sich nicht signifikant ($p < 0,1466$) (Tabelle 14, Tabelle A23). Der Fehler lag insgesamt zwischen 0,36 und

0,83 mit durchschnittlich 0,58 unter HT und 0,62 unter OT (Tabelle 14). Für diese Studie ist hauptsächlich der Vergleich zwischen den verschiedenen *ELF3*-Allelen unter OT und HT bzw. das Temperaturverhalten (Unterschied zwischen OT und HT) für das jeweilige Allel interessant (Abbildung 17).

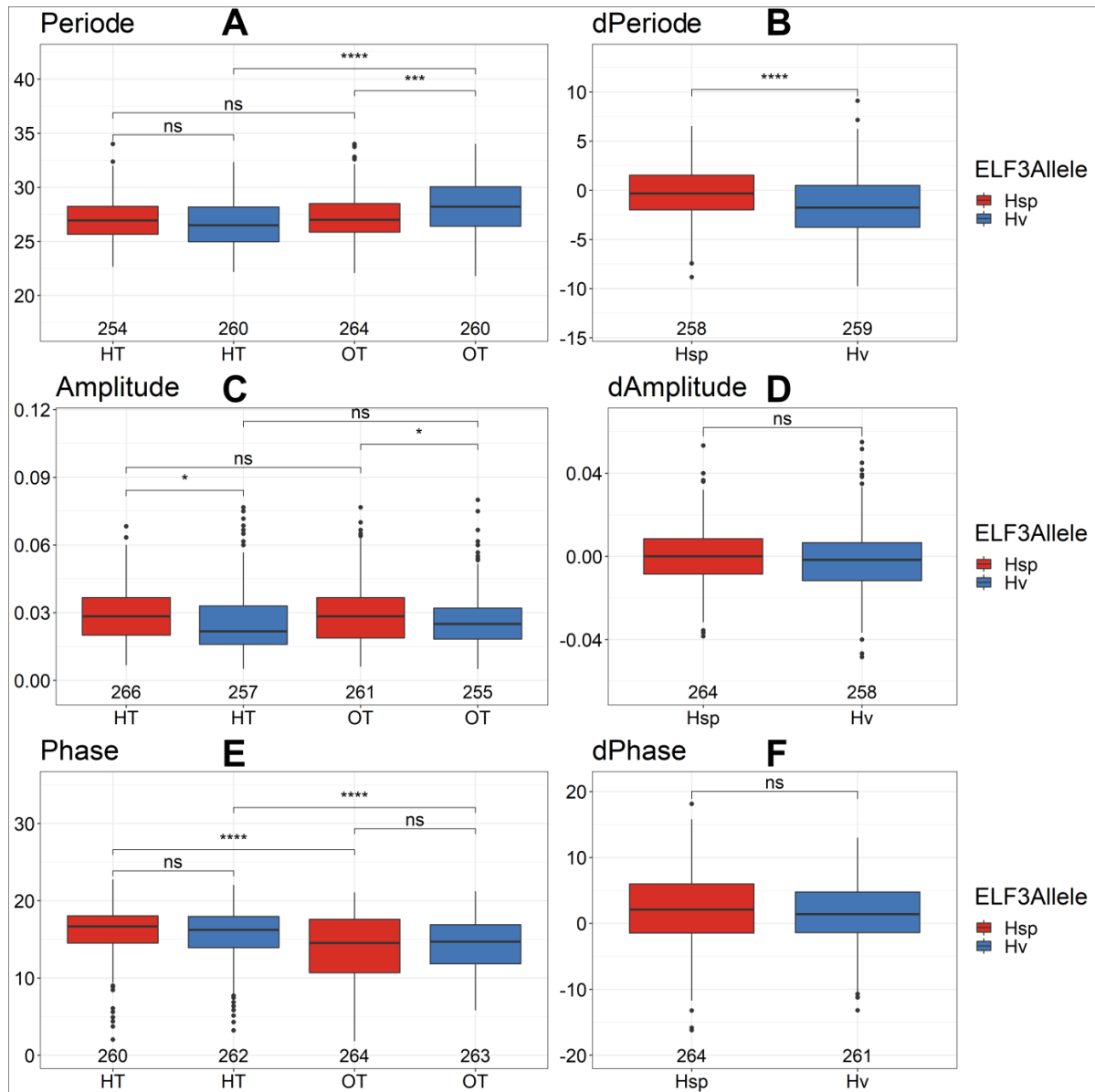


Abbildung 17 Vergleich der *ELF3*_{Hsp} und *ELF3*_{Hv}-Allel-tragenden Geschwisterlinien anhand der SensyPAM-Ergebnisse für Periode, Amplitude und Phase über alle untersuchten HIF-Paare.

Ergebnisse unter Optimaltemperatur (22°C, OT) und hoher Temperatur (32°C, HT) (A,C,E), sowie für das jeweilige Delta dieser Parameter (B,D,F). Boxplots zeigen Mediane und Interquartilsabstand (IQR) und Ausreißer wurden als 1,5 x IQR definiert. Sternchen zeigen signifikante Unterschiede (gemischtes Modell, Tabelle A23, Tabelle A24, *p < 0,05, ** p < 0,01 und *** p < 0,001) zwischen den *ELF3*_{Hsp}- bzw. *ELF3*_{Hv}-tragenden Linien unter OT bzw. HT an. Zahlen unterhalb der Boxplots zeigen die Linienanzahl an.

Bei diesem Vergleich zeigten die Linien mit *ELF3*_{Hv}-Allel unter OT eine signifikant höhere Periode als die Linien mit *ELF3*_{Hsp}-Allel (28,19 bzw. 27,41 h) (Abbildung 17A, Tabelle 14), unter

HT war hingegen kein Unterschied zu erkennen. *ELF3_{Hv}*-tragende Linien zeigten im Gegensatz zu *ELF3_{Hsp}*-tragenden Linien zudem eine signifikante Verkürzung (um 1,57 h) bei Erhöhung der Temperatur (Abbildung 17A, Tabelle 14). Die Amplitude war für die *ELF3_{Hv}*-Allel-tragenden Linien unter OT und HT jeweils signifikant niedriger als für die *ELF3_{Hsp}*-tragenden Linien (Abbildung 17C). Bei Temperaturerhöhung zeigten beide *ELF3*-Allele zudem keine signifikante Änderung der Amplitude. Die Phase zeigte nur signifikante Unterschiede bei Temperaturerhöhung, nicht jedoch zwischen den *ELF3*-Allelen unter OT bzw. HT (Abbildung 17E). Bei den Deltas konnten nur signifikante Unterschiede zwischen den *ELF3*-tragenden Linien für das Merkmal Periode festgestellt werden (Abbildung 17B,D,F).

Im Anschluss wurden die Unterschiede für die einzelnen HIF-Paare berechnet. Die deskriptive Statistik für jede einzelne HIF-Linie findet sich in der ergänzenden Tabelle A25. Es konnten unterschiedliche Effekte für alle drei Merkmale und signifikante Unterschiede sowohl zwischen den *ELF3*-Allelen jeweils unter OT und HT (Abbildung 18A, 19A, 20A, schwarze Sternchen) bzw. für die Deltas (Abbildung 18B, 19B, 20B, schwarze Sternchen) gefunden werden. Außerdem wurden für einzelne HIF-Paare signifikante Unterschiede zwischen HT und OT (Abbildung 18A, 19A, 20A, rote und blaue Sternchen) gefunden. *ELF3_{Hsp}*- und *ELF3_{Hv}*-tragende Linien unterschieden sich für Periode hauptsächlich unter OT und kaum unter HT. Die *ELF3_{Hv}*-tragende Linien wiesen meist die größere Periode auf (mit bis zu 3,04 h Unterschied) (Abbildung 18A, Tabelle 15). Ein Unterschied zwischen OT und HT war zudem hauptsächlich bei den *ELF3_{Hv}*-tragenden Linien zu finden (Tabelle 15). Der Unterschied zwischen OT und HT variierte für Periode zwischen -4,73 h (15_052_Hv) und +2.10 h (10_003_Hv) (Tabelle 15), wobei sich das Delta für *ELF3_{Hv}*-tragende Linien stärker von Null unterschied (Abbildung 18B). Beim Vergleich der Amplitude zeigten zumeist die *ELF3_{Hsp}*-tragenden Linien größere Amplituden (bis zu 0,017) (Abbildung 19A, Tabelle 15). Weiterhin war die Amplitude sowohl in manchen Linien unter OT und in anderen Linien unter HT größer. Die Deltas zeigten Werte zwischen -0,021 (16_105_Hv) und +0,028 (07_020_Hv) (Tabelle 15) und die *ELF3_{Hv}*-tragenden Linien unterschieden sich meist stärker von Null als die *ELF3_{Hsp}*-tragenden Linien (Abbildung 19B). Der Vergleich der Phase zeigte unter OT kleinere Werte (bis -3,68 h) und unter HT größere Werte (bis +7,87 h) für die *ELF3_{Hsp}*-tragenden Linien. Der Temperaturvergleich zeigt zudem, dass die Phase unter OT meist kleiner war als unter HT, wobei dies für einige Ausnahmen genau umgekehrt war (HIFs 16_105 bis 25_002) (Abbildung 20A, Tabelle 15). Die Deltas zeigten größere Abweichungen von Null für die *ELF3_{Hsp}*-tragenden Linien (Abbildung 20B).

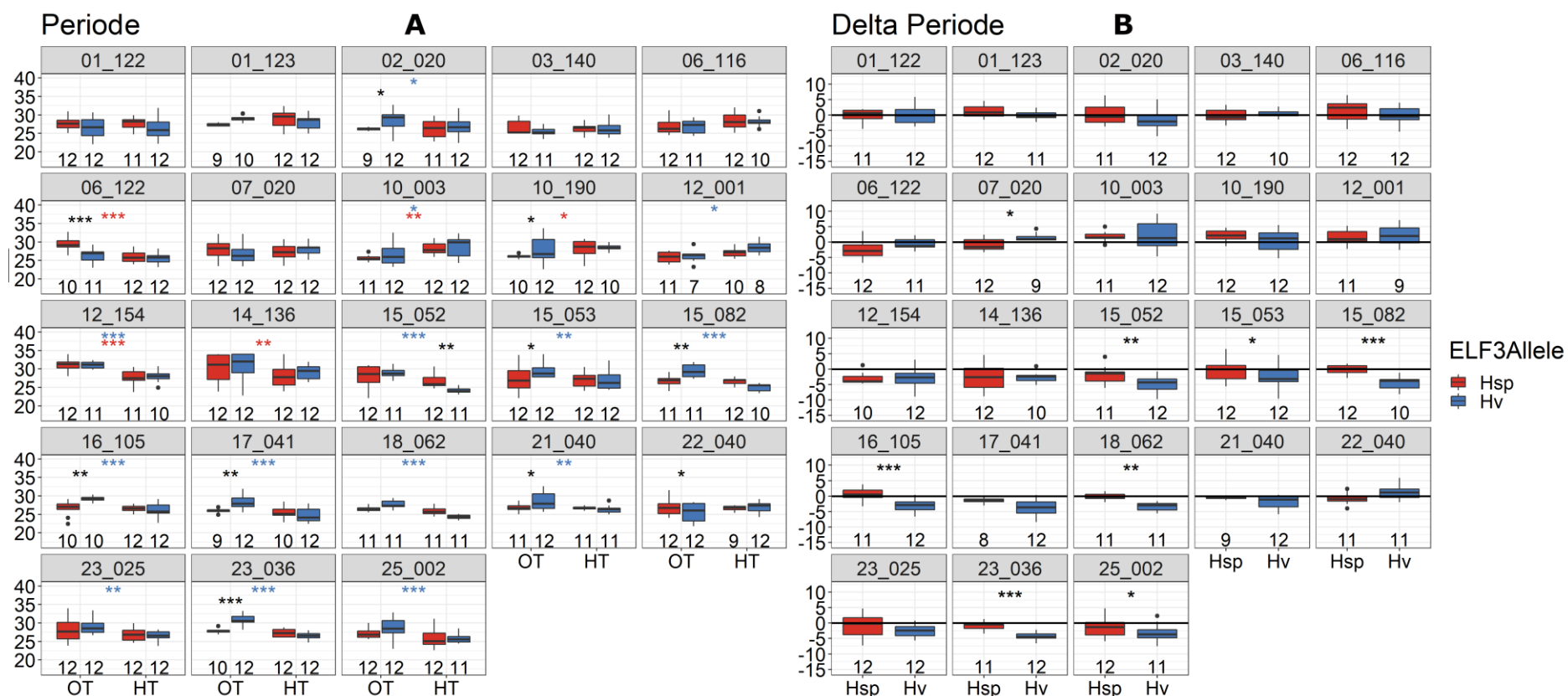


Abbildung 18 Vergleich der $ELF3_{Hsp}$ und der $ELF3_{Hv}$ -Allel-tragenden Geschwisterlinien anhand der SensyPAM-Ergebnisse für die Periode für jedes untersuchte HIF-Paar.

Ergebnisse unter Optimaltemperatur (OT, 22°C) und hoher Temperatur (HT, 32°C) (A), sowie für das Delta zwischen HT und OT (B). Boxplots zeigen Mediane und Interquartilsabstand (IQR) und Ausreißer wurden als 1,5 x IQR definiert. Sternchen zeigen signifikante Unterschiede (gemischtes Modell, * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$ und *** $p < 0,001$), wobei schwarze Sternchen den Unterschied zwischen den Schwesterlinien zeigen und rote bzw. blaue Sternchen den Unterschied zwischen OT und HT für die jeweiligen $ELF3_{Hsp}$ - bzw. $ELF3_{Hv}$ -tragenden Linien. Zahlen unterhalb der Boxplots zeigen die Anzahl biologischer Wiederholungen an.

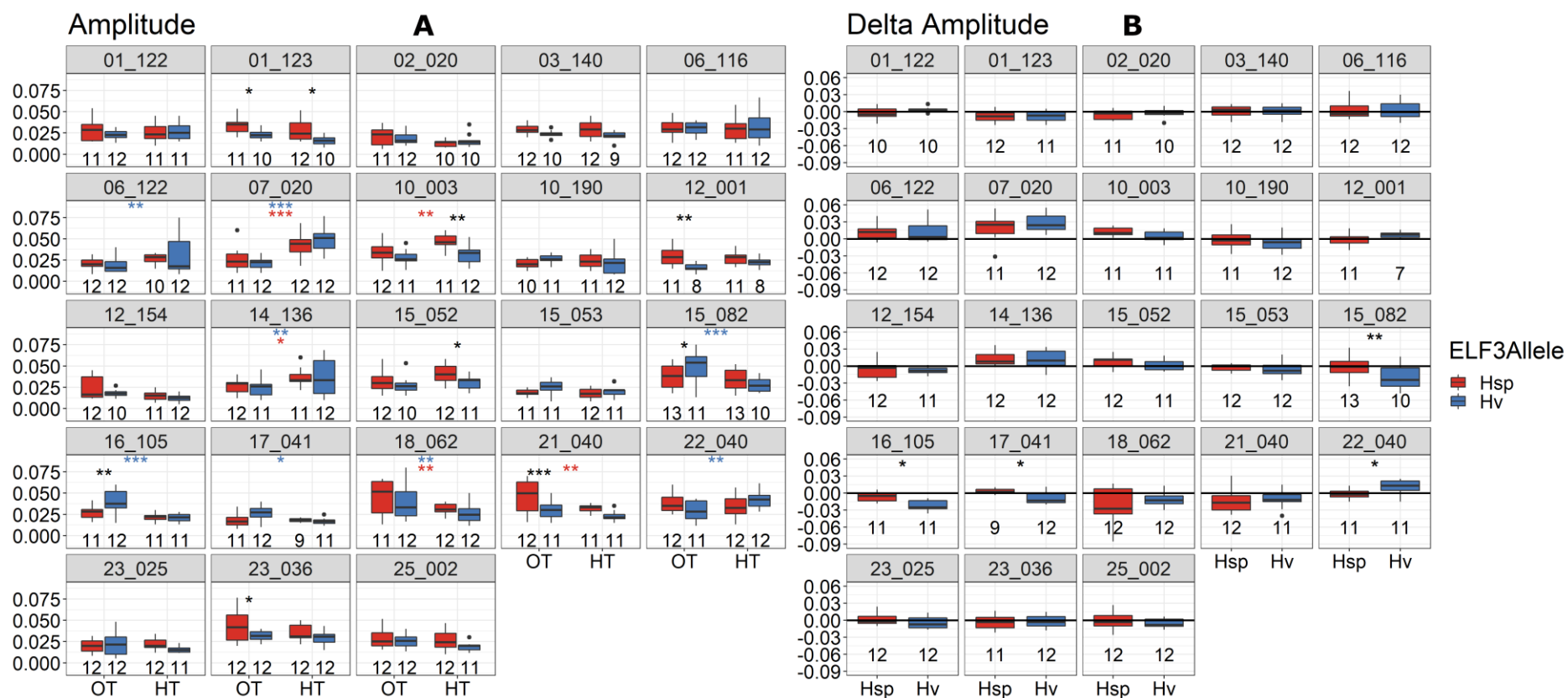


Abbildung 19 Vergleich der $ELF3_{Hsp}$ und der $ELF3_{Hv}$ -Allel-tragenden Geschwisterlinien anhand der SensyPAM-Ergebnisse für die Amplitude für jedes untersuchte HIF-Paar.

Ergebnisse unter Optimaltemperatur (OT, 22°C) und hoher Temperatur (HT, 32°C) (A), sowie für das Delta zwischen HT und OT (B). Boxplots zeigen Mediane und Interquartilsabstand (IQR) und Ausreißer wurden als 1,5 x IQR definiert. Sternchen zeigen signifikante Unterschiede (gemischtes Modell, * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$ und *** $p < 0,001$), wobei schwarze Sternchen den Unterschied zwischen den Schwesterlinien zeigen und rote bzw. blaue Sternchen den Unterschied zwischen OT und HT für die jeweiligen $ELF3_{Hsp}$ - bzw. $ELF3_{Hv}$ -tragenden Linien. Zahlen unterhalb der Boxplots zeigen die Anzahl biologischer Wiederholungen an.

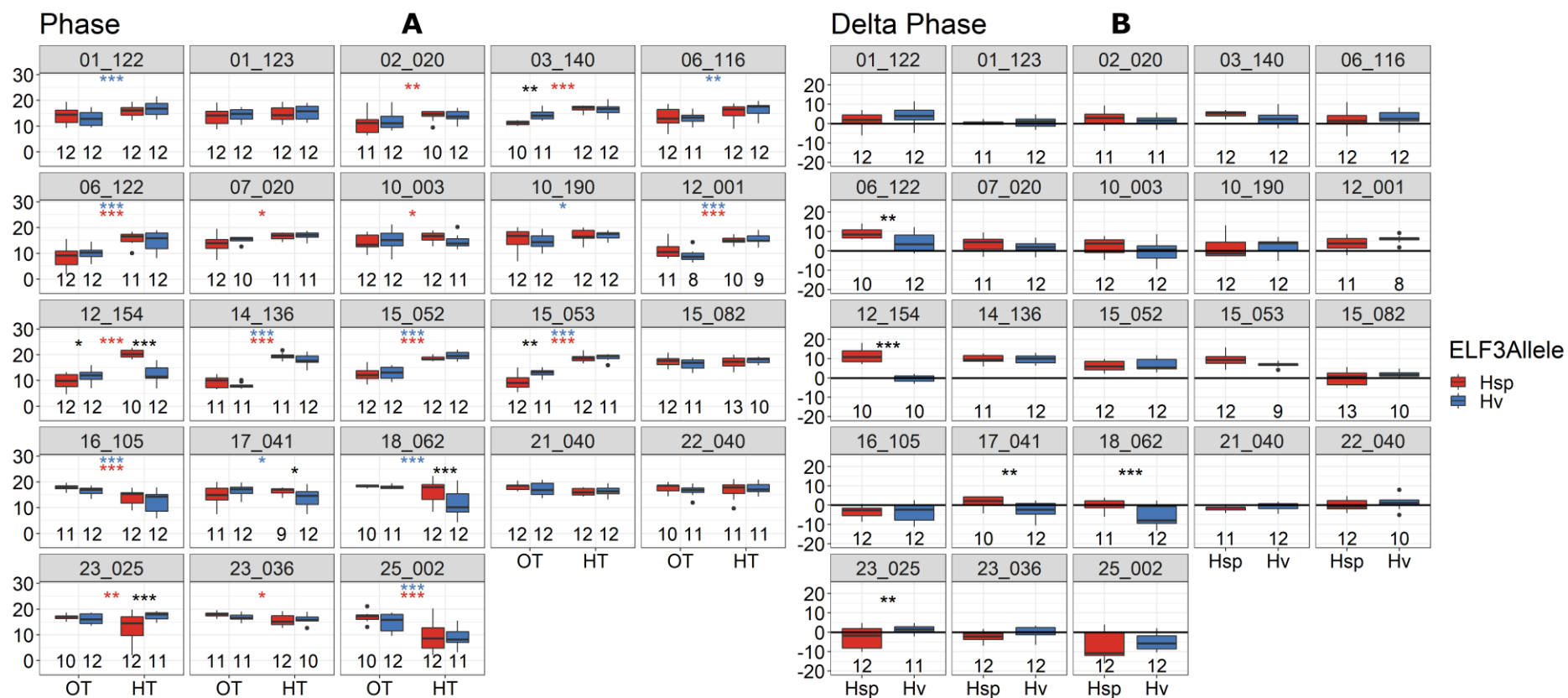


Abbildung 20 Vergleich der *ELF3_{Hsp}* und der *ELF3_{Hv}*-Allel-tragenden Geschwisterlinien anhand der SensyPAM-Ergebnisse für die Phase für jedes untersuchte HIF-Paar.

Ergebnisse unter Optimaltemperatur (OT, 22°C) und hoher Temperatur (HT, 32°C) (A), sowie für das Delta zwischen HT und OT (B). Boxplots zeigen Mediane und Interquartilsabstand (IQR) und Ausreißer wurden als 1,5 x IQR definiert. Sternchen zeigen signifikante Unterschiede (gemischtes Modell, *p < 0,05, ** p < 0,01 und *** p < 0,001), wobei schwarze Sternchen den Unterschied zwischen den Schwesterlinien zeigen und rote bzw. blaue Sternchen den Unterschied zwischen OT und HT für die jeweiligen *ELF3_{Hsp}*- bzw. *ELF3_{Hv}*-tragenden Linien. Zahlen unterhalb der Boxplots zeigen die Anzahl biologischer Wiederholungen an.

Tabelle 15 Signifikante Unterschiede zwischen den HIF-Geschwisterlinien für alle Sensy-PAM-Parameter.

Familie	Periode			Amplitude			Phase			Periode		Amplitude		Phase		n	
	OT	HT	Δ	OT	HT	Δ	OT	HT	Δ	Hsp	Hv	Hsp	Hv	Hsp	Hv		
Berechnung	Hsp-Hv			Hsp-Hv			Hsp-Hv			HT-OT		HT-OT		HT-OT			
01_122														3,95		1	
01_123				0,010	0,012											2	
02_020	-2,20										-1,65			2,52		3	
03_140									-3,09					4,85		2	
06_116															2,65	1	
06_122	3,31								4,63	-2,28		0,012	9,03	4,40		6	
07_020			-2,37									0,019	0,028	3,34		4	
10_003					0,015						1,83	2,10	0,013		2,32	5	
10_190	-1,83										2,03				2,32	3	
12_001				0,013								1,97		3,58	5,97	4	
12_154									-2,15	7,87	11,77	-3,06	-2,86		11,40	6	
14_136											-2,46		0,013	0,011	9,68	9,67	5
15_052		2,61	2,81		0,010							-4,73			6,13	6,72	6
15_053	-2,04		2,16						-3,68			-2,56			9,40	6,84	6
15_082	-2,69		4,41	-0,010		0,016					-4,50		-0,020			6	
16_105	-2,64		3,62	-0,013		0,015					-3,04		-0,021	-3,54	-3,82	8	
17_041	-2,40					0,012		2,49	4,32		-3,74		-0,009		-2,66	7	
18_062			3,17					4,97	5,31		-3,41	-0,020	-0,012		-5,56	7	
21_040	-1,91			0,017							-2,02	-0,013				4	
22_040	1,65					-0,013							0,011			3	
23_025									-4,05	-4,15		-2,47			-2,70	4	
23_036	-3,04		3,63	0,011							-4,38			-2,13		5	
25_002			2,16								-3,77			-7,15	-5,23	4	
n	10	1	8	6	3	4	3	4	5	5	14	5	8	14	12		

Unterschiede für $ELF3_{Hsp}/ELF3_{Hv}$ unter OT und HT bzw. Delta (Δ) sind im linken Tabellenteil dargestellt, wobei immer der Effekt der $ELF3_{Hsp}$ -tragenden Linie im Vergleich zur $ELF3_{Hv}$ -tragenden Linie zu sehen ist, und Unterschiede zwischen den Temperaturen jeweils für Hsp und Hv sind im rechten Tabellenteil dargestellt, wobei immer der Effekt unter HT im Vergleich zu OT angezeigt wird (einseitige ANOVA, * $p < 0,05$). Die ganz rechte Spalte und die unterste Zeile zeigen die Anzahl (n) an signifikanten Unterschieden pro Zeile/Spalte an.

4 Diskussion

4.1 Feldversuche

Die Feldversuche wurden 2019 mit 25 HIF-Paaren aus 18 verschiedenen HEB-Familien durchgeführt und im Folgejahr 2020 mit einer daraus selektierten Auswahl der vielversprechendsten 12 HIF-Paare (aus 9 HEB-Familien). Daher wird nun zuerst die Evaluierung des ersten Versuchsjahres durchgeführt, um die weitere Selektion an Linien zu erklären, bevor dann die HIF-Paare, die in beiden Jahre untersucht wurden, ausführlich evaluiert werden.

4.1.1 Ergebnisse des ersten Feldversuchsjahres 2019 führen zu Eingrenzung selektierter Linien und Merkmale für zweites Versuchsjahr

Für das Versuchsjahr 2019 konnte für alle Merkmale eine breite Variation zwischen den Genotypen (Tabelle 5 und Tabelle A8) mit mittelhohen Variationskoeffizienten (CVs) beobachtet werden. Wie erwartet, war die Variation für den Elite-Elternteil bzw. Kontrollsorte „Barke“ nicht so hoch wie die Variation für die untersuchten HIF-Paare. Die Variationen für den errechneten Ertrag YLD sind besonders hoch, was durch die hohe Variation des Merkmals EAR und dessen Erhebungsmethode erklärt werden kann. Wenn bei drei recht kurzen Reihen (1,5 m mit jeweils 50 Samen) in der mittleren Reihe auf einer Länge von 50 cm die Anzahl an Ähren der dort stehenden Pflanzen gezählt wird, können gewisse Randeffekte immer noch einen sehr großen Einfluss haben. Hinzu kommt, dass 50 cm ein sehr kleiner Ausschnitt sind und bei der Aussaat von durchschnittlich 16-17 Körnern in diesem Bereich die tatsächliche Keimungsrate die Ährenanzahl sehr stark beeinflusst. Die Variation des gemessenen Ertrags YLD2 ist ähnlich hoch (Tabelle 5). Als Ursache hierfür ist die recht kleine Parzellengröße in 2019 zu nennen. Auch die Wiederholbarkeit ist für fast alle Merkmale 2019 mit $>0,85$, außer für die Merkmale EAR (0,445) und YLD (0,665) sehr hoch (Tabelle 6).

Die Leistungsfähigkeit jeder HIF-Linie und der Unterschied zwischen den HIF-Schwesterlinien, die das wilde $ELF3_{Hsp}$ - bzw. das Elite- $ELF3_{Hv}$ -Allel tragen, wurden berechnet (Tabelle A8), wobei einige signifikante Effekte des $ELF3_{Hsp}$ -Alleles im Vergleich zum $ELF3_{Hv}$ -Allel festgestellt werden konnten (Abbildung 8, Tabelle 7). Die meisten Effekte betreffen hierbei das Merkmal HEA. Allgemein, lässt sich eine schnellere Entwicklung der Pflanzen mit dem $ELF3_{Hsp}$ -Allele feststellen sowie in ein paar Fällen eine geringere Pflanzenhöhe (Abbildung 8), was Ergebnisse, die mittels genomweiter Assoziationsstudien in früheren Studien geschätzt wurden (Herzig *et al.*, 2018; Maurer *et al.*, 2016), bestätigt. Auch eine familienspezifische Effektvariation der $ELF3_{Hsp}$ -Allele, wie in Herzig *et al.* (2018), konnte beobachtet werden. Weiterhin wurde in einigen Fällen weniger Körner pro Ähre und ein geringes

Tausendkorngewicht festgestellt. Vermutlich hatten die Pflanzen durch die schnellere Entwicklung einen kleineren Zeitraum für Assimilation, Kornfüllung und Biomasseproduktion, was zu geringerer Pflanzenhöhe und geringeren Ertragskomponenten führte. Effekte auf den Ertrag selbst gibt es stark gegensätzliche in Familie 16 und 17. Diese Effekte spiegeln sich auch in der gemessenen Biomasse und dem Harvest Index wieder, jedoch nicht im berechneten Ertrag. Widersprüchlich ist in Linie 17_041_*ELF3_{Hsp}* außerdem, dass hier ein signifikant geringeres TGW vorliegt, aber auch ein signifikant höherer YLD2.

Für das zweite Versuchsjahr wurden größere Plots geplant, um die Ernte mit dem Mähdrescher durchführen zu können und um vorallem für den Ertrag verlässlichere Phänotypdaten zu erhalten. Zu diesem Zweck wurden die vielversprechendsten Linien ausgewählt (Tabelle 7). Die weitere Interpretation der Ergebnisse eben dieser Linien erfolgte zusammen mit den Ergebnissen des zweiten Feldversuchsjahres (Kapitel 4.1.3). Für die weitere Selektion wurde neben den Effekten auf die Merkmale möglichst auf eine gute Dreschbarkeit und eine geringe Spindelbrüchigkeit geachtet. Unglücklicherweise zeigten genau die Linien mit guter Dreschbarkeit und geringer Spindelbrüchigkeit, abgesehen von HIF 10_190, keine Effekte auf eines der Merkmale (Tabelle 7). Da die HIFs 01_122, 01_123, 02_020, 06_116, 11_025, 15_052, 15_053, 22_040 und 23_025 bereits im ersten Jahr keinerlei *ELF3_{Hsp}*-Effekte zeigten, wurden sie direkt ausgeschlossen. Aufgrund sehr starker Spindelbrüchigkeit (Tabelle 7) und der daher nicht möglichen Ernte mit dem Mähdrescher, sowie ebenfalls kaum vorhandener Effekte wurden außerdem die Linien 06_122, 14_136, 15_082 und 23_036 aussortiert. Die Linien 16_105 und 17_041 wurden trotz starker Spindelbrüchigkeit selektiert, da sie viele *ELF3_{Hsp}*-Effekte zeigten, vor allem den Ertrag betreffend (Abbildung 8, Tabelle 7). Linien mit einem Effekt auf HEA oder YLD wurden für das zweite Versuchsjahr ausgewählt, da diese Merkmale die wichtigsten Merkmale in diesem Versuch darstellen. Bei den HIF-Paaren 10_190, sowie 12_001 und 12_154 konnten Effekte nachgewiesen werden, insbesondere, was HEA angeht. Um Unterschiede zwischen verschiedenen HIF-Paaren innerhalb einer HEB-Familie untersuchen zu können, wurden trotz fehlender *ELF3_{Hsp}*-Effekte die Linien 10_003 und 12_111 ebenfalls selektiert. Die übrigen 5 Linien 03_140, 07_020, 18_062, 21_040 und 25_002_BC2 wurden aufgrund ihrer Effekte und guten Handhabung bezüglich Spindelbrüchigkeit und Dreschbarkeit ebenfalls für das zweite Versuchsjahr selektiert. Das Merkmal Biomasse und somit auch der Harvest Index, wurden im zweiten Versuchsjahr nicht mehr erfasst bzw. berechnet. Einerseits war die Erfassung der Biomasse aufgrund der größeren Plots mittels des vorhandenen Mähdreschers nur schwer bzw. ungenau möglich, zudem haben die wenigen gefundenen Effekte ohnehin stark mit den Ergebnissen des gemessenen Ertrags korreliert (0,78; $p < 0,001$, Abbildung A2) und somit hätte der Nutzen dieser Daten letztendlich in keinem Verhältnis zum Aufwand gestanden.

4.1.2 *Phänotypische Variation suggeriert jahresweise Analyse*

Nach der Durchführung des zweiten Versuchsjahres, werden nun im Folgenden die Daten derjenigen HIFs verglichen, die in beiden Versuchsjahren vorkamen. Aufgrund der höheren Wiederholbarkeiten und Heritabilitäten (Tabelle 6) wurden für die folgenden Analysen die Einheit GDD für die Merkmale SEL und MAT und die Einheit Tage für die übrigen Entwicklungsmerkmale verwendet (ausführlichere Erläuterungen dazu finden sich im Kapitel 2.3.1.2).

Auch nach dem zweiten Versuchsjahr wurde eine breite Variation für alle Merkmale beobachtet, sowohl zwischen den Genotypen als auch zwischen den Jahren (Abbildung 6, Tabelle 5, Tabelle A8) mit mittelhohen Variationskoeffizienten in beiden Jahren. Wie erwartet, war die Variation auch hier für den Elite-Elternteil und die Kontrollsorte Barke nicht so hoch wie die Variation für die untersuchten HIF-Paare. Die Variation für YLD war ebenfalls besonders hoch, was wieder durch die hohe Variation des Merkmals EAR erklärt werden kann. Im Jahr 2020 zeigten die Pflanzen für alle Entwicklungsmerkmale mit Ausnahme von RIP und SEL [GDD] eine schnellere Entwicklung als im Jahr 2019 (Tabelle 5). Für das Merkmal SEL zeigten die Pflanzen im Jahr 2020 eine schnellere Entwicklung, wenn man diese Wachstumsphase in Tagen vergleicht, während die GDD-Werte im Jahr 2019 niedriger waren, was zeigt, dass die durchschnittliche Temperatur im Jahr 2020 während dieser Wachstumsphase höher war als im Jahr 2019. Außerdem waren die Pflanzen im Jahr 2020 kleiner und alle Ertragskomponenten wiesen niedrigere Werte auf. Vor allem der Ertrag war im Jahr 2020 unerwartet niedrig. Vermutlich führte die allgemein schnellere phänologische Entwicklung im Jahr 2020 zu einer kürzeren Wachstumsperiode (z.B. aufgrund unterschiedlicher Witterungsbedingungen (Abbildung 4) und ließ den Pflanzen weniger Zeit für Assimilation, Kornfüllung und Biomasseproduktion, was zu kleineren Pflanzen, niedrigeren Ertragskomponenten und folglich zu einem geringeren Kornertrag führte. Der durchschnittliche Kornertrag für Sommergerste in Deutschland lag im Jahr 2020 bei 55,6 dt/ha (Federal Ministry of Food and Agriculture, 2020). In dieser Studie waren sowohl der errechnete Ertrag YLD sowie der gemessene Ertrag YLD2 im Jahr 2019 sehr hoch (97,58 dt/ha bzw. 70,73 dt/ha), während der Ertrag im Jahr 2020 weit darunter lag (38,78 dt/ha bzw. 14,73 dt/ha). Es fällt außerdem auf, dass YLD2 jeweils viel niedriger war als YLD, was einerseits an der Überschätzung von YLD durch die Erfassungsmethode, vor allem von EAR, liegen könnte und andererseits an den Unterschieden in den Ernte-Methoden (Handernte in 2019 und Mähdrescher-Ernte 2020). Der große Unterschied zwischen den Jahren kommt neben den unterschiedlichen Umweltbedingungen sowie den verschiedenen Ernte-Methoden wahrscheinlich zusätzlich durch eine Überschätzung von YLD aufgrund der geringen Parzellengröße im Jahr 2019. Die Wiederholbarkeiten (Rep) für YLD bestätigen dies, da die Wiederholbarkeit (Rep) im Jahr 2019 viel niedriger war als für YLD im Jahr 2020 (Tabelle 6).

Barke als Kontrolle bestätigt dies ebenfalls, da 2019 ein YLD von 127,43 dt/ha und 2020 von 60,73 dt/ha berechnet wurde und letzterer Wert mit dem Durchschnittsertrag von 59,5 dt/ha für Barke in einer früheren Studie in Halle übereinstimmt (Wiegmann *et al.*, 2019), wo der Ertrag allerdings gemessen wurde. In dieser Studie zeigten die HEB-Linien ebenfalls niedrigere Erträge als Barke. Für YLD2 hingegen sind die Wiederholbarkeiten in 2019 und 2020 im Vergleich zu YLD jeweils recht hoch (Tabelle 6), was vermutlich an der Erfassungsmethode liegt, denn YLD2 wurde gemessen, während YLD aus den drei Ertragsparametern ermittelt wurde und sich dadurch mehr Variation für den Parameter ergibt. YLD2 für Barke war in beiden Jahren (mit 87,46 bzw. 36,74 dt/ha) im Vergleich zum errechneten Ertrag jedoch deutlich niedriger und nicht vergleichbar mit dem Ertrag aus Wiegmann *et al.* (2019). Im Gegensatz zur Wiederholbarkeit, ist die H^2 für YLD2 jedoch geringer als für YLD, da es in beiden Jahren unterschiedlich ermittelt wurde (Hand- bzw. Mähdrescher-Ernte). Dies wird zudem durch die sehr geringe Kreuzkorrelation für YLD2 (0,15) im Vergleich zu YLD (0,42) unterstützt (Abbildung 6). Weiterhin zeigt die ANOVA eine signifikante Genotyp x Jahr-Interaktion für YLD2 und nicht für YLD. Eine signifikante Interaktion für Genotyp x Jahr zeigt in Fall von YLD2, dass manche Genotypen in Abhängigkeit von der Ernte-Methode besser oder schlechter performten. YLD2 wäre theoretisch das aussagekräftigere Merkmal, auf das mehr Fokus gelegt werden sollte, weil es direkt gemessen wurde, jedoch besteht in dieser Studie die Limitierung in den verschiedenen Erntemethoden zwischen den Jahren und in der Kombination aus Spindelbrüchigkeit mancher Linien und der erschwerten Ernte mit dem Mähdrescher. Da die Ertragsmessung zwischen den beiden Jahren unterschiedlich war und sich im zweiten Jahr durch den Mähdrescher stark vom ersten Jahr unterschied, ist YLD in diesem Fall ein sehr guter Parameter für die Vergleichbarkeit zwischen den Linien in beiden Jahren.

Letztendlich lässt sich feststellen, dass neben der ANOVA auch die deskriptive Statistik den Unterschied zwischen den beiden Versuchsjahren unterstreicht (Abbildung 6, Tabelle 5), was bedeutet, dass Unterschiede in entwicklungs- und ertragsbezogenen Merkmalen zwischen den beiden Jahren hauptsächlich durch unterschiedliche Umweltbedingungen erklärt werden können (Abbildung 4). Die Entscheidung, beide Versuchsjahre getrennt auszuwerten, wird weiterhin durch die Korrelationen unterstützt (Abbildung 6 und Abbildung 7). Pearson-Korrelationskoeffizienten (r) von Merkmalen wurden zwischen den beiden Jahren (Abbildung 6) und auch für beide Jahre getrennt berechnet (Abbildung 7). Die Kreuzkorrelationen der Merkmale zwischen den Jahren waren hoch (0,53-0,87) und hoch signifikant, mit Ausnahme des Ertrags YLD (0,42) bzw. YLD2 (0,15) (Abbildung 6), was zeigt, dass der Umwelteinfluss bei diesem Merkmal am größten ist. SHO, HEA, RIP, GNE und TGW wiesen sehr hohe Korrelationen auf ($r > 0,7$), was darauf hindeutet, dass diese Merkmale weniger durch Umweltfaktoren beeinflusst wurden als die übrigen Merkmale. Für die einzelnen Jahre stehen

die Korrelationen im Einklang mit früheren Ergebnissen in HEB-25 (Herzig *et al.*, 2018; Maurer *et al.*, 2016; Wiegmann *et al.*, 2019). Mit größeren Parzellengrößen verbesserten sich die Korrelationen im Jahr 2020 für die meisten Merkmale, insbesondere für EAR, da dies aufgrund der Messmethode das empfindlichste Merkmal war. Auch der berechnete und gemessene Ertrag korrelierten 2020 mit 0,44 besser miteinander als 2019 (0,31) (Abbildung 7A). Die Tatsache, dass die Korrelationen der Pflanzenentwicklung mit dem Ertrag zwischen 2019 und 2020 sehr unterschiedlich waren, lässt sich auf die Ertragskomponenten zurückführen. In 2019 waren GNE und Pflanzenentwicklung stärker positiv korreliert, während in 2020 EAR und Pflanzenentwicklung stärker negativ korreliert waren (Abbildung 7A). Darüber hinaus waren die Korrelationen zwischen HEA und YLD in beiden Jahren bei den *ELF3_{Hv}*-tragenden Linien stärker (0,23 in 2019 und -0,37 mit $p < 0,01$ in 2020) als bei den *ELF3_{Hsp}*-tragenden Linien (0,07 in 2019 und -0,24 in 2020) (Abbildung 7B), was zeigt, dass die Effekte recht dynamisch sind und die Umwelteffekte möglicherweise durch das *ELF3_{Hsp}*-Allel gedämpft werden. Interessant sind außerdem die unterschiedlichen Korrelationen von YLD und YLD2 mit den verschiedenen Wachstums- und Ertragsparametern, vor allem im Jahr 2019. Insgesamt unterscheiden sich die Ergebnisse zwischen den Jahren, was darauf hindeutet, dass die beiden Feldjahre recht unterschiedlich sind und es sinnvoll ist, beide Jahre getrennt auszuwerten. Hohe Wiederholbarkeiten und Heritabilitäten (Tabelle 6) zeigen zudem, dass die Messungen zuverlässig sind. Niedrigere H^2 -Werte, z. B. für HEI und SEL, stehen im Einklang mit niedrigeren Korrelationen zwischen den Jahren (Abbildung 6), was zeigt, dass sie stark von den Umweltbedingungen beeinflusst wurden und damit die Unterschiede zwischen den beiden Versuchsjahren erneut unterstreicht. Darüber hinaus ist die getrennte jährliche Auswertung interessant, da sich bereits gezeigt hat, dass die *ELF3*-Effekte von Gerste in Abhängigkeit von der Umwelt variieren (Herzig *et al.*, 2018).

4.1.3 Vergleich von HIFs zeigt Effekte zwischen HIF-Schwesterlinien

Für alle HIF-Paare, für die zweijährige Daten vorliegen, werden nun im Folgenden die Effekte von *ELF3_{Hsp}* mit denen von *ELF3_{Hv}* jahresweise miteinander verglichen. Zum besseren Vergleich wurde aus den bereits vorgestellten Ergebnissen (Kapitel 3.1.2) eine entsprechende gemeinsame Abbildung bzw. Tabelle erzeugt (Abbildung 21, Tabelle 16).

Wie es bereits in den einjährigen Daten sichtbar war, lässt sich auch im zweiten Jahr eine schnellere Entwicklung und geringere Höhe der Pflanzen mit *ELF3_{Hsp}*-Allel feststellen (Abbildung 21 und Tabelle 16), was wieder die Ergebnisse, die mittels genomweiter Assoziationsstudien in früheren Studien geschätzt wurden (Herzig *et al.*, 2018; Maurer *et al.*, 2016), bestätigt.

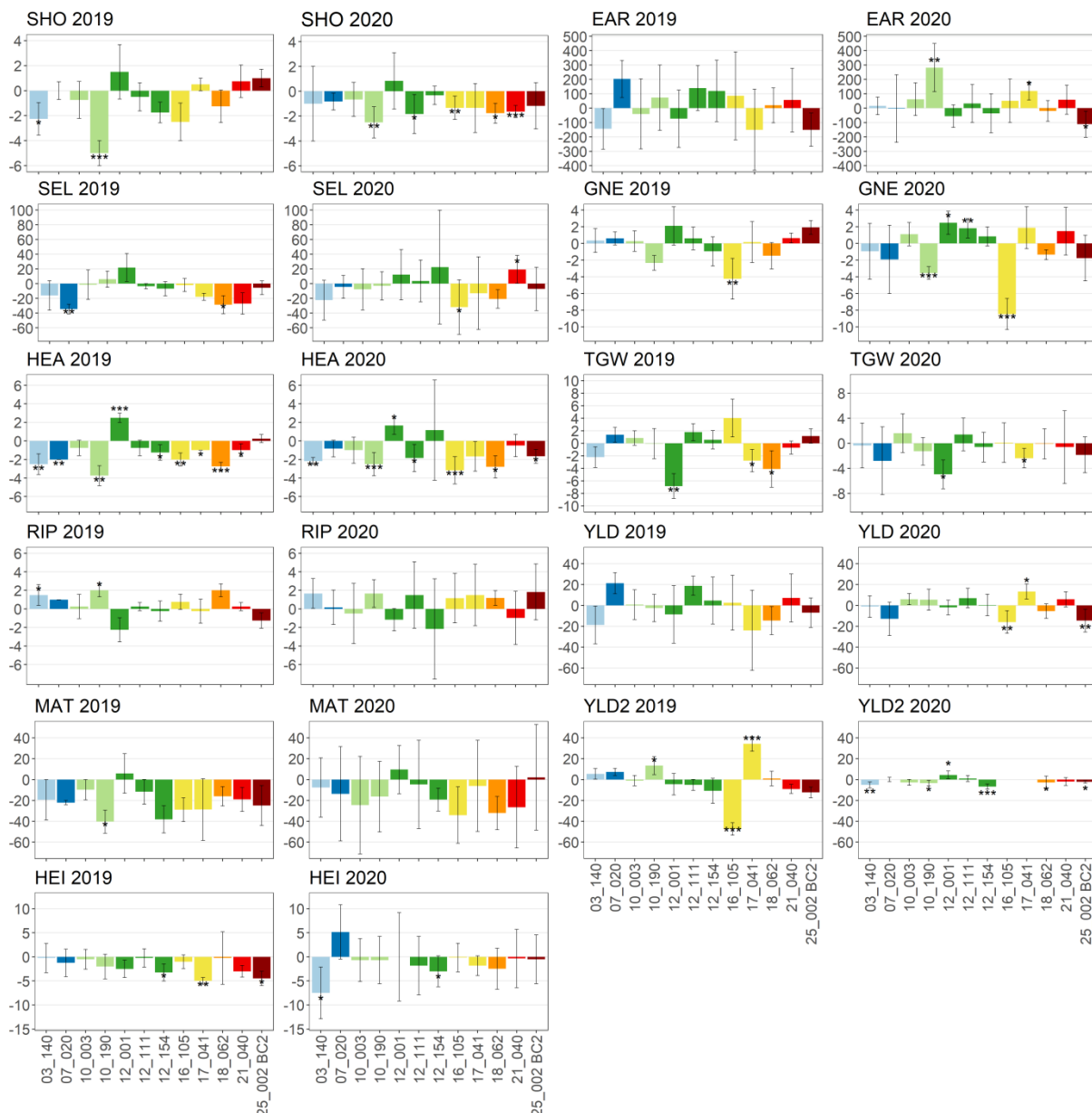


Abbildung 21 Merkmalsunterschiede zwischen den beiden Schwesterlinien eines jeden HIF-Paares ($ELF3_{Hsp}$ im Vergleich zu $ELF3_{Hv}$) pro Jahr.

Entwicklungsparametern stehen auf der linken und Ertragsparametern auf der rechten Seite. Linien mit zwei identischen ersten Ziffern stammen von demselben Wilddonor. Die Einheiten der Merkmale sind in Tabelle 3 angegeben. Sternchen weisen auf einen signifikanten Unterschied zwischen Schwesterlinien hin (einseitige ANOVA, * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$ und *** $p < 0,001$) und Fehlerbalken zeigen Standardabweichungen. Mittelwerte und Standardabweichungen basieren auf den Unterschieden pro HIF-Paar pro Block. Die Balken sind entsprechend dem in Tabelle 10 definierten $ELF3$ -Protein-Typ eingefärbt.

Auch familien-spezifische Effektvariation der $ELF3_{Hsp}$ -Allele wie in Herzig *et al.* (2018) konnte wieder beobachtet werden. Im Vergleich zu Herzig *et al.* (2018) sind die in der aktuellen Studie beobachteten Effekte vielfältiger und extremer. Wahrscheinlich ist dies auf die relativ grobe Effektschätzung im GWAS-Modell von Herzig *et al.* (2018) zurückzuführen, da diese auf Linien mit unterschiedlichem genetischen Hintergrund basiert. In der aktuellen Studie dürften die

Effektschätzungen zuverlässiger sein, da der genetische Hintergrund der HIF-Schwesterlinien nahezu identisch ist. Im Gegensatz zu den Entwicklungsmerkmalen zeigten die Ertragsparameter EAR, GNE und TGW sowie YLD und YLD2 jedoch unterschiedliche Effektrichtungen zwischen den HIF-Schwesterlinien.

Tabelle 16 Signifikante $ELF3_{Hsp}$ -Effekte für alle Merkmale.

Familie	Jahr	SHO	SEL	HEA	RIP	MAT	HEI	EAR	GNE	TGW	YLD	YLD2
03_140	2019	-2,25		-2,50	1,50							
03_140	2020			-2,17			-7,50					-5,18
07_020	2019		-34,51	-2,00								
07_020	2020											
10_003	2019											
10_003	2020											
10_190	2019	-5,00		-3,75	2,00	-40,39						13,33
10_190	2020	-2,50		-2,50				282,22	-3,55			-3,41
12_001	2019			2,50						-6,84		
12_001	2020			1,67					2,47	-4,97		4,43
12_111	2019											
12_111	2020	-1,83		-1,83					1,83			
12_154	2019			-1,25			-3,25					
12_154	2020						-3,00					-6,75
16_105	2019			-2,00					-4,23			-47,34
16_105	2020	-1,33	-31,83	-3,17					-8,47		-15,96	-
17_041	2019			-1,00			-5,00			-2,78		34,19
17_041	2020							120,00		-2,38	13,21	-
18_062	2019		-28,52	-2,75						-4,11		
18_062	2020	-1,53		-2,75								-2,99
21_040	2019			-1,00								
21_040	2020	-1,40	16,93									
25_002 BC2	2019						-4,50					
25_002 BC2	2020			-1,67				-111,11			-14,51	-2,23

Grün und rot gefärbte Kästchen zeigen signifikant positive bzw. negative $ELF3_{Hsp}$ -Effekte in der jeweiligen Merkmalseinheit (siehe Tabelle 3). Bei nicht signifikanten Effekten sind die Felder leer.

Es wurden mehrere signifikante Effektunterschiede gefunden, insbesondere für die Merkmale SHO und HEA, von denen sich die meisten in beiden Jahren bestätigen (Abbildung 21 und Tabelle 16). Die stärksten Effekte wurden in HIF 10_190 gefunden, wo die $ELF3_{Hsp}$ -Alleltragende Linie für SHO bis zu 5,00 Tage früher, für HEA bis zu 3,75 Tage früher und für MAT bis zu 40,39 GDD früher war, was 1,75 Tagen im Jahr 2019 entspricht (Tabelle A8). Signifikante Effektunterschiede in 10_190 konnten auch für die Merkmale RIP, EAR, GNE und YLD2 gefunden werden. Allerdings ist bereits hier anzumerken, dass, obwohl HIF 10_003 vom gleichen Wilddonor (HID_102) wie 10_190 stammt und somit das gleiche $ELF3_{Hsp}$ -Allel besitzt, die starken phänotypischen Effekte von 10_190 interessanterweise nicht in 10_003 beobachtet werden konnten. Dies deutet auf das Vorhandensein weiterer Faktoren hin, die die Unterschiede in den $ELF3_{Hsp}$ -Alleleffekten bestimmen und machen eine Überprüfung des genetischen Hintergrunds (siehe Kapitel 4.3.2) und eine Genexpressionsanalyse (siehe Kapitel 4.3.3) erforderlich.

Eine weitere erwähnenswerte HIF ist 12_001, da sie die einzige HIF ist, bei dem das *ELF3_{Hsp}*-Allel zu einem späteren HEA von durchschnittlich bis zu 2,5 Tagen führte (Tabelle 16). Außerdem ist es das HIF-Paar mit dem stärksten *Hsp*-Effekt für ein niedrigeres TGW mit durchschnittlich bis zu 7 g weniger Korngewicht (Tabelle 16, Abbildung 21). Da dieser Effekt nicht in den anderen beiden HIF-Paaren aus Familie 12 sichtbar ist (Tabelle 16), kann auch in diesem Fall von weiteren Faktoren ausgegangen werden, die den *ELF3_{Hsp}*-Alleleffekt beeinflussen und die im Rahmen der Überprüfung des genetischen Hintergrunds (siehe Kapitel 4.3.2) genauer untersucht werden.

Die Ertragsleistung aller HIFs war in beiden Versuchsjahren unterschiedlich. Im Jahr 2020 fällt auf, dass der absolute Ertrag weit unter den Durchschnittserträgen lag, während er 2019 deutlich darüber lag (Tabelle 5). Dennoch wurden in 2020 signifikante Ertragseffekte der *ELF3_{Hsp}*-Allele für den errechneten Ertrag für die HIFs 16_105, 17_041 und 25_002 BC2, mit Ertragsunterschieden von bis zu 15,96 dt/ha in HIF 16_105 gefunden (Abbildung 21, Tabelle 16). Bei HIF 17_041 zeigt die *ELF3_{Hsp}*-tragende Linie trotz geringerem TGW die stärkste Ertragssteigerung (13,21 dt/ha im Jahr 2020). Im Hinblick auf den absoluten Ertrag und den Durchschnittsertrag für Sommergerste in Deutschland (55,6 dt/ha im Jahr 2020 (Federal Ministry of Food and Agriculture, 2020)) ist dies enorm. Für den gemessenen Ertrag wurden ebenfalls Ertragsunterschiede festgestellt. Auch hier finden sich die stärksten Effekte in HIF 16_105 (-47,34 dt/ha) und HIF 17_041 (+34,19 dt/ha), allerdings nur für 2019, da diese HIFs in 2020 aufgrund ihrer Spindelbrüchigkeit nicht mit dem Mähdrescher geerntet werden konnten. Für HIF 10_190_Hsp konnte für die *ELF3_{Hsp}*-tragende HIF-Linie in 2019 ebenfalls eine Ertragssteigerung von 13,33 dt/ha festgestellt werden, was sich in 2020 leider nicht bestätigen ließ, sondern sogar leicht gegensätzlich war (-3,41 dt/ha) (Tabelle 16, Abbildung 21). Dies könnte zum Beispiel auch durch unterschiedliche Umwelten in beiden Versuchsjahren begründet werden (Kapitel 4.1.4). Die Korrelation von früher Entwicklung und Ertrag hängt weitgehend von den Umweltbedingungen ab. Eine positive Korrelation von HEA und YLD im Jahr 2019 und eine negative Korrelation im Jahr 2020 (Abbildung 7) bestätigen diese Tatsache und könnten auf unterschiedliche Temperaturen und/oder Niederschläge zurückzuführen sein, die zu einer Präferenz für spätere oder frühere Genotypen führen. Eine endgültige Bewertung des Einflusses von *ELF3* auf den Ertrag würde daher entweder optimale Bedingungen ohne limitierende Faktoren oder eine Reihe von Feldversuchen in einer repräsentativen Auswahl von Umgebungen erfordern.

Die Steigerung des Ertrags ist seit jeher das Hauptziel der Pflanzenzüchtung. Durch die Domestizierung und Selektion von Kulturpflanzen konnte der Ertrag verbessert werden, doch ging dies mit einem Verlust an genetischer Vielfalt einher. Wildgersten stellen eine enorme genetische Ressource dar, die für die Erweiterung des Zuchtpools von Elitegerste nützlich sein kann, um die Herausforderungen des Klimawandels zu bewältigen (Ellis *et al.*, 2000; Nevo,

2013; Tanksley und McCouch, 1997; Zamir, 2001). Für künftige Züchtungsprogramme sind jedoch nicht nur ertragssteigernde Genotypen von Interesse, sondern auch HIFs, die exotische Allele zur Erhöhung der Biodiversität und zur Verbesserung anderer agronomischer Merkmale tragen, vorausgesetzt, sie sind nicht mit einem Ertragsverlust verbunden. Diese Annahme gilt auch für die Pflanzenhöhe, da größere Pflanzen das Risiko von Lagerbildung und Ertragsverlusten erhöhen (Hedden, 2003). In dieser Hinsicht könnten die *ELF3_{Hsp}*-tragenden HIF-Linien 10_190 und 12_111 je nach Umweltbedingungen für die Züchtung nützlich sein. Die exotischen Allele zeigten signifikant zunehmende Effekte auf EAR bzw. GNE ohne gleichzeitige negative Auswirkungen auf YLD/YLD2 oder HEI (Abbildung 21, Abbildung A1). Über beide Jahre hinweg hat 12_111 als einzige Linie sogar einen signifikant positiven Effekt auf YLD (Abbildung A1). Wenn eine frühere Blüte gewünscht wird, sind die *ELF3_{Hsp}*-Allele in den HIF-Linien 03_140 und 10_190 interessant, da sie ein früheres HEA ohne negative Auswirkungen auf YLD oder HEI zeigten (leider jedoch jeweils gering für YLD2 in 2020) (Abbildung 21, Abbildung A1).

Um zu bestätigen, dass die gefundenen Effekte tatsächlich durch die jeweiligen *ELF3_{Hsp}*-Allele verursacht wurden, wurde eine Analyse des genetischen Hintergrunds zwischen den HIF-Schwesterlinien durchgeführt (Kapitel 4.3.2)

4.1.4 *ELF3*-Effekte im Kontext verschiedener Umwelten

Im Allgemeinen wurden im Jahr 2020 mehr signifikante Merkmals-Unterschiede zwischen den *ELF3_{Hsp}*- und *ELF3_{Hv}*-tragenden HIF-Schwesterlinien gefunden als im Jahr 2019 (Abbildung 21, Tabelle 16). Ein Grund dafür könnte sein, dass größere Parzellen und mehr Wiederholungen (6 im Jahr 2020 gegenüber 4 im Jahr 2019) erforderlich sind, um signifikante Unterschiede zu beobachten. Ein weiterer Grund könnte sein, dass der *ELF3_{Hsp}*-Effekt unter bestimmten Umweltbedingungen größer ist, wie bereits zuvor gezeigt wurde (Herzig *et al.* (2018), Abbildung 3). Herzig *et al.* (2018) berichteten, dass die *ELF3_{Hsp}*-Effekte auf die Blüte in Dundee (2014 und 2015) mit kälteren Sommern (bis zu 16 °C im Durchschnitt), mehr und gleichmäßig verteiltem Regen (>800 mm) und größeren Tageslängen (maximal 17,45 h) stärker waren als in Halle. In Halle lag die mittlere Temperatur im Juli bei bis zu 21 °C, 50 % des Jahresniederschlags (514 mm) fielen im Juli und August und die maximale Tageslänge betrug 16,63 h (Herzig *et al.*, 2018). In der vorliegenden Studie ist das Jahr 2020 durch eine wärmere Vegetationsperiode (im Mittel 13,4 °C gegenüber 12,9 °C im Jahr 2019) mit Ausnahme des letzten Monats (im Mittel 19,4 °C gegenüber 21,3 °C im Jahr 2019) mit Tagesmitteltemperaturen von bis zu 23,8 °C (gegenüber bis zu 29 °C im Jahr 2019) und Regen hauptsächlich am Ende der Vegetationsperiode anstelle von gleichmäßig verteiltem Regen wie im Jahr 2019 gekennzeichnet (127 mm in beiden Jahren während der Vegetationsperiode). Im Jahr 2019 benötigten die Pflanzen im Durchschnitt mehr als 11 Tage

länger, um SHO und HEA zu erreichen (Tabelle 5). Außerdem waren die Tage im Jahr 2020 für den größten Teil der Vegetationsperiode länger als 2019 und die Photoperiode (die absolute Menge an Tageslicht über die gesamte Vegetationsperiode, CDL) war höher als 2019. (Tabelle S4 in Zahn *et al.* (2023)). Im Jahr 2019 benötigten die Pflanzen im Durchschnitt mehr als 100 Stunden mehr Photoperiode, um SHO und HEA zu erreichen (Tabelle S8 in Zahn *et al.* (2023)).

Bei höheren Temperaturen, wie im Jahr 2020 (Tabelle S4 in Zahn *et al.* (2023)), wird die Entwicklung der Pflanzen beschleunigt, und aufgrund der fehlenden Zeit für Assimilation und Kornfüllung könnten dadurch die Ertragskomponenten niedriger sein. Der Niederschlag, oder besser gesagt der Niederschlagsmangel, bestimmt auch die Kornfüllung und Reifung. Möglicherweise haben daher auch der mögliche frühe Trockenstress im Jahr 2020 und die späten Niederschläge im Vergleich zu den gleichmäßig verteilten Niederschlägen im Jahr 2019 (Tabelle S4 in Zahn *et al.* (2023)) zu niedrigeren Ertragskomponenten geführt. Die Tageslänge beeinflusst nicht nur die Menge der Photosynthese, sondern ebenso wie die Temperatur auch die Steuerung der Pflanzenentwicklung durch die zirkadiane Uhr (Bendix *et al.*, 2015; Calixto *et al.*, 2015; Harmer, 2009; Nusinow *et al.*, 2011; Wijnen und Young, 2006). Da die Vegetationsperiode im Jahr 2020 zwei Wochen später begann, waren die Tage während des größten Teils der Vegetationsperiode länger als im Jahr 2019 (Tabelle S4 in Zahn *et al.* (2023)), was möglicherweise auch zu einer schnelleren Entwicklung im Jahr 2020 führte. Dementsprechend waren die kumulativen Tageslängen für Entwicklungsmerkmale im Jahr 2019 höher. Darüber hinaus benötigten *ELF3_{Hsp}*-tragende Linien im Vergleich zu *ELF3_{HV}*-tragenden Linien in beiden Jahren weniger Photoperiode, um die jeweiligen Entwicklungsstadien zu erreichen (Tabelle A8), was auf die Rolle von *ELF3* in der zirkadianen Uhr zur Steuerung der Pflanzenentwicklung zurückzuführen sein könnte.

Als Teil der zirkadianen Uhr, die die Pflanzenentwicklung auf der Grundlage von Signalen der Tageslänge und der Umgebungstemperatur steuert (Bendix *et al.*, 2015; Calixto *et al.*, 2015; Harmer, 2009; Nusinow *et al.*, 2011; Wijnen und Young, 2006), spielt *ELF3* sehr wahrscheinlich eine Rolle bei der Anpassung an Umweltveränderungen in Gerste. In *Arabidopsis* ist die zirkadiane Uhr ein wichtiger Regulator für die Reaktion auf abiotischen Stress (Literaturübersicht dazu in Habte *et al.* (2014)). *ELF3*, als Teil der zirkadianen Uhr, könnte dies auch in Gerste beeinflussen, wie Saade *et al.* (2016) zeigten, wo *ELF3_{Hsp}*-Effekte unter Salzstress (für HEA, TGW und HEI) verstärkt wurden. *AtELF3* steuert auch das Wachstum in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur und der Photoperiode (Anwer *et al.*, 2020; Box *et al.*, 2015; Jung *et al.*, 2020; Raschke *et al.*, 2015; Thines und Harmon, 2010; Zhu *et al.*, 2022b) und es wurde darauf hingewiesen, dass *ELF3* die Verbesserung von Getreide bei höheren Temperaturen unterstützen könnte (Zhu *et al.*, 2022b). Für Gerste konnten Ejaz und von Korff (2017) und Zhu *et al.* (2022a) zeigen, dass ein nicht-funktionelles

elf3 (BW290 loss-of-function Mutante mit Bowman-Hintergrund) unter hohen Umgebungstemperaturen zu einer früheren Blüte führt, während ein funktionelles *ELF3* (in Bowman) zu einer späteren Blüte führt. Außerdem wurde in beiden Studien bei hohen Umgebungstemperaturen für ein nicht-funktionales *elf3*-Allel im Vergleich zu einem funktionalen *ELF3*-Allel keine Verringerung der Blüten- und Samenzahl beobachtet. Zhu *et al.* (2022a) beschreiben in einer Folge-Studie zu diesen HIF-Versuchen (bzw. zu Zahn *et al.* (2023)) sogar explizit für die *ELF3_{Hsp}*-tragende Linie aus HIF 10_190, dass das Verhalten bei erhöhter Temperatur (28 °C) sich von dem Verhalten bei Optimaltemperatur (20 °C) unterscheidet. Das exotische *ELF3*-Allel führt in diesem Fall zu stärkerem Streckungswachstum, früherer Blüte, stabiler Gesamtkornzahl und vermindertem Ertragsverlust bei erhöhter Temperatur. In Bezug zur Blüte wurde hier sogar eine stärkere Temperatur-Antwort als für *elf3* in BW290 gezeigt. Durch das sehr ähnliche Verhalten der loss-of-function-Mutante BW290 und der *ELF3_{Hsp}*-tragenden HIF 10_190, werfen Zhu *et al.* (2022a) außerdem die Frage der Funktionalität des Proteins des 10_190 *ELF3_{Hsp}* auf, die aber weder Gegenstand deren Studie ist, noch im Rahmen dieser Arbeit behandelt wird.

Schlussendlich kann aber aus diesen Fakten gefolgert werden, dass die Umwelt im Jahr 2019 zu schwächeren Effektunterschieden führte, die vermutlich auf eine Interaktion vieler Faktoren, einschließlich Temperatur, Niederschlag und Tageslänge, zurückzuführen sind. Daher wurde ein weiterer Versuch unter kontrollierten Gewächshausbedingungen durchgeführt.

4.2 Bildbasierte Phänotypisierung in kontrollierter Umgebung validiert Ergebnisse aus Feldversuchen

Um die Ergebnisse aus den Feldversuchen unter anderen, aber typischen Versuchsbedingungen zu bestätigen, wurde das HIF-Paar 10_190 für einen Gewächshausversuch ausgewählt (LD: 16 h Licht, 8 h Dunkelheit, Tag/Nacht-Temperaturen von 20 °C/18 °C) und mit der Sorte Bowman und den beiden *elf3*-Mutanten BW289 und BW290 verglichen. Letztere wurden auf einem Bowman-Hintergrund generiert und weisen früh blühende Phänotypen auf (Ejaz und von Korff, 2017; Faure *et al.*, 2012; Zakhrabekova *et al.*, 2012). HIF-Paar 10_190 wurde ausgewählt, weil es die stärksten Effekte, insbesondere für SHO und HEA in beiden Jahren in den Feldexperimenten zeigte (Abbildung 21).

Die Art und Weise der Phänotypisierung der Merkmale Blüte, Anzahl Triebe und Pflanzenhöhe unterschied sich geringfügig von den Feldversuchen. Hier wurde die Blüte bonitiert, wenn die ersten Grannen einer Pflanze erschienen, was gut mit HEA in den Feldversuchen vergleichbar ist, wo es bonitiert wurde, wenn die Grannen bei 50 % aller Pflanzen einer Parzelle sichtbar waren. Im Gewächshaus wurde die Anzahl der Triebe am 64. Tag gezählt, wobei alle Triebe berücksichtigt wurden, während in den Feldversuchen das Merkmal EAR anhand eines

repräsentativen 50-cm-Rahmens in der Mitte einer Parzelle gezählt wurde und nur Triebe, die bereits Ähren tragen, gezählt wurden. Die Pflanzenhöhe wurde im Gewächshaus kontinuierlich gemessen und durch die Analyse von Bildern ermittelt, während sie im Feldversuch ausschließlich am Ende der Reifezeit mit aufrecht gehaltenen Trieben gemessen wurde.

Wie erwartet, blühten die Mutanten im Vergleich zu Bowman etwa 24 Tage früher (Abbildung 10). Beim HIF-Paar blühte die Linie mit dem wilden *ELF3_{Hsp}*-Allel etwa 18 Tage früher als die Linie mit dem *ELF3_{Hv}*-Allel und übertraf damit sogar die Ergebnisse der Feldversuche und der früheren QTL-Studien, was wahrscheinlich auf die optimalen Bedingungen im Gewächshaus zurückzuführen ist (z.B. bereits 16 Stunden Licht zu Beginn des Versuchs und eine konstante Optimal-Temperatur). Diese Erkenntnisse sind außerdem in Einklang mit den Blühzeitpunkten in Zhu *et al.* (2022a).

Um festzustellen, ob *ELF3* bei Gerste einen Einfluss auf die Kontrolle des vegetativen Wachstums hat, wurden die drei Wachstumsparameter Pflanzenhöhe, Fläche und Volumen gemessen oder geschätzt (für das Volumen) (Abbildung 10 E-J). Die Pflanzenhöhe nahm bei beiden Mutanten und 10_190_ *ELF3_{Hsp}* kurz vor der Blüte zu, was mit dem Merkmal SHO aus dem Feldversuch zusammenhängen könnte, bei dem 10_190_ *ELF3_{Hsp}* frühes Schossen zeigte (Abbildung 21). Unmittelbar nach der Blüte flachte die Wachstumskurve bei den Mutanten (Tag 33) und 10_190_ *ELF3_{Hsp}* (Tag 43) ab, während das Wachstum der Sorte Bowman und 10_190_ *ELF3_{Hv}* weiter zunahm. Der gleiche Trend wie bei der Pflanzenhöhe war auch bei der Pflanzenfläche und dem Pflanzenvolumen zu beobachten (Abbildung 10 G-J), wo die Wachstumskurve bei den Mutanten und 10_190_ *ELF3_{Hsp}* direkt nach der Blüte abflachte, während das Wachstum bei Bowman und 10_190_ *ELF3_{Hv}* zur gleichen Zeit stark zunahm. Diese Ergebnisse bestätigen eine reduzierte vegetative Wachstumsrate für BW289, BW290 und das 10_190_ *ELF3_{Hsp}*-Allel der Wildgerste. Dies steht im Einklang mit den Erkenntnissen, dass BW289, BW290 und 10_190_ *ELF3_{Hsp}* im Vergleich zur Sorte Bowman und 10_190_ *ELF3_{Hv}* weniger Triebe und ein geringeres Frisch- und Trockengewicht aufwiesen (Abbildung 10 B-D). Dies lässt sich auch durch die frühere Blüte und eine verkürzte Wachstumsperiode erklären (Abbildung 10A). Zhu *et al.* (2022a) konnten ebenfalls eine größere Pflanzenhöhe, sowie langsames Flächen- und Volumenwachstum (ungefähr ab dem Zeitpunkt der Blüte) für BW290 bestätigen. Für 10_190_ *ELF3_{Hsp}* konnte eine größere Pflanzenhöhe bestätigt werden, während für Fläche und Volumen nur die Tendenz erkennbar ist, dass auch hier das Flächen- und Volumenwachstum der 10_190_ *ELF3_{Hsp}* abflacht und geringer wird als für 10_190_ *ELF3_{Hv}*, was an einer kürzeren Versuchs-Laufzeit bei Zhu *et al.* (2022a) liegt. Verglichen mit dem Feldversuch (Abbildung 21) wurde unter kontrollierten Bedingungen kein Effekt auf die Pflanzenhöhe zwischen den Schwesterlinien von HIF 10_190 beobachtet. Dies lässt sich möglicherweise dadurch erklären, dass die Pflanzenhöhe im Feldversuch am Ende der Reife und nicht während der Entwicklung gemessen wurde.

Auffallend ist, dass im Feldversuch 2020 die *ELF3_{Hsp}*-tragende HIF 10_190 mehr Ähren pro Quadratmeter aufwies als die *ELF3_{Hv}*-tragende Linie. Dieser Effekt konnte im Gewächshausversuch nicht bestätigt werden. Ein Grund dafür könnte sein, dass bei den Gewächshauspflanzen alle Triebe gezählt wurden, ohne zu berücksichtigen, ob sich die Triebe zu einer Ähre entwickeln würden, während bei den Feldversuchen nur die bereits entwickelten Ähren gezählt wurden. Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Gewächshausergebnisse für 10_190 die meisten Ergebnisse aus den Feldversuchen bestätigen konnten, insbesondere in Bezug auf die Blüte.

4.3 Evaluierung möglicher Ursachen für die phänotypischen Effekte in HIFs

4.3.1 Hohe Diversität der *ELF3*-Proteinsequenzen

Um die Sequenzvariationen von *HvELF3* zu verstehen und die Barke-*ELF3_{Hv}*- und Wild-*ELF3_{Hsp}*-Allel-tragenden HIF-Schwesterlinien besser miteinander vergleichen zu können, wurden die *ELF3*-Proteinsequenzen bestimmt (Tabelle S13 in Zahn *et al.* (2023)), wobei 19 verschiedene Proteintypen unterschieden werden konnten (Tabelle A12). Der Vergleich der gefundenen Variationen in den Wilddonoren von HEB-25 mit bereits in der Literatur beschriebenen Variationen für *HvELF3* ergab 23 neue Mutationen, von denen 13 neue nicht-synonyme SNPs waren (Tabelle S15 in Zahn *et al.* (2023)). Außerdem konnten 19 *ELF3* Allele (von 21 verschiedenen *ELF3* Haplotypen in HEB-25) als neuartige Allele beschrieben werden (Tabelle S15 in Zahn *et al.* (2023)).

Die N, M und C-terminalen Regionen des Gersten-*ELF3*-Proteins wurden auf der Grundlage des Alignments mit *AtELF3* identifiziert (Abbildung 11B), wo bereits gezeigt wurde, dass diese Regionen mit verschiedenen Proteinen interagieren (Herrero *et al.*, 2012; Liu *et al.*, 2001; Nieto *et al.*, 2015; Yu *et al.*, 2008b). In *Arabidopsis* interagiert die N-Region mit PHYTOCHROME B (PHYB) und CONSTITUTIVE PHOTOMORPHOGENIC 1 (COP1) (Liu *et al.*, 2001; Yu *et al.*, 2008b), die M-Region mit EARLY FLOWERING 4 (ELF4) und GIGANTEA (GI) (Herrero *et al.*, 2012; Yu *et al.*, 2008b) und die C-Region mit PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR 4 (PIF4) (Nieto *et al.*, 2015). Huang *et al.* (2017) konnten bereits zeigen, dass *ELF3* in *Brachypodium distachyon*, einem mit Gerste eng verwandten Gras, in vivo mit fast denselben Proteinen interagiert. Während die Mutation in BW289 (eam8.k) zwei Deletionen, eine Inversion und zwei kleine Insertionen enthält (Zakhrabekova *et al.* (2012), Daten nicht gezeigt), weist BW290 (eam8.w) eine C-zu-T-Punktmutation auf, die zu einem vorzeitigen Stoppcodon führt (Tabelle 10), was in beiden Mutanten zu gekürzten Proteinen führt (Faure *et al.*, 2012). Da die M- und C-Regionen in BW290 nicht vorhanden sind und diese Linie früh blüht (Ejaz und von Korff, 2017; Faure *et al.*, 2012; Zakhrabekova *et al.*, 2012), könnten auch die natürlichen Mutationen in diesen Regionen die Rolle von *ELF3* beeinflussen. Auch bei den

Wildgersten-Donoren wurden die meisten AS-Unterschiede in der N- und C-Region beobachtet. AS-Variation an den Positionen 315, 669 und 698 wurden auch von Casas *et al.* (2021) für die beiden Sorten Beka und Logan beschrieben, und es wurde vermutet, dass sie mit Unterschieden im Blühzeitpunkt zusammenhängen. Abgesehen davon sind phänotypische Unterschiede wahrscheinlich auch auf der cis-regulatorischen Ebene, zum Beispiel in Unterschieden in den Promotorsequenzen, zu suchen.

Ebenfalls interessant ist, dass einige Donoren identische Proteinsequenzen aufweisen (Tabelle 10). Von den verwendeten Linien haben die Donoren der HEB-Familien 2, 6 und 14 einerseits die gleiche Proteinsequenz wie Bowman, was eher einen geringen Phänotyp-Unterschied zwischen den Geschwisterlinien vermuten lässt, da das Bowman-*ELF3*-Allel, genau wie das Barke-*ELF3* mit einer späten Blüte in Verbindung gebracht wird (Ejaz und von Korff, 2017; Herzig *et al.*, 2018; Maurer *et al.*, 2016). Die Ergebnisse des ersten Versuchsjahres bestätigen diese Vermutung, da in den daraus abgeleiteten HIFs kaum bis keine Effekte gefunden wurden (Abbildung 8). Andererseits unterscheiden sich diese Donoren von Barke jedoch an genau den von Casas *et al.* (2021) beschriebenen Positionen 315, 669 und 698, die mit Unterschieden im Blühzeitpunkt assoziiert wurden. Allerdings unterscheiden sich auch alle anderen Donoren außer von Familie 10 und 24 an Position 315 und bis auf den Donor von Familie 24 an Position 669 von Barke *ELF3*. Da manche der aus diesen Linien abgeleiteten HIFs starke Effekte für die *ELF3_{Hsp}*-tragenden Linien zeigen und andere wiederum keine (Abbildung 8, Abbildung 21), kann hier vorerst keine weitere Aussage bezüglich der in Casas *et al.* (2021) vermuteten Assoziation getroffen werden. Diese Fakten könnten auch dafür sprechen, dass die Kombination verschiedener AS-Substitutionen entscheidend ist bzw. dass die Segregation im genetischen Hintergrund ebenfalls einen Einfluss hat, was wiederum die Wichtigkeit der Durchführung einer Analyse des genetischen Hintergrunds unterstreicht (siehe dazu Kapitel 4.3.2).

Der Donor der Familie 24 zeigt genau die gleiche Proteinsequenz wie Barke, was besonders interessant ist, denn dies könnte ein Grund dafür sein, dass Familie 24 sich in einer vorherigen Studie, was den Umwelteinfluss angeht, besonders von den anderen HEB-Familien unterschied (Abbildung 3 (Herzig *et al.*, 2018)). Familie 24 ist außerdem die einzige HEB-Familie, dessen Donor als *Hordeum vulgare ssp. agriocrithon* charakterisiert wurde, die aus Tibet stammt (Maurer *et al.*, 2015). Für HIF 23_025, die genotypisch ebenfalls eindeutig Familie 24 zuzuordnen ist (Maurer *et al.* (2015), Additional file 5), wurde dementsprechend auch kein Effekt gefunden (Abbildung 8), was ebenfalls an dem zu Barke identischen *ELF3* liegen könnte.

Weiterhin interessant ist, dass die Donoren der Familien 16 und 17 genau die gleiche Proteinsequenz haben, vor allem wenn man die unterschiedlichen Auswirkungen auf den Ertrag betrachtet (Abbildung 21), was wieder auf das Vorhandensein weiterer Faktoren im

restlichen Genom hinweist, die die Auswirkungen der *ELF3_{Hsp}*-Allele bestimmen (siehe Kapitel 4.3.2 Genetischer Hintergrund der HIF-Paare beeinflusst *ELF3*-Effekte). Außerdem unterscheidet sich das exotische ELF3 in Familie 10 (HID_102) nur in einer Aminosäure vom kultivierten ELF3 von Barke. Diese einzelne AS-Substitution befindet sich an Position 669 in der C-terminalen Region des ELF3-Proteins (Tabelle 10). In Arabidopsis bindet die C-terminale Region von ELF3 die PIF4 basic helix-loop-helix (bHLH)-Domäne, die anschließend PIF4 daran hindert, seine Transkriptionsziele zu aktivieren (Nieto et al., 2015). Das *PIF4*-Gen in Arabidopsis kontrolliert die Thermomorphogenese (Koini et al., 2009; Quint et al., 2016), die sich auf morphologische Veränderungen in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur bezieht. Es reguliert die Auxin-Biosynthese, thermosensorisches Wachstum, Anpassungen und den Übergang zum reproduktiven Wachstum (Franklin et al., 2011; Gangappa et al., 2017; Koini et al., 2009; Kumar et al., 2012b). Frühere Studien haben gezeigt, dass Variationen in der PIF4-Expression und im Streckungswachstum durch genetische Variationen in *ELF3* erklärt werden können (Box et al., 2015; Raschke et al., 2015). Die Mutation an Position 669 wurde in der Literatur bereits für andere Akzessionen beschrieben (Tabelle S15 in Zahn et al. (2023)) und es wurde vermutet, dass sie mit dem Blühzeitpunkt in Verbindung steht (Casas et al., 2021). An dieser Stelle sollte auch angemerkt werden, dass die Linie Bowman im Gewächshausexperiment den gleichen Phänotyp wie 10_190_*ELF3_{Hv}* zeigte (Abbildung 10), obwohl sie die W669G-Substitution mit 10_190_*ELF3_{Hsp}* teilt (Tabelle 10). Dies und die Tatsache, dass alle anderen HIFs diese Substitution teilen (10_003 besitzt sogar genau das gleiche *ELF3_{Hsp}*, ohne phänotypische Effektunterschiede zu zeigen), bestärkt die Annahme, dass es weitere Faktoren gibt, die die *ELF3_{Hsp}*-Alleleffektunterschiede bestimmen, wie z. B. strukturelle Variationen auf Proteinebene oder im restlichen Genom, wie bereits zuvor suggeriert wurde. Daher wurde der genetische Hintergrund aller HIFs verglichen und Genexpressionsanalysen für *ELF3* und einige seiner nachgeschalteten Gene in HIF 10_003 und 10_190 durchgeführt sowie eine Sequenz/Struktur-Analyse der *ELF3_{Hv}*- und *ELF3_{Hsp}*-Proteine aus Familie 10 vorgenommen (folgende Kapitel).

4.3.2 Genetischer Hintergrund der HIF-Paare beeinflusst *ELF3*-Effekte

Um herauszufinden, ob die gefundenen Effekte zwischen den HIF-Schwesterlinien tatsächlich auf *ELF3_{Hsp}*-Allele zurückzuführen sind oder, wie in den vorangegangenen Teilen der Diskussion angedeutet, auf Unterschiede im restlichen Genom, wurde eine Inspektion des genetischen Hintergrunds in den HIF-Schwesterlinien anhand der Daten des 50k iSelect SNP-Chips durchgeführt (Tabelle A2, Tabelle A13 bzw. vollständige IBD-Genotyp-Daten für zweijährig untersuchte Linien in Tabelle S3 in Zahn et al. (2023)). Die Ergebnisse der Genotypisierung bestätigten den Status der gegensätzlich fixierten homozygoten *ELF3*-Allele

in allen HIF-Schwesterlinien. Für die zusätzlichen sieben Hauptblühzeit-Loci, die in den früheren HEB-25-QTL-Studien (Maurer *et al.*, 2015) gefunden wurden, konnte überprüft werden, dass die HIF-Schwesterlinien dieselben fixierten homozygoten Allele aufwiesen (Tabelle A2).

Unerwarteterweise zeigten die beiden Schwesterlinien von HIF 12_001 unterschiedlich fixierte homozygote Allele am *CENTRORADIALIS* (*CEN*)-Gen (Comadran *et al.*, 2012), obwohl ihr HEB-25-Vorläufer in der Generation BC₁S_{3.8} einen homozygoten *CEN*_{Hsp}-Genotyp aufweisen sollte (Tabelle A1, (Maurer und Pillen, 2019)). Dies könnte erklären, warum die *ELF3*_{Hsp}-Alleltragende Linie in HIF 12_001, eine andere Wirkungsrichtung für HEA zeigte (Abbildung 21). Frühere Ergebnisse zeigten bereits, dass das *CEN*_{Hsp}-Allel die Blüte beschleunigt (Maurer *et al.*, 2016) und dieser Effekt könnte den *ELF3*_{Hsp}-Effekt überlagern, da die beiden HIF-Schwesterlinien an diesen Loci entgegengesetzte homozygot fixierte Allele aufweisen. Außerdem haben Casas *et al.* (2021) Interaktionen zwischen *CEN* und *ELF3* in Gerste gezeigt. Nichtsdestotrotz bleibt der abnehmende Effekt der *ELF3*_{Hsp}-tragenden Linie auf TGW in HIF 12_001 interessant, da weder *ELF3*_{Hsp} noch *CEN*_{Hsp} zuvor in Feldversuchen Effekte auf TGW gezeigt hatten (Maurer *et al.*, 2016).

Ursprünglich wurde nach HIF-Paaren gesucht, die nur am *ELF3*-Locus segregieren würden, aber es wurden zusätzliche segregierende Loci zwischen den HIF-Schwesterlinien gefunden (Abbildung 12, Tabelle 11, Abbildung A3). Gene in diesen Regionen könnten möglicherweise die untersuchten Merkmale beeinflussen und den *ELF3*_{Hsp}-Effekt überdecken. In diesem Zusammenhang können die ertragsbezogenen Effekte in den HIF-Schwesterlinien 16_105 und 17_041, die aufgrund des Vorhandenseins desselben *ELF3*-Allels interessant erschienen, nun durch das Vorhandensein unterschiedlicher Allele für die brüchige Rachis (*btr1/btr2*) erklärt werden (physikalische Position der Region: Chromosom 3H: 38.758.057-39.626.379 bp (refseq2), nahegelegenster SNP: SCRI_RS_146425, Tabelle A26), die das Zerbrechen der Ähre bei der Reife beeinflussen. Auch die anfängliche Widersprüchlichkeit in geringerem TGW und erhöhtem YLD2 in 17_041_*ELF3*_{Hsp} (Abbildung 8), ist hiermit zu erklären. Somit sind die beobachteten signifikanten Ertragseffekte auf eine unterschiedliche Anzahl von geernteten Körnern pro Ähre zurückzuführen und müssen eher einem Phänotyp mit brüchiger Rachis (Pourkheirandish *et al.*, 2015) als dem *ELF3*-Unterschied zugeschrieben werden. Abgesehen von den beiden Linien (16_105_959 (*ELF3*_{Hsp}) and 17_041_1000 (*ELF3*_{Hv})) und den beiden HIF-Paaren 14_136 und 23_036, bei denen jedoch im Gegensatz beide Geschwisterlinien betroffen sind, tragen alle Linien an *btr1/btr2* die kultivierten Allele (Tabelle A26). Da 17_041 von den Ertragseffekten her am interessantesten ist, wäre es denkbar, bei künftigen Experimenten neue HIFs aus dem Ursprungsmaterial zu erzeugen und gezielt auf *btr1/btr2* zu selektieren, um herauszufinden, ob dieser Ertragseffekt tatsächlich auf *btr1/btr2* oder möglicherweise doch auf dem *ELF3*-Unterschied beruht.

Bei einer Auswahl von Genen, von denen bereits bekannt ist, dass sie den Blühzeitpunkt steuern oder mit *AtELF3* interagieren, z. B. *LUX* und *PIF4* (Nieto *et al.*, 2015; Nusinow *et al.*, 2011), haben die meisten der untersuchten HIF-Paare bereits dieselben homozygoten Allele (Tabelle A13). Dennoch könnte es noch unbekannte Gene geben, die an der Steuerung der Blütezeit und der zirkadianen Uhr beteiligt sind. Natürlich ist es wünschenswert, so wenig wie möglich zusätzlich segregierende Loci zu haben. In diesem Zusammenhang sind von den untersuchten HIFs, für die zweijährige Daten vorliegen, die HIF-Paare aus den HEB-25-Linien 10_003, 10_190, 12_111 und 21_040 mit nur wenigen zusätzlich segregierenden Regionen besonders interessant (< 1 % des gesamten Genoms, Tabelle 11). In HIF 12_001 beträgt der Anteil an Segregation zwischen beiden Geschwisterlinien mit 12,00 % des Genoms am meisten (Tabelle 11), wo ebenfalls die Ursache für die zu den anderen HIF-Linien gegensätzlichen Effekte (Abbildung 21) liegen könnte. Zusammen mit den Ergebnissen aus den Feldversuchen (Abbildung 21) und dem Gewächshausexperiment (Abbildung 10) macht der geringe Prozentsatz der Segregation (0,8%, Tabelle 11, Tabelle S20 in Zahn *et al.* (2023)) HIF 10_190 besonders interessant.

Ein Vergleich des genomischen Hintergrunds zwischen HIFs, die vom gleichen Wildgersten-Donor abstammen, wie z.B. die HIFs 10_003 und 10_190, ergab kontrastierende Allele an weiteren Blühzeitloci und auch an anderen Genen, von denen bereits bekannt ist, dass sie an der Steuerung des Blühzeitpunktes beteiligt sind (Tabelle A2, Tabelle A13). Im Fall von Familie 10 lagen kontrastierende Allele an fünf weiteren Blühzeitloci (*PPD-H1*, *CEN*, *QFt.HEB25-4a*, *Vrn-H1* und *Vrn-H3/FT* (Maurer *et al.*, 2015), Tabelle A2) vor und für weitere Gene, die offensichtlich an der Blühzeitregulierung beteiligt sind, kontrastierende Allele für zwei *GI*-verwandte Gene, *LUX*, *ELF4* und *PIF4* (Tabelle A13). Im Fall der HIFs in Familie 10 sind *PPD-H1* und *PIF4* von besonderem Interesse. Da W669G in der potenziell mit *PIF4* interagierenden C-Region von *ELF3* liegt (Tabelle 10), könnte die *ELF3*-*PIF4*-Interaktion durch natürlich vorkommende Allele beeinflusst werden. Daher könnten kontrastierende Allele bei *PIF4* ein Grund für stärkere phänotypische Effekte in 10_190 im Vergleich zu 10_003 sein. Dies ist leider eher spekulativ, da es noch viele offene Fragen über die Rolle von *PIF4* in Gerste gibt. Was *PPD-H1* betrifft, so hat das Wild-Allel den stärksten Einfluss auf die Blütezeit und auch auf andere Merkmale gezeigt (Herzig *et al.*, 2018; Maurer *et al.*, 2016). Hier könnte der *ELF3_{Hsp}*-Effekt bei Vorhandensein eines homozygoten wilden *PPD-H1*-Allels verstärkt sein, was auf eine Wechselwirkung zwischen *ELF3* und *PPD-H1* hindeutet. Eine frühere Studie hat bereits eine erhöhte Expression von *PPD-H1* in *elf3*-Mutanten und Auswirkungen auf die Blütezeit in *elf3*-Mutanten durch Variation bei *PPD-H1* unter LD gezeigt (Faure *et al.*, 2012). Um die Unterschiede in der Genexpression zwischen den HIF-Schwesterlinien zu überprüfen, wurde die tageszeitliche Genexpression von *ELF3* und einigen seiner nachgeschalteten Gene,

einschließlich *PPD-H1*, gemessen (Kapitel 4.3.3). Zusätzlich wurde ein *ELF3-PPD-H1*-DoppelHIF-Experiment durchgeführt (Kapitel 4.3.4).

4.3.3 Genexpressionsanalyse zeigt, dass phänotypische Unterschiede nicht auf die *ELF3*-Transkriptionsabundanz selbst zurückzuführen sind

Um zu prüfen, ob die Expression von *ELF3* vorhanden ist und zwischen den HIF-Schwesterlinien variiert, und um die phänotypischen Unterschiede zwischen den HIF-Schwesterlinien mit Barke *ELF3_{Hv}*- und wildem *ELF3_{Hsp}*-Allel, die vom selben Wilddonor abstammen, besser zu verstehen, wurde die tageszeitliche Expression von *ELF3* selbst sowie die Expression der nachgeschalteten Gene *HvCO1*, *HvGI*, *PPD-H1*, *VRN-H3/HvFT1* und *VRN-H1* analysiert. Die Pflanzen wurden in einem 16/8-Stunden-Licht/Dunkel-Zyklus bei Tag/Nacht-Temperaturen von 20°C/18°C angebaut, und an Tag 17 wurden alle 4 Stunden über einen Zeitraum von 24 Stunden Blattproben entnommen. Die beiden HIF-Paare 10_003 und 10_190 wurden ausgewählt, weil die Effekte trotz eines identischen *ELF3*-Allels sehr unterschiedlich waren. Während 10_190 starke Effektunterschiede zwischen den Geschwisterlinien zeigte, konnten in 10_003 keine Effekte zwischen Geschwisterlinien gefunden werden, worüber bisher nur Vermutungen angestellt werden konnten. Bowman und die *elf3*-Mutante BW290 wurden zu Vergleichsgründen ebenfalls untersucht.

Im Allgemeinen zeigte Bowman im Vergleich zur Mutante BW290 unter tageszeitlichen Bedingungen mit Ausnahme von ZT20 (Abbildung 13A) eine höhere *HvELF3*-Transkriptmenge, ähnlich wie in früheren Beobachtungen unter Kurztagsbedingungen (SD) (Faure *et al.*, 2012). Dies steht jedoch im Widerspruch zu einem anderen früheren Bericht, in dem eine andere loss-of-function *elf3*-Mutante (BW289) unter 12/12 h Tag/Nacht-Zyklen verwendet wurde (Zakhrabekova *et al.*, 2012). Da sowohl BW289 als auch BW290 funktionelle *HvELF3*-Proteine fehlen (Zakhrabekova *et al.*, 2012), ist nicht zu erwarten, dass die Diskrepanz in der *HvELF3*-Transkriptmenge die nachgeschalteten Signalwege beeinflusst. Im Gegensatz dazu unterschied sich die Transkriptmenge von *HvELF3* nicht zwischen *ELF3_{Hv}* und *ELF3_{Hsp}* in den HIFs 10_003 und 10_190, mit Ausnahme der gelegentlich festgestellten erhöhten *HvELF3*-Expression in den *ELF3_{Hsp}*-Linien (10_003 bei ZT20 und 10_190 bei ZT00/24) (Abbildung 13A). Diese Daten deuten darauf hin, dass die beobachteten phänotypischen Unterschiede zwischen *ELF3_{Hv}* und *ELF3_{Hsp}* in HIF 10_190 nicht oder zumindest nicht hauptsächlich auf die Transkriptionshäufigkeit von *HvELF3* zurückzuführen sind, was durch die Tatsache unterstützt wird, dass die Promotoren von *ELF3_{Hv}* und *ELF3_{Hsp}* identisch sind (Tabelle S12 in Zahn *et al.* (2023)). Die Genexpressions-Analyse in der Folgestudie Zhu *et al.* (2022a) zeigt über einen längeren Entwicklungszeitraum ebenfalls kaum Variation für *HvELF3* zwischen den beiden Geschwisterlinien aus 10_190. Auch in einer Studie zum *ELF3*-Homolog (*Hd17*) in Reis scheint eine einzelne Nukleotidänderung zwar zu einem

starken Unterschied des Blühzeitpunkts zu führen, jedoch keine Auswirkungen auf die *ELF3*-Transkriptmenge zu haben (Matsubara *et al.*, 2012).

Interessanterweise wurde das rhythmische Expressionsmuster von *HvCO1* in Bowman nicht in BW290 entdeckt (Abbildung 13B). Die Transkriptmenge von *HvCO1* in BW290 war im Allgemeinen während der Licht-Periode höher, aber während der dunklen Periode niedriger als in Bowman. Ein ähnliches Expressionsprofil von *CO1* wurde in einer Studie mit einer *elf3*-Mutante in *Brachypodium distachyon* (Bouché *et al.*, 2021) gefunden, einem mit Gerste eng verwandten Gras, für das die konservierte Rolle von *ELF3* bereits nachgewiesen werden konnte (Bouché *et al.*, 2021; Huang *et al.*, 2017). In dieser Studie schien die *CO1*-Expression in der Mutante während der Nacht genauso wie in BW290 herunterreguliert zu sein. Diese starke Wirkung der *elf3*-Mutation wurde jedoch bei den HIF-Paaren nicht beobachtet. Die beiden HIF-Schwesterlinien 10_003 und 10_190 zeigten eine rhythmische *HvCO1*-Expression ähnlich wie Bowman, wobei die *ELF3_{Hsp}*-Linien eine etwas höhere Expression bei ZT20 in 10_003 und bei ZT00/24 in 10_190 zeigten. In Arabidopsis induzieren *elf3*-Mutationen die *CO*-Expression durch Stabilisierung von *GI* (Yu *et al.*, 2008b), während die Transkription von *GI* direkt vom EC unterdrückt wird (Ezer *et al.*, 2017). Obwohl solche *ELF3*-*GI*-*CO*-Verbindungen in Gerste nicht validiert sind, wurde vorhergesagt, dass die *HvGI*-Expression durch die EC-Komponente *HvLUX1* unterdrückt wird (Müller *et al.*, 2020). Es wurde jedoch fast kein Unterschied in der Transkriptmenge von *HvGI* zwischen Bowman und BW290 sowie zwischen den HIF-Schwesterlinien beobachtet (Abbildung 13C). Die Beobachtung in BW290 steht wiederum im Widerspruch zu der induzierten *HvGI*-Expression in einer anderen *elf3*-Mutante BW289 (Zakhrabekova *et al.*, 2012). Dennoch konnte eine mögliche Wirkung von *ELF3* auf die *HvGI*-Stabilität nicht ausgeschlossen werden, was wiederum die *HvCO1*-Expression beeinflussen könnte.

In Übereinstimmung mit früheren Berichten (Ejaz und von Korff, 2017; Faure *et al.*, 2012) stieg die Transkriptmenge von *PPD-H1* in BW290 im Vergleich zu Bowman zu verschiedenen Zeitpunkten. Diese Induktion der *PPD-H1*-Expression wurde auch bei *ELF3_{Hsp}* im Vergleich zu *ELF3_{Hv}* beobachtet, mit Ausnahme von ZT00/24 in beiden HIFs und ZT20 in 10_190 (Abbildung 13D). Die Tatsache, dass 10_003 und 10_190 unterschiedlich fixierte homozygote *PPD-H1_{Hv}*/*PPD-H1_{Hsp}*-Allele tragen (Tabelle A2), die für eine spätere bzw. frühere Blüte verantwortlich sind (Maurer *et al.*, 2016), scheint die *PPD-H1*-Transkriptabundanz selbst nicht zu beeinflussen, ähnlich wie bereits in einer früheren Studie berichtet wurde (Turner *et al.*, 2005). Die vorliegenden Daten deuten darauf hin, dass *ELF3_{Hsp}* in den HIFs 10_003 und 10_190 die *PPD-H1*-Expression unabhängig von den allelischen Unterschieden zwischen den HIF-Paaren induziert.

Wie erwartet, war die erhöhte Transkriptmenge von *PPD-H1* mit der transkriptionellen Induktion seines mutmaßlichen Ziels *HvFT1* in BW290 (wie in Ejaz und von Korff (2017)),

10_003_ELF3_{Hsp} und 10_190_ELF3_{Hsp} assoziiert (Abbildung 13E). Obwohl die *HvFT1*-Expression unter LD hauptsächlich durch *PPD-H1* kontrolliert wird, könnten andere beteiligte Gene wie *HvCO1* und/oder *VRN-H1*, die beide *HvFT1* hochregulieren (Campoli *et al.*, 2012a; Hemming *et al.*, 2008; Turner *et al.*, 2005), involviert sein. Die Hochregulierung von *HvFT1* steht im Zusammenhang mit der Expression der Gersten-Blütenmeristem-Identitätsgene *VRN-H1*, *BARLEY MADS-box 3 (HvBM3)* und *HvBM8*, die die Blütenentwicklung einleiten (Digel *et al.*, 2015; Ejaz und von Korff, 2017; Gol *et al.*, 2021). Tatsächlich war die Transkriptmenge von *VRN-H1* zu verschiedenen Zeitpunkten in 10_190_ELF3_{Hsp} im Vergleich zu ELF3_{Hv} induziert (Abbildung 13F), was mit den frühen Phänotypen sowohl unter Feld- als auch unter Gewächshausbedingungen übereinstimmt (Abbildung 21, Abbildung 10). Die *VRN-H1*-Transkriptabundanz war in BW290 im Vergleich zu Bowman an ZT00/24 und ZT08 jedoch leicht reduziert. Die Erwartung wäre, dass die veränderte Transkriptmenge von *PPD-H1* und *HvFT1* in BW290 die Expression anderer Blütenregulatoren beeinflussen würde, wie z. B. *HvBM3* und *HvBM8*, die bereits deutlicher mit *HvFT1* korreliert wurden (Ejaz und von Korff, 2017; Gol *et al.*, 2021). In der ELF3_{Hsp}-tragenden HIF 10_190 konnte von Zhu *et al.* (2022a) nachfolgend bereits eine Erhöhung der Expression dieser beiden Gene festgestellt werden und für BW290 wäre ein ähnliches Verhalten bzw. sogar ein stärkerer Unterschied zu erwarten.

Weiterhin ist hier auch PIF4 als potentieller Mitwirkender zu erwähnen, da es in Arabidopsis dafür bekannt ist, sowohl transkriptionell als auch über eine direkte Protein-Protein-Interaktion durch AtELF3 unterdrückt zu werden (Box *et al.*, 2015; Nieto *et al.*, 2015; Raschke *et al.*, 2015), was die transkriptionelle Aktivierung von *AtFT* beeinflusst (Kumar *et al.*, 2012b). Für Gerste ist *PIF4* nicht gut untersucht, aber es gibt mehrere Gene, die mit *PIF4* assoziiert sind (Tabelle A13), von denen eines mit Hitzestress in Verbindung gebracht wurde (Li *et al.*, 2021), was darauf hindeutet, dass *PIF4* in Gerste funktionell konserviert sein könnte. Unterschiedliche homozygote *PIF4*-Allele in 10_003 und 10_190 (Tabelle A13) könnten die Interaktion mit ELF3_{Hsp}/ELF3_{Hv} beeinflussen, insbesondere weil die einzige AS-Substitution W669G des ELF3-Proteins aus Familie 10 innerhalb der potenziell mit PIF4 interagierenden Region liegt (Tabelle 10). Da *HvPIF4* jedoch nicht gut untersucht ist, ist dies noch eher spekulativ.

Obwohl die Transkriptmenge von *VRN-H1* in 10_003_ELF3_{Hsp} verglichen mit ELF3_{Hv} erhöht ist, zeigte HIF 10_003 eine insgesamt geringe *VRN-H1*-Transkriptmenge verglichen mit Bowman, BW290 und HIF 10_190. Aufgrund der gleichen Einheit der Achsen für alle Graphen, lassen sich Unterschiede für die *VRN-H1*-Transkriptmenge in 10_003 besser anhand der genauen Messwerte erkennen (Tabelle A 14), wobei letztendlich natürlich die berechneten p-Werte für die signifikanten Unterschiede ausschlaggebend sind. Da HIF 10_003 ein homozygoten *VRN-H1*_{Hsp} aus dem anzunehmenden Wintertyp-Wildgerstendonator trägt (Tabelle A2), wurde die Expression von *VRN-H1* wahrscheinlich aufgrund der fehlenden

Vernalisation unterdrückt. Diese Daten können daher erklären, dass die beobachteten phänotypischen Unterschiede zwischen den HIFs 10_003 und 10_190 im Feld (Abbildung 21) bei einem Sommergerstenversuch mit Aussaat im Frühjahr auf unterschiedliche *VRN-H1*-Allele zurückzuführen sind (Tabelle A2). Neben der allelischen Wirkung von *VRN-H1* auf den *ELF3_{Hsp}*-Effekt, kann der Einfluss allelischer *PPD-H1*-Effekte nicht ausgeschlossen werden. Dies ist zudem in Übereinstimmung mit vorherigen Studien, die allelische Effekte von *PPD-H1* und *VRN-H1* feststellten und insbesondere damit, dass die Effekte von *PPD-H1* von der allelischen Variation von *VRN-H1* abhängen (Ejaz und von Korff, 2017; Ochagavia *et al.*, 2021; Zhu *et al.*, 2022a). Zhu *et al.* (2022a) untersuchten in ihrer Folge-Studie neben HIF 10_190 auch die HIF-Paare 16_105 und 17_041 und schlugen ebenfalls vor, dass die verschiedenen beobachteten Effekte auf der Interaktion von *ELF3* mit *PPD-H1* und/oder *VRN-H1* begründet sind. Im Vergleich zu 10_190 tragen die HIF-Paare 16 und 17 ein *PPD-H1_{Hv}*-Allel (Tabelle A2), was zur Vermutung führt, dass ein *PPD-H1_{Hsp}*-Allel die Voraussetzung für die (temperaturabhängigen) *ELF3_{Hsp}*-Effekte ist, auch wenn sich dessen Expression selbst nicht verändert.

Insgesamt konnten diese Ergebnisse zeigen, dass in den HIF-Linien *ELF3* exprimiert wurde und, wie in früheren Berichten mit *elf3*-Mutanten, auch Unterschiede in der Expression von Gersten-Blühgenen zwischen den HIF-Schwesterlinien zu sehen waren, obwohl dies wahrscheinlich nicht auf die *ELF3*-Transkriptmenge selbst zurückzuführen ist. Wie erwartet waren die Auswirkungen der loss-of-function *elf3*-Mutante auf die Genexpression stärker als zwischen den natürlichen *ELF3*-Varianten in den HIF-Paaren, was mit den jeweiligen Phänotypen im Gewächshausversuch übereinstimmt (Abbildung 10). Darüber hinaus bestätigen diese Ergebnisse die frühere Annahme, dass die Auswirkungen von *ELF3* vom genetischen Hintergrund abhängen, was mit seiner vorgelagerten Rolle bei der Regulierung der Blütezeit von Gerste übereinstimmt (Boden *et al.*, 2014; Faure *et al.*, 2012). Daher ist der Vergleich der Genexpression in den vorliegenden HIF-Paaren ziemlich kompliziert, da einerseits die Interaktionen von *ELF3* sehr vielfältig sind und andererseits die aus derselben Familie stammenden HIFs im restlichen Genom unterschiedlich sind. Obwohl es sehr wahrscheinlich ist, dass *VRN-H1* der Grund für die großen Unterschiede zwischen den HIFs in Familie 10 ist, machen weitere unterschiedliche homozygote Allele zwischen HIFs 10_003 und 10_190 für *PPD-H1*, *CEN*, *QFt.HEB25-4a*, *VRN-H3/FT1* (Tabelle A2) und zwei mit *Gl* verwandte Gene, *LUX*, *ELF4* und *PIF4* (Tabelle A13), von denen mehrere nachweislich mit *ELF3* interagieren oder von *ELF3* beeinflusst werden, einen umfassenden Vergleich zwischen diesen beiden HIFs kaum möglich. Dies könnte durch die Entwicklung von Doppel-HIFs (z. B. mit Segregation sowohl an *ELF3* als auch an *PPD-H1* oder *PIF4*) mit isogenem Hintergrund erleichtert werden. Hierbei besteht das Konzept darin, eine HEB-Linie zu ermitteln, die an beiden interessierenden Loci heterozygot ist, und segregierende Nachkommen-Genotypen in

allen vier möglichen Kombinationen von Wild- und Elite-Allelen an diesen beiden Loci zu selektieren (d. h. *PPD-H1_{HV}/ELF3_{HV}*, *PPD-H1_{HV}/ELF3_{Hsp}*, *PPD-H1_{Hsp}/ELF3_{HV}*, *PPD-H1_{Hsp}/ELF3_{Hsp}*) (siehe Kapitel 4.3.4). Zukünftige Experimente sollten dann sowohl eine Phänotypisierung als auch eine Analyse der täglichen Genexpression beinhalten, um zu untersuchen, ob die verschiedenen Kombinationen von Wild- und Kulturallelen der jeweiligen Gene unterschiedliche Auswirkungen auf den Blühzeitpunkt oder andere Merkmale sowie Veränderungen in ihrer täglichen Expression zeigen, so dass weitere Aussagen über ihre Wechselwirkungen in einem isogeneren Hintergrund möglich sind. Und wie bereits von Wittern *et al.* (2023) vorgeschlagen, könnte letztendlich die Kombination verschiedener Allele von *ELF3* mit Allelen der anderen zirkadianen Uhrgene eine genaue Abstimmung des Blühzeitpunkts auf die Wachstums Umgebung möglich machen.

4.3.4 *ELF3-PPD-H1-Doppel-HIF-Experiment hebt erneut die Relevanz von Kenntnissen über den genetischen Hintergrund hervor*

Um die Interaktion zwischen *ELF3* und *PPD-H1* weitergehend zu untersuchen, wurden, wie bereits vorgeschlagen, Doppel-HIF-Versuche unter kontrollierten Bedingungen durchgeführt (Langtag-Bedingungen mit 20°C/18°C bei 16/8h Licht/Dunkelheit), bei denen die Wachstums- und Ertragsparameter von SHO bis einschließlich YLD bonitiert wurden (siehe Tabelle 3). Die Versuche konnten aufgrund fehlender verfügbarer Doppel-HIFs nicht in Familie 10, sondern nur in den Familien 12 und 18 durchgeführt werden. Im Vergleich zu den Feldversuchen war die Entwicklung in der Klimakammer wesentlich schneller (Tabelle 12), was auf die optimalen Bedingungen (optimale Temperaturen und bereits 16h Licht zu Beginn des Versuchs) zurückzuführen ist. Zudem waren die Pflanzen größer, was durch weniger raue Umweltbedingungen erklärbar ist, und sie hatten mehr Ähren pro m², weniger Körner pro Ähre, aber ein höheres Tausendkorngewicht und einen höheren Ertrag, was aber bedingt durch die Hochrechnung von einer Einzelpflanze recht fehleranfällig ist. Die Wiederholbarkeiten sind mit 0,74 bis 0,98 (für HEA), mit Ausnahme von EAR (0,00), sehr gut (Tabelle 13). EAR scheint daher durch die Hochrechnung von der Anzahl Ähren einer Einzelpflanze im Topf auf Ähren pro m² nicht aussagekräftig zu sein. Eine ANOVA ergab zudem signifikante Unterschiede zwischen den Linien für alle Merkmale außer für EAR und YLD (Tabelle A15). Die Ergebnisse für den interessanteren paarweisen Vergleich zwischen den Geschwisterlinien, werden im nächsten Kapitel analysiert.

4.3.4.1 *Doppel-HIF-Linienvergleich zeigt Effekte für ELF3 und PPD-H1*

Für alle Doppel-HIF-Linien wurde die Leistungsfähigkeit berechnet und der Unterschied zwischen allen 4 HIF-Schwesterlinien jeweils für 12_001 und 18_207, um die Allel-Effekte miteinander vergleichen zu können (Abbildung 14, Tabelle A16). Während die Variation in allen Geschwisterlinien für HEA, HEI, MAT, GNE und TGW zumeist < 10 % war, war sie mit

> 20 % für EAR und YLD besonders hoch (Tabelle A16), was sehr wahrscheinlich an der Erfassung der Daten anhand von Einzelpflanzen liegt. Für die Entwicklungsparameter SHO, SEL, HEA, RIP und MAT zeigten die Unterschiede zwischen den Doppel-HIFs in beiden Familien ein ähnliches Muster auf. Wenn sowohl für *ELF3* als auch für *PPD-H1* das gleiche Allel (entweder *Hv/Hv* oder *Hsp/Hsp*) vorlag, wiesen diese jeweils die maximalen bzw. minimalen Mittelwerte des Merkmals vor, also die schnellste Entwicklung für die *Hsp/Hsp*-Kombination und die langsamste Entwicklung für die *Hv/Hv*-Kombination (Abbildung 14). Signifikante Unterschiede gab es fast ausschließlich nur für diejenigen Linien mit verschiedenen *PPD-H1*-Allelen, wobei ein *PPD-H1_{Hsp}* unabhängig vom *ELF3* Allel immer zu einer schnelleren Entwicklung führte (mit bis zu 16,5 Tagen für HEA in Familie 12_001), was vorherige Veröffentlichungen noch übersteigt (9,3 Tage in Maurer *et al.* (2016) und 8,5 Tage in Herzig *et al.* (2018)), was aber auch nur an den optimalen Wachstumsbedingungen in der Klimakammer liegen könnte. Hinzu kam in Familie 12_001 für HEA und MAT ein Effekt des *ELF3_{Hsp}* Allels vor dem Hintergrund eines *PPD-H1_{Hv}*-Allels (5,4 Tage frühere Blüte bzw. 1,9 Tage frühere Reife), während *ELF3* vor dem Hintergrund eines *PPD-H1_{Hsp}* keinen Effekt auf HEA und MAT hatte (Abbildung 14). Auch für SHO war ein Trend dazu sichtbar. Faure *et al.* (2012) zeigten bereits, dass Variation an *PPD-H1* unter Langtagbedingungen den Blühzeitpunkt von *elf3*-Mutanten beeinflusst und außerdem, dass *elf3*-Mutanten bei Variation an *PPD-H1* den Blühzeitpunkt unterschiedlich stark beeinflussen. Dies scheint also auch bei natürlichen *ELF3*-Varianten der Fall zu sein. Der Blühzeitpunkt scheint also von der allelischen Variation an *PPD-H1* abzuhängen, wie bereits zuvor vermutet.

Bei der Pflanzenhöhe HEI in Familie 12_001 führte *PPD-H1_{Hsp}* vor dem Hintergrund von *ELF3_{Hv}* zu einer 14 cm geringeren Pflanzenhöhe (Abbildung 14). In Familie 18_207 zeigte sich ein Effekt des *ELF3_{Hsp}* vor dem Hintergrund eines *PPD-H1_{Hv}* (12 cm geringere Pflanzenhöhe). Diese Verringerung der Pflanzenhöhe ist in Übereinstimmung mit bereits bekannten Daten (Maurer *et al.* (2016) bzw. Herzig *et al.* (2018) mit durchschnittlich -7,3 cm bzw. -6,4 cm für *PPD-H1_{Hsp}* und -3,2 cm für *ELF3_{Hsp}*). Während für EAR kein Effekt gezeigt werden konnte, zeigte *PPD-H1_{Hsp}* bei GNE und TGW sowohl mit einem *ELF3_{Hsp}*- als mit *ELF3_{Hv}*-Hintergrund wieder große Effekte (Abbildung 14). *PPD-H1_{Hsp}* führte hierbei zu bis zu 5 Körnern weniger pro Ähre und einem erhöhten Tausendkorngewicht von bis zu 10g. In Familie 12_001 führte ein *ELF3_{Hsp}* vor dem Hintergrund eines *PPD-H1_{Hv}* zu 2 Körnern mehr pro Ähre, was besonders interessant ist, da *PPD-H1_{Hsp}* entgegengesetzte Effekte hat. Der größte Unterschied fand sich bei TGW und GNE zwischen dem Vorliegen beider Wildallele und beider Kulturallele, wobei die kombinierten Wildallele insgesamt zu einem höheren Tausendkorngewicht und einer geringeren Kornanzahl pro Ähre führten (Abbildung 14). Diese beiden Effekte kompensieren sich vermutlich und daher ist ein Effekt auf den Ertrag selbst kaum sichtbar. Beim Ertrag erkennt man den Trend, dass *PPD-H1_{Hsp}* einen ertragsverringenden Effekt hatte, jedoch war

dieser nicht signifikant. Die beiden Allele scheinen in diesem Versuch somit keinen Effekt auf den Ertrag zu haben, einzig in Familie 12_001 unterschied sich der Ertrag der *Hv/Hv* fixierten Pflanzen von den *Hsp/Hsp* fixierten Pflanzen (Abbildung 14), was an der signifikant unterschiedlichen Anzahl an Körner pro Ähre liegen könnte. Allgemein ist ein ausbleibender Effekt auf den Ertrag selbst nicht weiter unerwartet, denn auch im Feldversuch zeigten *ELF3_{Hsp}*-tragende Linien kaum Effekte auf den Ertrag. Aber auch die restlichen Effekte von *ELF3_{Hsp}* waren mengenmäßig wesentlich weniger als in den vorherigen Versuchen dieser Arbeit, dafür waren sie jedoch hier eher stärker (durch die Gewächshaus-Bedingungen). *PPD-H1* zeigte bereits in vorherigen Studien großen Einfluss auf den Blühzeitpunkt sowie weitere pleiotrope Effekte auf entwicklungs- und ertragsbezogene Merkmale, jedoch auch ohne signifikante Auswirkungen auf den Ertrag selbst (Herzig *et al.*, 2018; Maurer *et al.*, 2016; Wiegmann *et al.*, 2019), was in Übereinstimmung mit den vorliegenden Daten ist.

Rückblickend lässt sich feststellen, dass allgemein vermutlich eine größere Anzahl an Wiederholungen hilfreich gewesen wäre, um nicht nur einen Trend zu sehen, sondern tatsächlich signifikante Unterschiede zu finden. Für einige Merkmale konnte vor einem homozygot fixierten *ELF3/PPD-H1*-Hintergrund ein Effekt des jeweils anderen Allels festgestellt werden, während vor dem Hintergrund der umgekehrten homozygoten Fixierung dieser Effekt nicht auftrat, was eventuell auf eine gewisse Zusammenwirkung der Allele schließen lassen könnte. Es konnte aber nicht wie bereits zuvor vermutet, eine eindeutige Interaktion bzw. additive Effekte der beiden Gene gefunden werden. Eine Interaktion zwischen *ELF3* und *PPD-H1* kann jedoch auch nicht komplett ausgeschlossen werden. Für eine weitere Interpretation der Ergebnisse wurde, wie bereits für die *ELF3*-HIFs, der genetische Hintergrund evaluiert (Kapitel 4.3.4.2). Es wäre aber andererseits auch hier interessant, eine Expressionsanalyse dieser beiden Gene sowie weiterer Downstream-Gene durchzuführen.

4.3.4.2 Genetischer Hintergrund der HIF-Paare über *ELF3* und *PPD-H1* hinaus

Da die bisherigen Auswertungen der Feld- und Gewächshaus-Versuche ergeben haben, dass die genetische Zusammensetzung der HIF-Paare über *ELF3* hinaus die *ELF3*-Effekte beeinflusst, ist es auch hier von Nöten, sich jeweils den genetischen Hintergrund der HIF-Paare anzusehen. Da die Linien aufgrund des kleinen Versuchs nicht wie die vorherigen *ELF3*-HIFs mit dem 50k SNP chip erneut genotypisiert wurden, muss hier auf vorherige Genotypisierungs-Daten zurückgegriffen werden.

Für 12_001 zeigte die Fixierung der anderen sieben Hauptblühgene (Maurer *et al.*, 2015) in Generation BC₁S₃, dass für *CEN* und *denso/sdw1* das Wildallel vorlag und für *VRN-H2*, *VRN-H3* und *QFt.HEB25-4a* das Elite-Allel (Tabelle A17). *VRN-H1* war zu diesem Zeitpunkt zusätzlich zu *ELF3* und *PPD-H1* heterozygot. In den Doppel-HIF-Geschwisterlinien (BC₁S_{3;6}) war es dann homozygot fixiert, was mittels KASP-Markern (Tabelle 2) ermittelt wurde,

allerdings so, dass in den Linien, mit *PPD-H1_{Hv}* ein *VRN-H1_{Hsp}* vorlag und umgekehrt (Tabelle A18). Diese Allelfixierung war ungewollt und ist der Tatsache zu schulden, dass die zur Selektion zur Verfügung stehenden Pflanzen nur diese ungünstige Kombination aufzeigten. Bei der Interpretation der Ergebnisse muss daher bedacht werden, dass in Familie 12_001 zusätzlich zu *PPD-H1* auch *VRN-H1* (wie bereits im Rahmen der Genexpression erwähnt wurde) einen Einfluss haben könnte. Da bereits gezeigt werden konnte, dass es durch *VRN-H1_{Hsp}* und *PPD-H1_{Hv}* jeweils zu einer Verspätung der Blüte kommt und durch *VRN-H1_{Hv}* und *PPD-H1_{Hsp}* jeweils zu einer Verfrühung (Maurer *et al.*, 2016; Wiegmann *et al.*, 2019), kann man in diesem Versuch von einer Untersuchung des *ELF3* vor einem spät und einem früh blühenden Hintergrund sprechen. Auch bei den Merkmalen SHO, RIP und MAT konnten bereits gegenteilige Effekte der beiden Allele festgestellt werden (Maurer *et al.*, 2016; Wiegmann *et al.*, 2019). Die Variation des Blühzeitpunktes und der weiteren Merkmale könnte also auch hier neben der allelischen Variation an *PPD-H1* von der allelischen Variation an *VRN-H1* abhängen.

In Kapitel 4.3.3 wurde außerdem vermutet, dass die Expression von *VRN-H1* in HIF 10_003 mit dem *VRN-H1_{Hsp}*-Allel durch die fehlende Vernalisation unterdrückt war und dies ein Grund für weniger *ELF3_{Hsp}*-Effekte in HIF 10_003 im Vergleich zu HIF 10_190 (mit *VRN-H1_{Hv}*-Allel) sein könnte (Abbildung 13, Abbildung 21). Bei den Doppel-HIFs lag für HIF 12_001 ein *VRN-H1_{Hsp}* in den Linien mit dem *PPD-H1_{Hv}*-Allel vor (und somit die gleiche Kombination wie in HIF 10_003, Tabelle A2). Hier kam es, wie bereits vermutet, in diesen Linien zu einem späteren SHO, HEA und MAT (Abbildung 14, (Maurer *et al.*, 2016; Wiegmann *et al.*, 2019)). Allerdings zeigte *ELF3_{Hsp}* in Doppel-HIF 12_001 für HEA und MAT nur einen Effekt mit dem spät blühenden *VRN-H1_{Hsp}/PPD-H1_{Hv}*-Hintergrund, der HIF 10_003 gleicht, und nicht vor dem früh blühenden *VRN-H1_{Hv}/PPD-H1_{Hsp}*-Hintergrund, welcher an diesen beiden Allelen HIF 10_190 gleicht. Die Vermutung, dass es durch die fehlende Vernalisation beim Vorliegen eines *VRN-H1_{Hsp}*-Allels zu geringeren Effekten kommt (durch geringere *VRN-H1*-Expression), kann mit diesem Versuch nicht bestätigt werden. Hier fehlen für eine Bestätigung außerdem entsprechende Expressions-Daten. Allerdings können die Ergebnisse bestätigen, dass der *ELF3_{Hsp}*-Effekt, wie im Rahmen dieser Arbeit und bereits zuvor vorgeschlagen, von der allelischen Wirkung von *PPD-H1* und/oder *VRN-H1* abhängt (Ejaz und von Korff, 2017; Ochagavia *et al.*, 2021; Zhu *et al.*, 2022a). Zhu *et al.* (2022a) schlugen außerdem vor, dass ein *PPD-H1_{Hsp}*-Allel Voraussetzung für die *ELF3_{Hsp}*-Effekte sein könnte. Dies ließ sich leider in diesem Versuch nicht bestätigen, da der *ELF3_{Hsp}*-Effekt für das Hauptmerkmal HEA zum Beispiel nur vor einem *PPD-H1_{Hv}*-Hintergrund erkennbar war. Allerdings könnten hierbei auch wieder weitere Abweichungen im genetischen Hintergrund eine Rolle spielen. In diesem Zusammenhang ist auch wieder die zentrale Rolle von *ELF3* in der zirkadianen Uhr mit vielen Protein-Protein-Wechselwirkungen zu nennen. So muss man beim Vergleich mit den *ELF3*-

HIFs aus Familie 10 bedenken, dass es einerseits weitere Unterschiede bezüglich der Fixierung der Haupt-Blühhene (Tabelle A17) gab, denn in den HIFs aus Familie 10 waren bis auf *denso/sdw1* und *VRN-H2* alle Blühhene unterschiedlich homozygot fixiert und könnten somit Einfluss auf die Effekte nehmen, und andererseits war über den weiteren genetischen Hintergrund der Doppel-HIF-Pflanzen nicht genug bekannt, was eine weitere ausführliche Interpretation der Ergebnisse für 12_001 schwer möglich macht. Nur für in Generation BC₁S₃ bereits homozygot *Hv*- bzw. *Hsp*-fixierte Allele könnte man annehmen, dass diese weiter homozygot fixiert sind, aber für alle heterozygoten Allele, wäre eine genaue Aussage ohne weitere Genotypisierung nicht möglich. Den 9k Daten zufolge sind das für HIF 12_001 noch 5,79 % des Gesamtgenoms. HIF 12_001 ist natürlich besonders interessant, da sie ebenfalls in den Feldversuchen vorkam. Dort lag ein homozygot fixiertes *VRN-H1_{Hsp}* sowie ein *PPD-H1_{Hv}* vor, allerdings war hier die Fixierung an *HvCEN* in den Geschwisterlinien verschieden. Dies macht einen Vergleich zum Feldversuch, abgesehen von weiteren Unterschieden im genetischen Hintergrund, schwer möglich.

Linie 18_207 stammt aus Generation BC₂S₂, daher konnte die Fixierung der Hauptblühhene nicht aus den Daten von Maurer *et al.* (2015) bestimmt werden, denn es gab eine weitere Rückkreuzung mit Barke. Einzig für die bereits homozygot *Hv*-fixierten Linien konnte man annehmen, dass diese weiter homozygot-*Hv*-fixiert sein müssen. Dies traf bei den Hauptblühhenen auf *sdw1/denso*, *QTL-4H-1*, *VRN-H1*, *VRN-H2* und *VRN-H3* zu (Tabelle A17). Da in der BC₂-Generation mit 25 % Aufspaltung zu rechnen war, wurden die in der BC₁S₃ Generation homozygot-*Hsp*-fixierten Regionen identifiziert und pro Region wurde anhand eines KASP-Markers getestet, ob dort eine homozygote Fixierung vorlag (Tabelle A3). Es konnte jedoch nicht an allen Loci eine Fixierung erreicht werden (Tabelle A19). Allerdings konnte für *CEN* an dieser Stelle eine homozygote *Hsp*-Fixierung gezeigt werden.

Über den genetischen Hintergrund über die Hauptblühhene hinaus, kann also weder für 12_001 noch für 18_207 eine vollständige Aussage getroffen werden, da diese nicht weiter genotypisiert wurden. Nur für in BC₁S₃ (Maurer *et al.*, 2015) bereits homozygot fixierte *Hsp*- und *Hv*-Allele in HIF 12_001 kann man sagen, dass diese ihren Status beibehalten haben und ebenso für bereits homozygot *Hv*-fixierte-Allele bzw. die mit KASP-Markern getesteten Bereiche in HIF 18_207. Um eine ausführlichere Analyse möglich zu machen, sollten die Doppel-HIFs, wie bereits vorgeschlagen bezüglich der Genexpression verschiedener Blühhene untersucht werden, sowie am besten mittels des Infinium iSelect 50k SNP-Chip genotypisiert werden. Da 12_001 jedoch ungünstigerweise für *VRN-H1* und *PPD-H1* aufspaltet, wäre es allerdings eventuell günstiger, eher eine neue Doppel-HIF zu finden bzw. zu generieren. Eine weitere Möglichkeit wäre, zusätzliche nah-isogene/HIF-Linien mit weiteren Allelkombinationen dieser wichtigen Gene auf deren Performance (unter verschiedenen Bedingungen) zu testen, da die Anpassung an bestimmte Umwelten durch die Selektion der

besten Allel-Kombinationen in Bezug auf die Ertragsverbesserung erreicht wird (Ochagavia *et al.*, 2021). Zudem sollte die Anzahl an Wiederholungen der Einzelpflanzen erhöht werden. Schlussendlich lässt sich sagen, dass der Doppel-HIF-Versuch ein erfolgreicher Vorversuch für weitere in größerem Maßstab angelegte (Feld-)Versuche war, der erneut die Bedeutung der Kenntnisse des genetischen Hintergrunds und die Wichtigkeit der Fixierung wichtiger in den Wachstumsprozess involvierter Gene aufzeigt.

4.3.5 W669G beeinträchtigt voraussichtlich die Sekundärstruktur des ELF3-Proteins und stört so vermutlich Protein-Protein-Interaktionen

Da die Genexpressionsdaten darauf hindeuten, dass die beobachtete phänotypische Variation zwischen den HIF-Schwesterlinien von 10_190 nicht auf die *HvELF3*-Transkriptabundanz selbst zurückzuführen ist (Abbildung 13), könnte sie auch auf Unterschiede auf Proteinebene zurückzuführen sein. Daher wurden die potenziellen Auswirkungen der minimalen Aminosäureänderung W669G in der Proteinsequenz zwischen *ELF3_{Hv}* von Barke (*ELF3_{Barke}*) und *ELF3_{Hsp}* von HID_102 (*ELF3_{HID102}*), dem Wilddonor aus HEB-Familie 10, untersucht. Da die HIF-Schwesterlinien von 10_190 nahezu isogen sind (<1 % der Segregation, Tabelle 11) und es die einzige HIF ist, die nur einen einzigen Aminosäureunterschied zwischen Wild- und Barke-ELF3 aufweist (Tabelle 10) und die gleichzeitig starke phänotypische Unterschiede zwischen den HIF-Schwesterlinien zeigt (Abbildung 21), ist sie eine gute Grundlage, den Einfluss von W669G hinsichtlich seiner Auswirkungen auf die ELF3-Proteinstruktur und damit mögliche Einflüsse auf den Phänotyp weiter zu untersuchen. Natürlich wäre es auch interessant, den Einfluss anderer Aminosäure-Substitutionen als W669G zu untersuchen, vor allem dann, wenn es nur Unterschiede bei einzelnen Aminosäuren zwischen zwei ELF3-Proteinen gibt. Ein Beispiel ist ELF3 in Familie 3 (HID_055), denn es unterscheidet sich vom kultivierten ELF3 von Bowman nur an Position 709 (G709W). Im Rahmen des HIF-Vergleichs wäre jedoch die Assoziation von ELF3-Varianten mit dem Blühzeitpunkt und der Leistung der Pflanzen beeinträchtigt, da keine Bowman-*ELF3*-Allele zum Vergleich in den HIFs zu Verfügung stehen. Dies könnte jedoch ein zukünftiger Ansatz sein, um HIFs auf der Grundlage von Kreuzungen von HID_055 und Bowman zu erstellen, um die Auswirkungen von G709W auf den Phänotyp zu untersuchen.

Um die potenziellen Auswirkungen von W669G auf der Proteinebene zwischen *ELF3_{Barke}* und *ELF3_{HID102}* zu bewerten, wurde eine Sequenz- und Strukturbasierte Analyse durchgeführt, um mögliche Auswirkungen der in *HvELF3* beobachteten W669G-Substitution auf der Proteinebene zu identifizieren. Mithilfe des AlphaFold2-Algorithmus (Jumper *et al.*, 2021) wurde die gesamte Struktur von *ELF3_{Barke}* und *ELF3_{HID_102}*, mit der Substitution, vorhergesagt (Abbildung 15A-B). Interessanterweise wurde ein hoher Unordnungsgehalt vorhergesagt, und

wie erwartet war die W669G-Substitution auch in diesen Regionen lokalisiert (Abbildung 15A,B).

Um die Frage, ob die lokalen strukturellen Präferenzen dieser Substitution verändert werden könnten, zu beantworten, wurde die Teilsequenz 661-680 ausgewählt und strukturelle Homologe mit BLASTp identifiziert. Die identifizierten Ergebnisse wurden gefiltert, wobei ein Schwellenwert von mindestens 5 Aminosäuren in der ermittelten Struktur verwendet wurde, und die annotierte Sekundärstruktur wurde abgerufen. Insgesamt wurden 52 bzw. 34 Strukturen für die Barke- bzw. HID_102-Sequenzregionen identifiziert (Tabelle A20). Bemerkenswert ist, dass die identifizierten strukturellen Homologe für die Barke-Sequenz ein konserviertes Tryptophan an Position 9 aufwiesen, während HID_102 eine geringere Konservierung des substituierten Glycins zeigte (Abbildung 15C-F). Die Analyse des Sekundärstrukturgehalts der identifizierten Homologe ergab Abweichungen in der lokalen Faltungspräferenz (Abbildung 15D,F, Tabelle A20). Bei Barke faltete sich die Region gleich häufig in α -Helix-, β -Faltblatt- und Coil-Konformationen. Für die Variante W669G in HID_102 ergab sich eine dramatische Abnahme im Auftreten der β -Faltblatt-Konformation (Abbildung 15F). Glycin ist neben Prolin ein bekannter β -Faltblattbrecher (Minor und Kim, 1994; Smith *et al.*, 1994), was diese Beobachtung mit möglichen Auswirkungen auf Wasserstoffbrückenbindungsmuster höherer Ordnung untermauert.

ELF3 enthält einen hohen Gehalt an unstrukturierten/ungeordneten Proteinregionen (Abbildung 15A) und diese Regionen können lokal gleichermaßen in verschiedene Sekundärstrukturelemente übergehen, wie die Analyse zeigt (Abbildung 15D,F). Ungeordnete Proteinregionen sind oft mit Phasentrennungseignissen verbunden (Majumdar *et al.*, 2019), also dem Phänomen, bei dem sich ein heterologes Molekülgemisch spontan in zwei (oder mehr) Phasen trennt, wobei z. B. eine proteinreiche und eine proteinarme Phase entsteht und somit lokale Nanokompartimente in der Zelle gebildet werden. In Anbetracht der Tatsache, dass AtELF3 selbst phasensepariert (Jung *et al.*, 2020), könnte diese Substitution durchaus das Verhalten für die Phasentrennung von ELF3 in Gerste beeinflussen. Im Fall von AtELF3 führt die Phasentrennung zum Wechsel zwischen dem aktiven und dem inaktiven Zustand (Jung *et al.*, 2020). Der kausale Zusammenhang und die funktionellen Folgen der Phasentrennung *in vivo* sind sehr schwer fassbar (McSwiggen *et al.* (2019)), sodass dieser Teil eher spekulativ ist, weil es noch viele offene Fragen zu den Auswirkungen und funktionellen Folgen der ELF3-Phasentrennung und der Bildung von Nanokompartimenten in Gerste gibt. Eine weitere, weniger offensichtliche Auswirkung von W669G könnte im Zusammenhang mit seinen lokalen zellulären Interaktionen stehen, weshalb die annotierte zelluläre Gemeinschaft analysiert wurde. Basierend auf dem STRING-Eintrag (Szklarczyk *et al.*, 2021) des homologen Proteins aus *Arabidopsis* hat AtELF3 10 beschriebene Interaktionspartner, die anhand der Standardkriterien identifiziert wurden (Abbildung 15G). Es

wurden die entsprechenden Gerstenproteine mit BLASTp identifiziert und der Unordnungsgehalt mit dem MobiDB-lite Algorithmus analysiert (Necci *et al.*, 2017) (Tabelle A21). Die Mehrheit der Interaktionspartner zeigt ebenfalls einen hohen Unordnungsgehalt mit einem Mittelwert von 28 %, wenn man ihre vollständigen Sequenzen betrachtet (Abbildung 15H). Auf dieser Grundlage könnte der Effekt dieser W669G-Substitution nicht nur das Phasentrennungsverhalten von ELF3 beeinflussen, sondern auch an unordnungsbedingten Phasentrennungsereignissen innerhalb seiner zellulären Gemeinschaft beteiligt sein.

Die Substitution der Aminosäure 669 von Tryptophan durch Glycin könnte eine wesentliche Rolle bei der Regulierung einer Funktion in einer Assemblierung höherer Ordnung spielen. Dies liegt daran, dass (a) die Tryptophan-enthaltende Sequenz alle Arten von Sekundärstrukturen annehmen kann, während die Glycin-Substitution aufgrund der blattbrechenden Eigenschaften von Glycin einen verringerten β -Faltblattanteil induziert. Dies könnte sich direkt auf Sekundärstrukturübergänge auswirken, die in ungeordneten Regionen für die Anpassung an die Selbstinteraktion (wie im Fall von AtELF3 (Jung *et al.*, 2020)) oder/und die Interaktion mit verschiedenen Interaktionspartnern erforderlich sind und dadurch die Komplexzusammensetzung und die 3D-Architektur der Gemeinschaft höherer Ordnung beeinflussen (Kim und Han, 2018); (b) Tryptophan enthält aufgrund seines aromatischen Rings ein delokalisiertes, sogenanntes π -Elektronensystem in seiner Seitenkette und ist dadurch in der Lage π -Wechselwirkungen (nicht-kovalente Wechselwirkungen, an denen π -Systeme beteiligt sind) zu bilden, wie π - π - und Kation- π -Interaktionsnetzwerke, also Wechselwirkungen zwischen zwei π -Elektronensystemen bzw. zwischen einer positiv geladenen Aminosäure und einem aromatischen Aminosäurerest. Diese Wechselwirkung scheint eine wesentliche Rolle im Prozess der Phasentrennung zu spielen (Vernon *et al.*, 2018). Die untersuchte Substitution könnte sich somit direkt auf die Eigenschaften auswirken, die der Bildung von Nanokompartimenten zugrunde liegen, und letztlich einen funktionellen Komplex so regulieren, dass er eine Funktion mit deutlichen phänotypischen Folgen ausübt. An dieser Stelle sei darauf hingewiesen, dass die Berechnungs- und Modellierungsergebnisse eine gültige und experimentell überprüfbare Hypothese darstellen und keinen Beweis beinhalten.

Die Tatsache, dass auch die *Hsp*-Allele aller anderen HIFs diese Substitution aufweisen (Tabelle 10), und 10_003, die genau das gleiche *ELF3_{Hsp}*-Allel trägt, ohne die gleichen starken phänotypischen Auswirkungen zu zeigen (Abbildung 21), unterstreichen jedoch die Abhängigkeit der *ELF3*-Wirkung vom genetischen Hintergrund, was ein komplexes Interaktionsnetzwerk formt.

4.4 Analyse der zirkadianen Uhr unter dem Einfluss von *ELF3*

Um zu verstehen, ob und wie sich verschiedene natürlich *ELF3*-Varianten bzw. verschiedene Temperaturen in den unterschiedlichen HIFs auf die zirkadianen Rhythmen auswirken, wurden die drei wichtigsten zirkadianen Attribute (Phase, Amplitude und Periode) unter Optimal-Temperatur (OT, 22 °C) und im Anschluss unter erhöhter Temperatur (HT, 32 °C) mit der Hochdurchsatz-Phänotypisierungs-Plattform namens SensyPAM (SensyTIV, Aviel, Israel) untersucht.

4.4.1 Parameter der zirkadianen Uhr unterscheiden sich zwischen Wild- und Kulturgersten

Mithilfe der SensyPAM-Anlage wurde die Periode, Amplitude, Phase sowie der Fehler (Relativer Amplitudenfehler, RAE) für die 23 untersuchten HIF-Paare bestimmt und im Anschluss die Delta-Werte der Parameter Periode, Amplitude und Phase ermittelt. Das Delta wurde berechnet, indem der Wert für OT von dem für HT subtrahiert wurde. Wiederholbarkeiten waren mit Werten von 0,66 bis 0,81 sehr gut (Tabelle A22). Die Variationsanalyse ergab für alle drei Parameter Periode, Amplitude und Phase signifikante Effekte ($p < 0,001$) für Genotyp, Temperatur (OT bzw. HT), sowie signifikante Interaktion zwischen Genotyp x Temperatur, sprich eine unterschiedliche Plastizität der untersuchten Linien (Tabelle A23). Nur für die Temperatur bei Amplitude war die ANOVA nicht signifikant. Weiterhin wurden zwischen allen Parametern die Pearson'schen Korrelationskoeffizienten berechnet (Abbildung 16). Alle Parameter korrelierten zwischen ihrem jeweiligen HT und OT signifikant und außer für Phase positiv. Interessant ist, dass die Phase negativ mit der Periode und positiv mit der Amplitude korrelierte. Also je schneller die zirkadiane Uhr (kleiner die Periode) oder je größer die Amplitude (die Höhe des Peaks), desto später ist der erste Peak (größer ist die Phase).

Für die Parameter Periode, Amplitude, Phase und Fehler unter OT und HT Bedingungen, sowie für die Deltas der Parameter Periode, Amplitude und Phase wurde die deskriptive Statistik berechnet, die eine breite Variation für alle Merkmale mit mittelhohen Variationskoeffizienten (CV) für beide Temperaturen zeigte (Tabelle 14). Die Variation für alle Deltas war besonders hoch, da sie aus zwei Parametern berechnet wurden. Die vorige Beobachtung höherer Variation unter HT als unter OT (Kusakina *et al.*, 2014), also eine verringerte Präzision der Uhr durch erhöhte Temperatur, bestätigte sich hier nicht. Allgemein variierte die Periode unter OT zwischen 21,78 h und 34,00 h mit einer Variation von 8,62 % bzw. 9,63 % für *ELF3_{Hsp}* bzw. *ELF3_{Hv}*-tragende Linien, während der Bereich unter HT minimal kleiner ausfiel (22,17-34,00 h) mit geringerer Variation (7,28 bzw. 8,36 %) (Tabelle 14). Es fiel vor allem auf, dass die Periode im Schnitt über 26 Stunden betrug und somit deutlich größer als in vorherigen Studien war (Bdolach *et al.*, 2019; Dakhiya *et al.*, 2017; Prusty *et al.*, 2021). Allgemein war die Periode unter HT-Bedingungen kleiner als unter OT ($p < 0,0001$), während

sich die Amplitude nicht signifikant unterschied ($p < 0,1466$) und die Phase unter HT-Bedingungen durchschnittlich größer war als unter OT ($p < 0,0001$) (Tabelle 14, Tabelle A23). Der Fehler (Relativer Amplitudenfehler, RAE) lag zwischen 0,36 und 0,83, mit Mittelwerten von 0,58 (HT) und 0,62 (OT) (Tabelle 14). RAE trifft Aussagen über die Robustheit des Zyklus; bei einem Wert nahe 0 ist der Rhythmus robust, während ein Wert nahe 1 einen Rhythmus mit einem Fehlerwert so groß wie die Amplitude selbst anzeigt (Dakhiya *et al.*, 2017). Somit weisen diese Daten auf einen mittelmäßig robusten Rhythmus für beide Temperaturen hin.

Die Beschleunigung der Uhr (kürzere Periode) mit einer größeren Amplitude bei Hitze konnte bei Gerste unter den gleichen Versuchsbedingungen bereits gezeigt werden (Bdolach *et al.*, 2019; Prusty *et al.*, 2021). Eine kürzere Periode verschafft den Pflanzen bei höherer Temperatur vermutlich einen Leistungsvorteil gegenüber Pflanzen mit einer langen Periode (Kusakina *et al.*, 2014). Interessanter im Zusammenhang mit dieser Arbeit ist jedoch der Vergleich zwischen den *ELF3_{Hsp}*- und *ELF3_{Hv}*-tragenden Linien unter OT und HT bzw. zwischen OT und HT für das jeweilige Allel (Abbildung 17). Unter OT zeigten die Linien mit dem kultivierten *ELF3_{Hv}*-Allel mit 28,19 h eine signifikant höhere Periode (langsamere Uhr) als die Wildgersten mit 27,41 h, während unter HT im Gegensatz ein Trend für eine kleinere Periode (Beschleunigung der Uhr; 26,75 h im Vergleich zu 27,06 h) erkennbar war ($p = 0,0919$) (Tabelle 14, Tabelle A24). Prusty *et al.* (2021) hingegen zeigten für Kulturgersten unter OT nur einen Trend für eine höhere Periode und unter HT eine signifikant größere Periode als bei den Wildgersten. Beim Vergleich zweier Subpopulationen, die aus der Wildgersten-Population B1K hergestellt wurden (Bdolach *et al.*, 2019), fanden sich aber wie in den vorliegenden Daten auch nur signifikante Unterschiede unter OT und nicht unter HT. Weiterhin zeigten Wildgersten bei Prusty *et al.* (2021) im Vergleich zu Kulturgersten eine klare Plastizität (signifikanter Unterschied zwischen OT und HT). Über alle untersuchten Linien hinweg, zeigte sich in diesen Versuchen jedoch, dass nur HIF-Schwesterlinien mit dem Kulturgersten-*ELF3_{Hv}*-Allel mit 1,57 h eine signifikante Beschleunigung der Periode bei Temperatur-Erhöhung aufwiesen ($p < 0,0001$), während sich die Periode der *ELF3_{Hsp}*-Allel-tragenden Linien zwischen OT und HT mit 0,34 h nicht signifikant voneinander unterschied (Tabelle 14, Abbildung 17). Somit zeigten in diesem Fall nur die Kulturgersten-*ELF3_{Hv}*-tragenden Linien eine klare Plastizität, was nicht mit den Ergebnissen aus Prusty *et al.* (2021) übereinstimmt. Die GWAS-Ergebnisse in Prusty *et al.* (2021) zeigten außerdem, dass der Locus *DOC 1.1*, als dessen Kandidatengen *ELF3* genannt wurde, mit der Periode unter HT assoziiert wurde und das Wildallel die Periode beschleunigte, während für das kultivierte Allel kein Effekt gezeigt werden konnte. Dies ließ sich mit den vorliegenden Daten ebenfalls nicht bestätigen. Die Amplitude war unter OT und HT (jeweils um 0,003) signifikant niedriger für die *ELF3_{Hv}*-Allel-tragenden Linien (Tabelle 14, Abbildung 17). Prusty *et al.* (2021) hingegen zeigten unter OT eine signifikant höhere Amplitude und unter HT eine signifikant niedrigere Amplitude als für die Wildgersten. Beim

Vergleich der Amplitude zwischen OT und HT für das jeweilige *ELF3*-Allel, wie bereits beim Vergleich über alle Linien hinweg (Tabelle A23), konnten keine signifikanten Unterschiede gefunden werden, während sich die Amplitude in Bdolach *et al.* (2019) und in Prusty *et al.* (2021) für die Wildgersten unter HT im Vergleich zu OT sogar verdoppelte. Die Phase unterschied sich weder unter OT noch unter HT signifikant für die *ELF3*-Allele, aber für beide *ELF3*-Allele war ein signifikanter Unterschied zwischen OT und HT zu erkennen (Abbildung 17). Für die Deltas (die Plastizität der Uhr) fanden sich über alle Linien hinweg nur signifikante Unterschiede zwischen den verschiedenen *ELF3*-Allel-tragenden Linien für das Merkmal Periode (Abbildung 17).

Ein wesentlicher Unterschied zu Prusty *et al.* (2021) war, dass in dieser Studie andere Wildgersten (und somit andere Wild-Allele) verwendet wurden, was auch die Erklärung dafür sein könnte, dass die Daten nicht so einfach miteinander vergleichbar sind. Wie in dieser Studie bereits gezeigt wurde, können verschiedene *ELF3*-Allele unterschiedliche Effekte/Phänotypen auslösen und auch Prusty *et al.* (2021) zeigten bereits akzessionsspezifische Variation (u.a. auch für verschiedene HEB-25-Familien). Ein Vorteil dieser Studie im Vergleich zu Prusty *et al.* (2021) ist, dass hier eine Unterscheidung der verschiedenen *ELF3*-Wildallele durchgeführt wurde. Dieser eigentlich interessanteste Vergleich für signifikante Unterschiede zwischen den *ELF3_{Hsp}*- und *ELF3_{Hv}*-tragenden Linien für jedes einzelne HIF-Paar folgt im nächsten Abschnitt.

4.4.2 HIF-Linienvergleich zeigt Unterschiede für Geschwisterlinien

Für alle HIF-Paare wurde im Folgenden geprüft, ob signifikante Unterschiede zwischen den *ELF3*-Allelen jeweils unter OT und HT vorliegen (Abbildung 18A, 19A, 20A, schwarze Sternchen) bzw. für die Deltas (Abbildung 18B, 19B, 20B, schwarze Sternchen). Zusätzlich wurde für jedes Allel geprüft, ob es einen Unterschied zwischen HT und OT gibt (Abbildung 18A, 19A, 20A, rote und blaue Sternchen). Beim Vergleich der einzelnen HIF-Geschwisterlinien zeigten sich für alle drei Merkmale unterschiedliche Effekte über alle Linien (Abbildung 17), wie auch bereits in den Feldversuchen für die dort untersuchten Merkmale (Abbildung 21) und in vorherigen Studien zur zirkadianen Uhr in (Wild-)Gerste (Bdolach *et al.*, 2019; Prusty *et al.*, 2021). Für die Periode unterschieden sich *ELF3_{Hsp}*- und *ELF3_{Hv}*-tragende Linien fast ausschließlich unter OT und nicht unter HT, wobei mit bis zu -3,04 h zumeist die *ELF3_{Hv}*-tragenden Linien die langsamere/größere Periode aufwiesen (Abbildung 18A, Tabelle 15). Prusty *et al.* (2021) hingegen, fanden nur unter HT eine signifikant höhere Periode für die dort untersuchten Kulturgersten (*ELF3_{Hv}*) im Vergleich zu den Wildgersten (*ELF3_{Hsp}*), während unter OT nur ein Trend dafür erkennbar war. Wie bereits erwähnt, könnte das aufgrund akzessionsspezifischer Variation allerdings ohnehin nur schwer miteinander vergleichbar sein. Eine größere Periode für die *ELF3_{Hv}*-tragenden Linien unter OT in diesem Versuch stimmt

zudem mit der Tatsache überein, dass diese zuvor eine langsamere Entwicklung gezeigt hatten (Abbildung 21). Dieser Zusammenhang von Periode und Wachstumsgeschwindigkeit wurde bereits zuvor vorgeschlagen (für den Arabidopsis verwandten *Boechera stricta* in Salmela *et al.* (2016)). Passend dazu zeigten Linien, die keine signifikanten phänotypischen Unterschiede aufgezeigt hatten (Tabelle 7), auch meist keine signifikanten Unterschiede der Periode (Tabelle 15). Für die besonders interessante HIF 10_190 konnte unter OT für die *ELF3_{Hsp}*-tragende Linie ebenfalls eine kleinere Periode als für die *ELF3_{Hv}*-tragende Linie gezeigt werden (Tabelle 15), während für 10_003, wie zu erwarten, kein signifikanter Unterschied vorlag. Den Erkenntnissen von Zhu *et al.* (2022a) folgend wäre für 10_190 unter HT allerdings auch ein signifikanter Unterschied zwischen den Geschwisterlinien zu erwarten gewesen, denn dort unterschied sich der Blühzeitpunkt bei 20 °C ebenso wie bei 28 °C signifikant zwischen den Geschwisterlinien. Ein großer Unterschied zwischen beiden Versuchen ist jedoch der Tag-/Nacht-Rhythmus, der in der SensyPAM-Anlage nicht vorhanden war. Es wäre also denkbar, dass die Hell-Dunkel-Bedingungen unter HT einen entscheidenden Einfluss auf die zirkadiane Periode der *ELF3*-Geschwisterlinien haben.

Wie bereits in Prusty *et al.* (2021) beschrieben, führte die Temperatur-Erhöhung auch hier fast immer zu einer Beschleunigung der Uhr unter HT im Vergleich zu OT. Eine Ausnahme stellen die beiden HIFs in Familie 10 dar, bei denen sich die Periode unter HT für die *ELF3_{Hsp}*- und für 10_003 auch für die *ELF3_{Hv}*-tragenden Linien verlangsamte (Tabelle 15). Auch in Arabidopsis und in der B1K-Wildgersten-Population (bzw. in den daraus erzeugten DH-Linien) wurde bereits beobachtet, dass nicht alle Akzessionen bei einer höheren Temperatur eine schnellere zirkadiane Uhr zeigten (Bdolach *et al.*, 2019; Kusakina *et al.*, 2014; Prusty *et al.*, 2021). Für 10_190 unterschied sich die Periode zwischen OT und HT also nur für die *ELF3_{Hsp}*-tragenden Linien. Dies ist in Übereinstimmung mit Zhu *et al.* (2022a), die in ihrer Folgestudie zu Zahn *et al.* (2023) beschreiben, dass sich das Verhalten für die *ELF3_{Hsp}*-tragende Linie zwischen OT (20 °C) und HT (28 °C) unterscheidet und unter HT sogar zu stärkerem Längenwachstum, früherer Blüte, stabilerer Kornzahl und vermindertem Ertragsverlust führt (Für die *ELF3_{Hv}*-tragende Linie liegen in Zhu *et al.* (2022a) aufgrund einer zu kurzen Experimenten-Laufzeit leider keine Daten vor). Auch für die *elf3*-Mutante BW290 (*eam8.w*) konnte unter hohen Temperaturen eine frühere Blüte und eine gleichbleibende Samenanzahl im Vergleich zu einer späteren Blüte und verringerter Samenanzahl bei einem funktionalen *ELF3*-Allel (Bowman) gezeigt werden, wobei die Temperatur-Antwort in HIF 10_190_*ELF3_{Hsp}* in Bezug zur Blüte sogar noch stärker war als für *elf3* in BW290 (Ejaz und von Korff, 2017; Zhu *et al.*, 2022a). In diesem Fall wäre daher eine langsamere/größere Periode mit einer schnelleren Entwicklung verbunden, im Gegensatz zur Beschreibung im vorherigen Absatz. Wie zuvor erwähnt, konnte bereits gezeigt werden, dass hohe Temperaturen in Abhängigkeit von *ELF3* (und auch *PPD-H1*) die Entwicklung beschleunigen oder verzögern können (Ejaz

und von Korff, 2017; Zhu *et al.*, 2022a). Dakhiya *et al.* (2017) vermutete bereits, dass es bei Pflanzen mit langen Perioden und verzögerter *ELF3*-Expression, zu einer früheren Blüte kommen könnte. Der Delta-Vergleich in 10_190 zeigt, dass hier ein Trend für eine größere Plastizität der *ELF3_{Hsp}*-tragenden Linie vorlag.

Außerdem interessant ist, dass ein Unterschied zwischen OT und HT sonst hauptsächlich bei den *ELF3_{Hv}*-tragenden Linien (bei 60% der HIFs) zu finden ist (Abbildung 19A, Tabelle 15). Das lässt sich auch anhand des Delta-Vergleichs erkennen (Abbildung 19B). Delta, ein Parameter für die Plastizität der Uhr, unterschied sich für Periode zwischen *ELF3_{Hsp}*- und *ELF3_{Hv}*-tragenden Linien in einigen HIFs signifikant. Die Hitzeantwort variierte zwischen sehr robusten HIFs, wie zB. 01_122 mit Δ Periode von 0,00 h (Tabelle A25) und HIFs mit einer sehr hohen Plastizität bis zu -4,73 h (15_052_Hv) bzw. +2.10 h (10_003_Hv) (Tabelle 15). In fast allen Fällen zeigte sich ein Delta, welches sich für die *ELF3_{Hv}*-tragenden Linien stärker von Null unterschied, und für diese Linien somit eine stärkere Plastizität gegenüber einer Temperatur-Erhöhung zeigte. Prusty *et al.* (2021) hingegen stellten in ihrer Studie die Plastizität für Wildgersten und nicht für Kulturgersten fest.

Bei der Amplitude waren sowohl unter OT als auch unter HT zumeist die Amplituden der *ELF3_{Hsp}*-tragenden Linien größer (Abbildung 19A, Tabelle 15). Die Feststellung von Prusty *et al.* (2021), dass unter OT eine signifikant höhere Amplitude und unter HT eine signifikant niedrigere Amplitude für die Kulturgersten vorliegt, konnte daher nicht bestätigt werden. Beim Vergleich zwischen den Temperaturen war die Amplitude mal unter OT und mal unter HT größer. Zuvor wurde für HT allgemein eine größere Amplitude gezeigt (Bdolach *et al.*, 2019; Prusty *et al.*, 2021), was sich in diesem Versuch bereits im Vergleich über alle Linien nicht zeigen ließ (Tabelle A24). Beim Vergleich der einzelnen Geschwister-Linien war dies nur für die Hälfte der signifikanten Unterschiede der Fall. Auch beim Vergleich der Deltas zeigte sich wieder eine große Variation in der Hitzeantwort mit einer hohen Plastizität von bis zu -0,021 (16_105_Hv) bzw. +0,028 (07_020_Hv) oder einer sehr robusten Amplitude (0,00 in 03_140) (Tabelle 15, Tabelle A25). Außerdem unterschieden sich die *ELF3_{Hv}*-tragenden Linien meist stärker von Null und wiesen somit eine höhere Plastizität auf als die *ELF3_{Hsp}*-tragenden Linien ist (Abbildung 19B). Vorige Studien erwähnten die Möglichkeit, dass neben der Periode auch die Amplitude ein Ziel für die Optimierung von Wachstum und Ertrag bei Nutzpflanzen sein könnte (Dakhiya *et al.*, 2017; Prusty *et al.*, 2021). Einerseits wurde eine erhöhte Produktivität bei Erhöhung der Amplitude von wichtigen regulatorischen Genen erwähnt (Ni *et al.*, 2009), sowie ein besseres Wachstum und die Selektion unter schwierigen Umweltbedingungen für große Amplituden (Dakhiya *et al.*, 2017). Andererseits wurde der Verlust der zirkadianen Amplitude in verschiedenen Nutzpflanzen im Laufe der Domestizierung (Dakhiya *et al.*, 2017), einschließlich Gerste (Faure *et al.*, 2012), genannt. Trotz der vermeintlich schlechteren Plastizität, stellen die Wildgersten also auch an dieser Stelle erneut eine gute Basis für die

Erweiterung des Kulturgersten-Genpools zur Verbesserung der Leistungsfähigkeit durch eine Erhöhung der Amplitude dar.

Die Phase war unter OT für die *ELF3_{Hsp}*-tragenden Linien kleiner, während sie unter HT für diese Linien größer war. Das ist insofern in Einklang mit den Ergebnissen für Periode, dass (unter OT) bei einer kleineren Periode auch der erste Peak früher auftritt. Hier besteht jedoch ein Widerspruch zur gefundenen negativen Korrelation (-0,26) zwischen Periode und Phase (Abbildung 16). Vergleicht man die Phase bezüglich der Temperatur, fällt auf, dass sie unter OT meist kleiner war als unter HT, wobei dies in den HIFs 16_105 bis 25_002 genau umgekehrt war (Abbildung 20A, Tabelle 15). Beim Vergleich der Deltas fällt auf, dass sich die *ELF3_{Hsp}*-tragenden Linien oft stärker von Null unterschieden als bei den Merkmalen Periode und Amplitude (Abbildung 20B). Ein Vergleich zu vorherigen Studien ist hier allerdings nicht möglich, da dieses Merkmal bisher nicht weitergehend analysiert wurde. Eine weitere Frage, die in diesem Zusammenhang für die Zukunft noch geklärt werden müsste, ist, inwiefern die Variation der Phase die Verbesserung von Nutzpflanzen überhaupt beeinflusst.

Zusammengenommen zeigen diese Daten, dass das zirkadiane Uhrensystem in den HIF-Paaren intakt ist und unter den SensyPAM-Bedingungen funktioniert. Wie erwartet, finden sich Unterschiede zwischen den Geschwisterlinien, sowie familienpezifische Effekte, jedoch können Erkenntnisse aus vorherigen Studien nur bedingt bestätigt werden. Das betrifft einerseits den Vergleich zwischen Kultur- und Wildgersten (bzw. zwischen *ELF3_{Hv}*- und *ELF3_{Hsp}*-tragenden Linien) und andererseits den Vergleich zwischen den verschiedenen Umgebungstemperaturen. Wie bereits erwähnt, ist ein Vorteil dieser Studie im Vergleich zur Studie von Prusty *et al.* (2021), dass hier eine Unterscheidung der verschiedenen *ELF3*-Wildallele durchgeführt wurde. Die hier gefundenen diversen Effekte zwischen den HIFs (z.B. aufgrund verschiedener *ELF3*-Allele und/oder dem Einfluss des genetischen Hintergrunds) könnten daher auch die Erklärung sein, warum die vorliegenden Daten nicht so einfach mit den Daten aus Prusty *et al.* (2021) vergleichbar sind, denn dort wurden ganz andere Genotypen untersucht und auch dort wurde bereits akzessionsspezifische Variation festgestellt.

Während Prusty *et al.* (2021) vor der Durchführung ihrer Studie feststellten, dass es noch nicht klar war, ob die Selektion bei der Domestizierung und Züchtung für oder gegen die Plastizität der Uhr wirkte, vermuteten sie am Ende ihrer Studie, dass es eine Selektion gegen die thermische Plastizität der zirkadianen Uhr gegeben hat (Prusty *et al.*, 2021). Hier zeigt sich ein umgekehrter Effekt für die *ELF3_{Hv}/ELF3_{Hsp}*-tragenden Linien, was dadurch begründet sein könnte, dass in den HIF-Paaren allein der Einfluss von verschiedenen *ELF3*-Allelen untersucht werden sollte und nicht allgemein der Unterschied zwischen Wild- und Kulturgersten. In letzterem Fall könnte nämlich noch der Einfluss anderer Gene einen Effekt haben, der beim Vergleich der Geschwisterlinien dann nicht mehr auftritt, da dort ein nahezu isogener

Hintergrund vorliegt. Für Arabidopsis und auch für Gerste wurde bereits festgestellt, dass mehrere Loci interagieren, um Periode, Amplitude und Phase zu bestimmen (Michael *et al.*, 2003; Prusty *et al.*, 2021). Im Zusammenhang mit Untersuchungen des Temperatur-Verhaltens ist insbesondere zwischen den beiden HIF-Paaren aus Familie 10 der wesentliche Unterschied der *PIF4*-Fixierung zu nennen, denn dieses Gen ist zumindest in Arabidopsis bereits dafür bekannt, die Thermomorphogenese zu kontrollieren (Koini *et al.*, 2009; Quint *et al.*, 2016), allerdings ist *PIF4* in Gerste noch nicht ausreichend erforscht, um weitere Schlüsse zu ziehen.

Weiterhin kann die Vermutung, dass *ELF3* ein Kandidaten-Gen für den in Prusty *et al.* (2021) identifizierten *DOC 1.1*-Locus ist, hier bekräftigt werden, denn es wurden auch hier Effekte auf die Periode gefunden. Außerdem wurde *DOC1.1* als ein epistatischer Locus beschrieben, sowohl für die Periode als auch für die Amplitude unter HT (Prusty *et al.*, 2021). Dies bestätigt einerseits die Theorie der Abhängigkeit des *ELF3*-Effektes vom genetischen Hintergrund und dadurch andererseits auch, dass die Daten nicht gut mit Prusty *et al.* (2021) vergleichbar sind. Die Periode gilt als ein wichtiger Parameter für die zirkadiane Uhr. Die besonders interessante HIF 10_190 zeigte unter OT nur für diesen Parameter ein unterschiedliches Verhalten zwischen den Geschwisterlinien, während für 10_003 keine Unterschiede erkennbar waren (Abbildung 18, Tabelle 15). Weiterhin fand sich in 10_190 nur ein Unterschied zwischen den Temperaturen für die *ELF3_{Hsp}*-tragenden Linien, während sich diese Unterschiede für 10_003 bei beiden Geschwisterlinien zeigten. Die unerwartete Effektrichtung der *ELF3_{Hsp}*-tragenden Linie zwischen HT und OT (+2.05 h) und der Unterschied beim Temperaturverhalten, der nur für die *ELF3_{Hsp}*-tragende Linie (OT, -1.83 h) sichtbar ist (Tabelle 15), machen 10_190 auch weiterhin zu einer sehr interessanten HIF, die in Bezug auf Wachstum unter verschiedenen Temperaturen und Umwelten unbedingt ausgiebiger untersucht werden sollte. Außerdem wäre es in diesem Zusammenhang interessant für HIF 10_003 die Experimente wie in Zhu *et al.* (2022a) durchzuführen (und für 10_190 mit längerer Laufzeit zu wiederholen, um Daten für die *ELF3_{Hv}*-tragende Linie zu erhalten) bzw. Bowman und die *elf3*-Mutante in der SensyPAM-Anlage unter dem Einfluss der Temperatur zu untersuchen. So wären weitere Vergleiche zwischen den SensyPAM- und Entwicklungs-/Ertragsparametern unter verschiedenen Temperaturen möglich und auch um Aussagen darüber treffen zu können, welche Ausprägung welches Parameters für eine schnellere Entwicklung und größere Erträge bzw. Ertragsstabilität sorgt.

Hilfreich könnte es in Folgeversuchen zudem sein, die Genexpression verschiedener zirkadianer Uhrgene in der SensyPAM-Anlage zu untersuchen. Hierbei sollte bedacht werden, dass für die Hauptgene der Uhr schon gezeigt wurde, dass sie trotz veränderter SensyPAM-Parameter ihren Rhythmus beibehalten konnten, also eine Art Temperatur-Kompensations-Mechanismus vorhanden ist (Prusty *et al.*, 2021). Weiterhin wurde im Rahmen

der Uhren-Genexpressionsanalyse vorgeschlagen, Effekte der Temperaturerhöhung auf Transkriptions- und Protein-Stabilität und -Funktion zu untersuchen (Kusakina *et al.*, 2014). Die Expression zentraler zirkadianer Uhrengene verändert sich bei hohen Temperaturen. Ford *et al.* (2016) vermuteten, dass *ELF3* ein wesentlicher Regulator der photoperiodenabhängigen Blüte bei hohen Temperaturen sein könnte, da der Anstieg der Transkripte der Uhr-Gene *GI*, *LUX* und *PRR* bei hohen Temperaturen von *ELF3* abhängig ist. Über *AtELF3* ist bereits bekannt, dass es das Wachstum in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur und der Photoperiode steuert (Anwer *et al.*, 2020; Box *et al.*, 2015; Jung *et al.*, 2020; Raschke *et al.*, 2015; Thines und Harmon, 2010; Zhu *et al.*, 2022b). Während Jung *et al.* (2020) zeigten, dass *AtELF3* temperaturabhängig den Wechsel zwischen aktiven und inaktiven Zustand induzieren und damit die zirkadiane Uhr in Arabidopsis beeinflussen kann, wurde darauf hingewiesen, dass natürliche Variation an *ELF3*, des ELF3-Proteins oder dem Zeitpunkt der Expression in Gerste viele Schlüsselregulatoren, u.a. der Photosynthese, der zirkadianen Uhr und der Reaktion auf die Umwelt, direkt koordinieren könnte (Ezer *et al.*, 2017; Prusty *et al.*, 2021). Wie bereits zuvor vermutet, scheint *HvELF3* schlussendlich eine ähnliche Reaktion auf erhöhte Temperatur zu zeigen wie *AtELF3*, aber die Frage, ob dies auch auf die Funktion als Thermosensor zutrifft, bleibt vorerst offen (Zhu *et al.*, 2022a), da Getreide im Allgemeinen die dafür nötige prion-ähnliche Domäne fehlt (Jung *et al.*, 2020). Wie bereits in Zhu *et al.* (2022a) dargestellt, ist *ELF3* in Bezug zur phänotypischen und entwicklungsmäßigen Anpassung der Gerste an erhöhte Temperaturen ein potentiell wichtiger Akteur und es ist nötig, weitere umfangreiche molekulare Studien durchzuführen, um den Einfluss verschiedener *ELF3*-Allelvarianten zu untersuchen. Die Untersuchung der zirkadianen Uhr in den HIF-Linien bestärkt das und betont auch wieder den Einfluss der Allel-Ausprägung und des genetischen Hintergrunds. In Einklang mit den vorherigen Erkenntnissen, wird angenommen, dass es sich bei der Temperaturkompensation nicht um ein einzelnes Gen oder einen einzelnen Mechanismus handelt, sondern um ein komplettes Netzwerk (Gould *et al.*, 2013). Damit wird erneut die Komplexität von *ELF3* in seiner Funktion als Schlüsselgen, auch in Bezug auf die Plastizität (Laitinen und Nikoloski, 2019), aber auch allgemein des Zusammenhangs zwischen Temperatur, zirkadianer Uhr und Leistungsfähigkeit hervorgehoben. Nichtsdestotrotz ist es vor dem Hintergrund der Klimaerwärmung wichtig, die für die Anpassung verantwortlichen Allele zu verstehen, um das Wissen letztendlich als genetische Ressource für die Züchtung klimaresistenter Kulturpflanzen nutzen zu können.

4.5 Modell der differentiellen Wirkung der *Hv* und *Hsp*-Allele des *ELF3*-Gens in Gerste

Einen abschließenden Überblick der Erkenntnisse dieser Arbeit für die Blühzeitregulation der Gerste unter dem Einfluss verschiedener hier vorkommender Allel-Ausprägungen für *ELF3*, *PPD-H1* und *VRN-H1* gibt das Modell für die Blühzeitregulation in Abbildung 22. Es wird noch einmal dargestellt, dass beide natürlichen *ELF3*-Allele (*Hv*, *Hsp*), zumindest in 10_190 und 10_003 gleichermaßen exprimiert werden. Einzig das *ELF3_{Hsp}*-Allel fördert im Anschluss die *PPD-H1*-Expression im Vergleich zum *ELF3_{Hv}*-Allel. Die *PPD-H1*-Transkript-Menge ist auch hier unabhängig von den *PPD-H1*-Allelen selbst. Einzig bei *VRN-H1* ist durch die fehlende Vernalisation ein Allel-Unterschied festzustellen, denn nur bei Vorliegen eines *VRN-H1_{Hsp}*-Allels wird die Expression von *VRN-H1* selbst gehemmt, und damit vermutlich auch der *ELF3_{Hsp}*-Effekt.

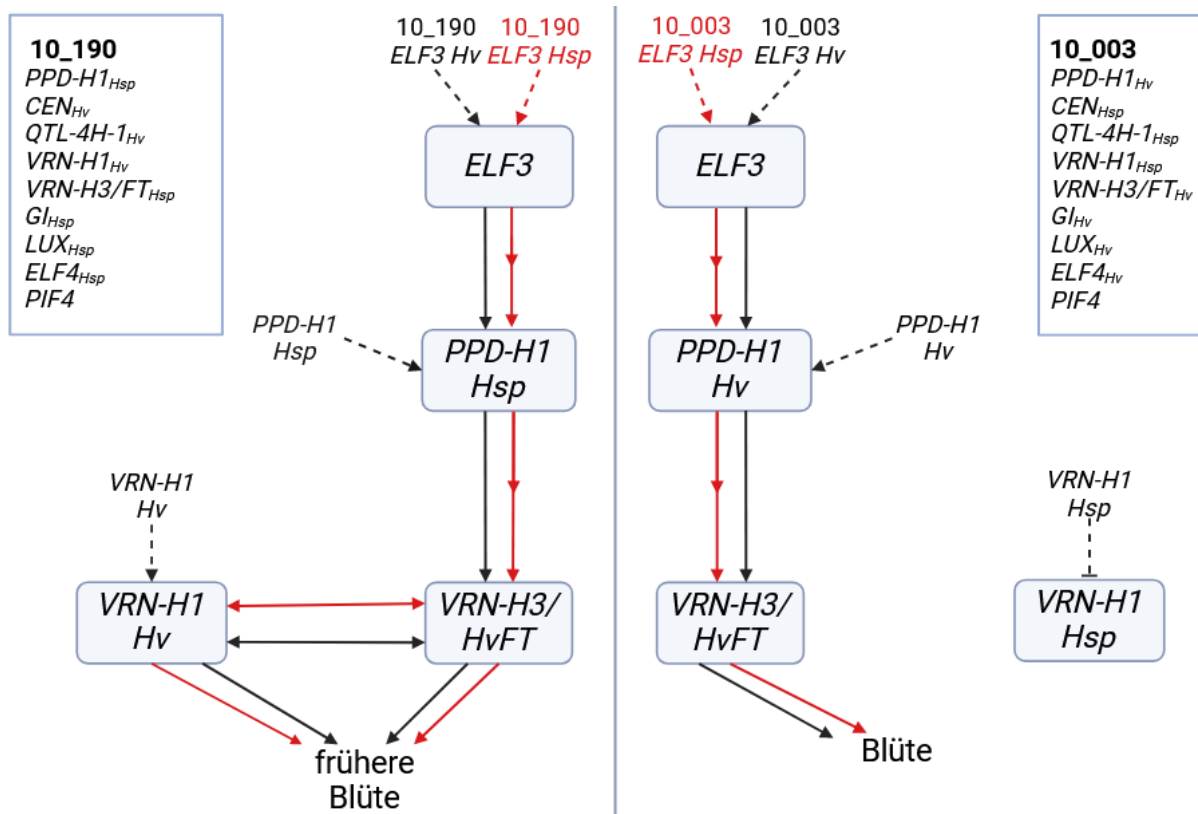


Abbildung 22 Modell der differentiellen Wirkung des *Hv*- und *Hsp*-Allels des *ELF3*-Gens in den HIFs 10_190 und 10_003 ohne Vernalisation und bei zusätzlich verschiedenen *PPD-H1*- und *VRN-H1*-Allel-Ausprägungen.

Darstellung der unterschiedlichen Effekte der beiden natürlichen *ELF3*-Allele auf die genetische Blühzeit-Regulation in den untersuchten HIF-Paaren ohne Vernalisation sowie die Unterschiede im Hintergrundgenom für kontrastierende Allele wichtiger Gene, die ebenfalls an der Blühzeitregulation beteiligt sein könnten (große weiße Kästen links bzw. rechts oben). Kästchen stellen die jeweiligen Gene dar. Gestrichelte Pfeile stellen den Effekt des jeweiligen Allels auf die Genexpression des entsprechenden Gens dar, einfache und doppelte Pfeile zeigen aktivierende und noch stärker aktivierende regulatorische Aktionen an und doppelte Pfeile zeigen inibierende regulatorische Aktionen an, wobei rote und schwarze Linien jeweils die HIF-Linie mit dem *ELF3_{Hsp}*- bzw. dem *ELF3_{Hv}*-Allel darstellen.

Zusätzlich werden in der Abbildung nochmal die Unterschiede im genetischen Hintergrund zwischen den HIFs 10_190 und 10_003 in Form der vorliegenden kontrastierenden Allele von wichtigen Genen dargestellt, die ebenfalls einen Einfluss auf die Blühzeitregulation ausüben könnten. Darüberhinaus könnte es noch unbekannte Gene geben, die an der Regulation beteiligt sind. Dies macht einen umfassenden Vergleich zwischen den beiden HIFs kaum möglich.

Es ist in diesem Fall höchstwahrscheinlich, dass *VRN-H1* der Grund für die großen Unterschiede zwischen den HIFs in Familie 10 ist. Dieser Einfluss von *VRN-H1* konnte für HIFs aus anderen HEB-Familien bei den Doppel-HIF-Versuchen jedoch nicht gezeigt werden. Weiterhin könnte das Vorliegen von *PPD-H1_{Hsp}* eine mögliche Bedingung für die *ELF3_{Hsp}*-Effekte sein, was sich aber auch für die HIFs in den Doppel-HIFs-Versuchen nicht bestätigte. Wie bereits zuvor vermutet, könnte natürlich die allelische Variation an *PPD-H1* bzw. *VRN-H1* entscheidend sein, also auch hier die Variation des jeweiligen vorliegenden Wild-Allels eine Rolle spielen.

Abschließend lässt sich sagen, dass Vergleiche der Genexpression in den vorliegenden HIF-Paaren sehr komplex sind, da die Interaktionen von *ELF3* recht vielfältig sind und zusätzlich die Unterschiede im Restgenom einen großen Einfluss haben. Für eine weitergehende Analyse der Effekte verschiedener *ELF3*-Allelvarianten und damit eine Ausweitung des angepassten Modells, sind, wie bereits schon zuvor an diversen Stellen erwähnt, weitere umfangreiche (molekulare) Studien nötig. *ELF3* ist ein wichtiger Akteur und ein Schlüsselgen in der Blühzeit-Regulation und der Anpassung an verschiedene Umwelten, was die Notwendigkeit für die Erforschung verschiedener Allel-Ausprägungen, v.a. in Kombination mit der Allel-Ausprägung anderer interagierender Gene, wie *PPH-H1* und *VRN-H1*, an dieser Stelle zum wiederholten Mal hervorhebt.

4.6 Abschließende Bewertung des HIF-Konzepts

Die vorliegende Arbeit bestätigt, dass HIFs ein geeignetes Instrument zur Veranschaulichung und Validierung von Allel-Effekten aus früheren QTL-Studien sein können. Im Rahmen des Feldversuchs mit HIFs sowie des Doppel-HIF-Versuchs konnte hinsichtlich der Auswertung gezeigt werden, dass der genetische Hintergrund der HIF-Geschwisterlinien einen großen Einfluss hat und dass ein fester genomischer Hintergrund wichtig für das Erzielen signifikanter Ergebnisse ist – insbesondere bei multifunktionalen Genen oder Proteinen, die an mehreren zellulären Prozessen beteiligt sind, wie z.B. *ELF3*. Daher muss bei der Erstellung bzw. Selektion von HIFs unbedingt darauf geachtet werden, die Unterschiede zwischen Geschwisterlinien möglichst gering zu halten, um die statistische Power zu erhöhen. Besonders andere Gene, von denen bereits bekannt ist, dass sie die zu untersuchenden

Merkmale beeinflussen können, sollten auf Homozygotie geprüft werden. Dies wurde im Fall von *ELF3* in der Auswahl der einfachen HIFs gewährleistet, indem die Allele der Haupt-Blühgene der HEB-25 (Maurer *et al.*, 2016) überprüft wurden. Zusätzlich wurden später die Allele einiger weiterer Gene geprüft, die möglicherweise Einfluss auf die untersuchten Merkmale haben könnten. Die Homozygotie an diesen Genen war allerdings im Gegensatz zur Homozygotie an den Blühgenen keine Bedingung für die Selektion. Da *ELF3* als Kernkomponente der zirkadianen Uhr ein multifunktionales Protein ist, das mit vielen verschiedenen Proteinen interagiert, ist dies eine lange Liste an Genen, die geprüft werden müssten. Die Wahrscheinlichkeit, bei der Selektion der HIFs hierbei eine Linie zu finden, bei der all diese Gene bereits homozygot sind und nur noch an *ELF3* heterozygot, ist selbst bei einer Anzahl von 1420 HEB-Linien sehr gering. Diese Schwierigkeit ist bei der Selektion von Doppel-HIFs natürlich noch etwas größer. Eine Lösung für eine maximale Fixierung des Hintergrunds stellt die Selbstung der selektierten HIFs über mehrere Generationen dar. Als Nachteil ist dafür jedoch der Zeitaufwand zu nennen, welcher aber bei vorhandenen Möglichkeiten z.B. über „Speed breeding“ (Watson *et al.*, 2018) wiederum minimiert werden könnte. Tatsächlich wird es aber immer nötig sein die HIFs unter Einbezug des genetischen Hintergrunds und der Allelausprägung beteiligter Gene auszuwerten. Das bedeutet, man sollte optimalerweise möglichst viele HIF-Paare erstellen, um möglichst viele verschiedene genetische Hintergründe abzudecken und Auswirkungen von bzw. Interaktionen zwischen verschiedenen Genen mit unterschiedlichen Allel-Ausprägungen ausschließen bzw. genauer untersuchen zu können. Dazu gehört optimalerweise eine detaillierte Genotypisierung der Geschwisterlinien und eine Expressionsanalyse der entsprechenden Gene, um die Analyse damit zu stärken. Insofern bildet diese Studie eine gute Grundlage für die Erforschung von *HvELF3*, denn es wurden 12 HIF-Paare untersucht, detailliert genotypisiert (Infinium iSelect 50k-Chip) und die stärksten phänotypischen Effekte anhand von Genexpressionsanalysen genauer analysiert.

5 Zusammenfassung

Gerste, die durch ihre hohe Anpassungsfähigkeit bereits in einem sehr großen geographischen Bereich angebaut werden kann, ist die viertwichtigste Kulturpflanze weltweit. Die Fähigkeit der Anpassung einer Kulturpflanze an verschiedene Umweltbedingungen bestimmt ihre Leistungsfähigkeit und damit ihr Ertragspotential. Die Notwendigkeit für das Verständnis und die Nutzung dieser Anpassungsmechanismen könnte vor dem Hintergrund des Klimawandels und einer ständig wachsenden Weltbevölkerung nicht aktueller sein, um die Nahrungsmittelversorgung zu sichern. *ELF3* könnte durch seine Funktion als wichtiger Regulator verschiedener physiologischer und entwicklungsbezogener Prozesse zur Verbesserung der Anpassung beitragen.

Um den Einfluss natürlicher *ELF3*-Varianten auf Entwicklung und Ertragsparameter in Gerste zu untersuchen, wurden von ausgewählten Linien der Wildgersten-NAM-Population HEB-25 nahezu isogene HIF-Paare abgeleitet, die für exotische und kultivierte Allele am *ELF3*-Locus segregieren. Diese wurden in Feld- und Gewächshausstudien für verschiedene wichtige agronomische Merkmale sowie auf ihr Temperaturverhalten miteinander verglichen. Zuerst konnten QTL-Effekte aus früheren Feldstudien an Gerste validiert werden, die auf eine genomische Region zurückgeführt wurden, die *ELF3* enthält (Herzig *et al.*, 2018; Maurer *et al.*, 2015; Maurer *et al.*, 2016). Es konnten neue exotische *ELF3*-Allele bestimmt werden und es konnte gezeigt werden, dass Linien, die das exotische *ELF3*-Allel tragen die Pflanzenentwicklung beschleunigten und in der Lage waren ertragsbezogene Merkmale im Vergleich zum kultivierten *ELF3*-Allel in Abhängigkeit vom genetischen Hintergrund zu steigern. Weiterhin bestätigten die HIF-Paare Variation zwischen *ELF3*-Allelen und die Interaktion zwischen Genotyp und Umwelt über die untersuchten Jahre hinweg. Ein Gewächshausversuch bestätigte die wichtigsten Ergebnisse der Feldversuche. Besonders vielversprechend war das HIF-Paar 10_190, das im Feldversuch starke Effekte ohne Ertragseinbußen und im Gewächshaus noch stärkere Effekte zeigte. Bei den natürlichen *ELF3*-Varianten wurde Variationen hinsichtlich der Genexpression von Blühgenen in Gerste gefunden. Die Unterschiede in den phänotypischen Merkmalen konnten jedoch nicht durch Unterschiede in der *ELF3*-Transkriptmenge selbst erklärt werden. Bemerkenswerterweise konnten die extremsten phänotypischen Effekte auf das exotische *ELF3*-Allel in Familie 10 zurückgeführt werden, das sich nur in einem SNP vom kultivierten Barke-*ELF3*-Allel unterscheidet. Dieser SNP W669G verursacht eine Aminosäure-Substitution, welche sich wiederum auf die *ELF3*-Proteinstruktur auswirkt und dadurch möglicherweise die Eigenschaften beeinflusst, die der Bildung von Nanokompartimenten von *ELF3* zugrunde liegen, und möglicherweise auch seine Interaktionspartner innerhalb der Zelle beeinträchtigt, was zu phänotypischen Merkmalsunterschieden zwischen den HIF-Schwesterlinien führt. Dies

unterstreicht den Einfluss weiterer Faktoren, die sich auf die phänotypischen *ELF3_{Hsp}*-Alleleffekte auswirken, wie z.B. weitere Variationen auf Proteinebene oder im restlichen Genom, z.B. Allele an anderen Genen wie *PPD-H1*, *PIF4* oder *VRN-H1*, für die teilweise bereits eine veränderte Expression gezeigt werden konnte. Die Untersuchung der zirkadianen Uhr zeigte, dass verschiedene *ELF3*-Allele auch in Bezug auf die Plastizität bei Temperaturerhöhung in Gerste eine wichtige Rolle spielen und ließ vermuten, dass *HvELF3* eine ähnliche Reaktion auf erhöhte Temperatur zeigt wie *AtELF3*. Erneut konnte in Abhängigkeit des genomischen Hintergrunds Variation zwischen den verschiedenen *ELF3*-Allelen gezeigt werden und *HvELF3* mit seiner Komplexität als Schlüsselgen in Bezug zur Plastizität der zirkadianen Uhr hervorgehoben werden. Aufgrund der zentralen Rolle von *ELF3* in der zirkadianen Uhr mit vielfältigen Proteininteraktionen sollten in zukünftigen Experimenten weitere HIFs mit anderem genomischen Hintergrund ausgewählt und charakterisiert werden, um die Kontrolle der Pflanzenentwicklung durch interagierende Substitutionen an kritischen Aminosäurepositionen des *ELF3*-Proteins weiter zu untersuchen. Zu einem tieferen Verständnis der genauen Wirkweise von *ELF3* sind weiterhin umfangreiche molekulare Studien nötig. Weiterhin sollten weitere Studien in einer repräsentativen Auswahl von Umwelten durchgeführt werden. Um in diesem Rahmen auch weitere Ertragsanalysen durchzuführen, sollte mehr Fokus auf eine exakte Ermittlung des Merkmals YLD2 (gemessener Ertrag) gelegt werden, da es durch die direkte Ertragsmessung aussagekräftiger ist als das Merkmal YLD (berechneter Ertrag), es jedoch eine Limitierung der aktuellen Studie darstellt.

Letztlich hat diese Studie bestätigt, dass HIFs ein nützliches Instrument zur Charakterisierung und Validierung allelischer Effekte aus früheren QTL-Studien sein können. Es wurde gezeigt, dass die Auswahl von HIFs mit einem festen genomischen Hintergrund entscheidend ist, um signifikante Ergebnisse zu erzielen. Darüber hinaus werden Doppel-HIFs, die gleichzeitig an zwei Loci segregieren, als eine wertvolle Option zur Untersuchung epistatischer Effekte oder Abhängigkeiten zwischen interagierenden Genen vorgeschlagen. Die Untersuchung von *ELF3-PPD-H1*-DoppelHIFs bestätigte bereits, dass es möglicherweise eine Interaktion zwischen *ELF3* und *PPD-H1* gibt. Hierbei konnte gezeigt werden, dass Doppel-HIFs eine gute Methode sein können, aber dass auch hier ein fester genomischer Hintergrund entscheidend bzw. eine genaue Analyse des restlichen genomischen Hintergrunds essentiell ist.

Schlussendlich konnte diese Arbeit einen guten Beitrag zur Erforschung neuer *ELF3*-Allele für die Verbesserung von entwicklungs- und ertragsbezogenen Merkmalen für die Zukunft der Gerstenzüchtung leisten. Die Ergebnisse bilden eine gute Grundlage für weitere Forschung auf diesem Gebiet, um letztendlich klimaresistentere Pflanzen zu züchten und die Nahrungsmittelversorgung trotz des Klimawandels sichern zu können.

6 Literaturverzeichnis

- Alqudah AM, Schnurbusch T.** 2017. Heading Date Is Not Flowering Time in Spring Barley. *Frontiers in Plant Science* **8**, 896.
- Andres F, Coupland G.** 2012. The genetic basis of flowering responses to seasonal cues. *Nature Review Genetics* **13**, 627-639.
- Anwer MU, Davis A, Davis SJ, Quint M.** 2020. Photoperiod sensing of the circadian clock is controlled by EARLY FLOWERING 3 and GIGANTEA. *Plant Journal* **101**, 1397-1410.
- Badr A, Muller K, Schafer-Pregl R, El Rabey H, Effgen S, Ibrahim HH, Pozzi C, Rohde W, Salamini F.** 2000. On the origin and domestication history of Barley (*Hordeum vulgare*). *Molecular Biology and Evolution* **17**, 499-510.
- Baik B, Ullrich S.** 2008. Barley for food: Characteristics, improvement, and renewed interest. *Journal Cereal Science* **48**, 233-242.
- Bayer MM, Rapazote-Flores P, Ganai M, Hedley PE, Macaulay M, Plieske J, Ramsay L, Russell J, Shaw PD, Thomas W, Waugh R.** 2017. Development and Evaluation of a Barley 50k iSelect SNP Array. *Frontiers in Plant Science* **8**, 1792.
- Bayer PE, Golicz AA, Scheben A, Batley J, Edwards D.** 2020. Plant pan-genomes are the new reference. *Nature Plants* **6**, 914-920.
- Bdolach E, Prusty MR, Faigenboim-Doron A, Filichkin T, Helgerson L, Schmid KJ, Greiner S, Fridman E.** 2019. Thermal plasticity of the circadian clock is under nuclear and cytoplasmic control in wild barley. *Plant, Cell & Environment* **42**, 3105-3120.
- Beier S, Himmelbach A, Colmsee C, Zhang XQ, Barrero RA, Zhang Q, Li L, Bayer M, Bolser D, Taudien S, Groth M, Felder M, Hastie A, Simkova H, Stankova H, Vrana J, Chan S, Munoz-Amatriain M, Ounit R, Wanamaker S, Schmutzer T, Aliyeva-Schnorr L, Grasso S, Tanskanen J, Sampath D, Heavens D, Cao S, Chapman B, Dai F, Han Y, Li H, Li X, Lin C, McCooke JK, Tan C, Wang S, Yin S, Zhou G, Poland JA, Bellgard MI, Houben A, Dolezel J, Ayling S, Lonardi S, Langridge P, Muehlbauer GJ, Kersey P, Clark MD, Caccamo M, Schulman AH, Platzer M, Close TJ, Hansson M, Zhang G, Braumann I, Li C, Waugh R, Scholz U, Stein N, Mascher M.** 2017. Construction of a map-based reference genome sequence for barley, *Hordeum vulgare* L. *Scientific Data* **4**, 170044.
- Bendix C, Marshall CM, Harmon FG.** 2015. Circadian Clock Genes Universally Control Key Agricultural Traits. *Molecular Plant* **8**, 1135-1152.
- Bergelson J, Roux F.** 2010. Towards identifying genes underlying ecologically relevant traits in *Arabidopsis thaliana*. *Nature Review Genetics* **11**, 867-879.
- Bessey CE.** 1906. CROP IMPROVEMENT BY UTILIZING WILD SPECIES. *American Breeders' Association*, 112-118.
- Bhatla N.** 2012. <http://wormweb.org/exonintron>.
- Blum M, Chang HY, Chuguransky S, Grego T, Kandasaamy S, Mitchell A, Nuka G, Paysan-Lafosse T, Qureshi M, Raj S, Richardson L, Salazar GA, Williams L, Bork P, Bridge A, Gough J, Haft DH, Letunic I, Marchler-Bauer A, Mi H, Natale DA, Necci M, Orengo CA, Pandurangan AP, Rivoire C, Sigrist CJA, Sillitoe I, Thanki N, Thomas PD, Tosatto SCE, Wu CH, Bateman A, Finn RD.** 2021. The InterPro protein families and domains database: 20 years on. *Nucleic Acids Research* **49**, D344-D354.
- Blümel M, Dally N, Jung C.** 2015. Flowering time regulation in crops-what did we learn from *Arabidopsis*? *Current Opinion in Biotechnology* **32**, 121-129.
- Boden SA, Weiss D, Ross JJ, Davies NW, Trevaskis B, Chandler PM, Swain SM.** 2014. EARLY FLOWERING3 Regulates Flowering in Spring Barley by Mediating Gibberellin Production and FLOWERING LOCUS T Expression. *Plant Cell* **26**, 1557-1569.
- Bonnot T, Blair EJ, Cordingley SJ, Nagel DH.** 2021. Circadian coordination of cellular processes and abiotic stress responses. *Curr Opin Plant Biol* **64**, 102133.
- Bouché F, Woods DP, Linden J, Li W, Mayer KS, Amasino RM, Perilleux C.** 2021. EARLY FLOWERING 3 and Photoperiod Sensing in *Brachypodium distachyon*. *Frontiers in Plant Science* **12**, 769194.

- Box MS, Huang BE, Domijan M, Jaeger KE, Khattak AK, Yoo SJ, Sedivy EL, Jones DM, Hearn TJ, Webb AAR, Grant A, Locke JCW, Wigge PA.** 2015. ELF3 controls thermoresponsive growth in Arabidopsis. *Current Biology* **25**, 194-199.
- Calixto CP, Waugh R, Brown JW.** 2015. Evolutionary relationships among barley and Arabidopsis core circadian clock and clock-associated genes. *Journal of Molecular Evolution* **80**, 108-119.
- Campoli C, Drosse B, Searle I, Coupland G, von Korff M.** 2012a. Functional characterisation of HvCO1, the barley (*Hordeum vulgare*) flowering time ortholog of CONSTANS. *Plant Journal* **69**, 868-880.
- Campoli C, Pankin A, Drosse B, Casao CM, Davis SJ, von Korff M.** 2013. HvLUX1 is a candidate gene underlying the early maturity 10 locus in barley: phylogeny, diversity, and interactions with the circadian clock and photoperiodic pathways. *New Phytologist* **199**, 1045-1059.
- Campoli C, Shtaya M, Davis SJ, von Korff M.** 2012b. Expression conservation within the circadian clock of a monocot: natural variation at barley Ppd-H1 affects circadian expression of flowering time genes, but not clock orthologs. *BMC Plant Biology* **12**, 97.
- Campoli C, von Korff M.** 2014. Genetic Control of Reproductive Development in Temperate Cereals. *Advances in Botanical Research* **72**, 131-158.
- Casas AM, Gazulla CR, Monteagudo A, Cantalapiedra CP, Moralejo M, Gracia MP, Ciudad FJ, Thomas WTB, Molina-Cano JL, Boden S, Contreras-Moreira B, Igartua E.** 2021. Candidate genes underlying QTL for flowering time and their interactions in a wide spring barley (*Hordeum vulgare* L.) cross. *The Crop Journal* **9**, 862-872.
- Challinor AJ, Watson J, Lobell DB, Howden SM, Smith DR, Chhetri N.** 2014. A meta-analysis of crop yield under climate change and adaptation. *Nature Climate Change* **4**, 287-291.
- Cockram J, Jones H, Leigh FJ, O'Sullivan D, Powell W, Laurie DA, Greenland AJ.** 2007. Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication, and sustainable productivity. *Journal of Experimental Botany* **58**, 1231-1244.
- Comadran J, Kilian B, Russell J, Ramsay L, Stein N, Ganai M, Shaw P, Bayer M, Thomas W, Marshall D, Hedley P, Tondelli A, Pecchioni N, Francia E, Korzun V, Walther A, Waugh R.** 2012. Natural variation in a homolog of *Antirrhinum* CENTRORADIALIS contributed to spring growth habit and environmental adaptation in cultivated barley. *Nature Genetics* **44**, 1388-1392.
- Creux N, Harmer S.** 2019. Circadian Rhythms in Plants. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology* **11**.
- Croce R, van Amerongen H.** 2014. Natural strategies for photosynthetic light harvesting. *Nature Chemical Biology* **10**, 492-501.
- Crooks GE, Hon G, Chandonia JM, Brenner SE.** 2004. WebLogo: a sequence logo generator. *Genome Research* **14**, 1188-1190.
- Dai F, Nevo E, Wu D, Comadran J, Zhou M, Qiu L, Chen Z, Beiles A, Chen G, Zhang G.** 2012. Tibet is one of the centers of domestication of cultivated barley. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **109**, 16969-16973.
- Dakhiya Y, Green R.** 2022. Detection and Analysis of Circadian Rhythms Via Prompt Chlorophyll Fluorescence. *Methods in Molecular Biology* **2398**, 33-45.
- Dakhiya Y, Hussien D, Fridman E, Kiflawi M, Green R.** 2017. Correlations between Circadian Rhythms and Growth in Challenging Environments. *Plant Physiology* **173**, 1724-1734.
- Dawson IK, Russell J, Powell W, Steffenson B, Thomas WTB, Waugh R.** 2015. Barley: a translational model for adaptation to climate change. *New Phytol* **206**, 913-931.
- Dekkers JC, Hospital F.** 2002. The use of molecular genetics in the improvement of agricultural populations. *Nature Reviews Genetics* **3**, 22-32.
- Deng W, Casao MC, Wang P, Sato K, Hayes PM, Finnegan EJ, Trevaskis B.** 2015. Direct links between the vernalization response and other key traits of cereal crops. *Nature Communications* **6**, 5882.

- Digel B, Pankin A, von Korff M.** 2015. Global Transcriptome Profiling of Developing Leaf and Shoot Apices Reveals Distinct Genetic and Environmental Control of Floral Transition and Inflorescence Development in Barley. *Plant Cell* **27**, 2318-2334.
- Dixon LE, Knox K, Kozma-Bognar L, Southern MM, Pokhilko A, Millar AJ.** 2011. Temporal repression of core circadian genes is mediated through EARLY FLOWERING 3 in Arabidopsis. *Current Biology* **21**, 120-125.
- Dodd AN, Salathia N, Hall A, Kevei E, Toth R, Nagy F, Hibberd JM, Millar AJ, Webb AA.** 2005. Plant circadian clocks increase photosynthesis, growth, survival, and competitive advantage. *Science* **309**, 630-633.
- Edwards KD, Lynn JR, Gyula P, Nagy F, Millar AJ.** 2005. Natural allelic variation in the temperature-compensation mechanisms of the Arabidopsis thaliana circadian clock. *Genetics* **170**, 387-400.
- Ejaz M, von Korff M.** 2017. The Genetic Control of Reproductive Development under High Ambient Temperature. *Plant Physiology* **173**, 294-306.
- Ellis RP, Forster BP, Robinson D, Handley LL, Gordon DC, Russell JR, Powell W.** 2000. Wild barley: a source of genes for crop improvement in the 21st century? *Journal of Experimental Botany* **51**, 9-17.
- Ezer D, Jung JH, Lan H, Biswas S, Gregoire L, Box MS, Charoensawan V, Cortijo S, Lai X, Stockle D, Zubieta C, Jaeger KE, Wigge PA.** 2017. The evening complex coordinates environmental and endogenous signals in Arabidopsis. *Nature Plants* **3**, 17087.
- FAOSTAT.** 2009. High Level Expert Forum - How to feed the world 2050.
- FAOSTAT.** 2023. <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL>. Zugriff am 10.02.2023.
- Faure S, Higgins J, Turner A, Laurie DA.** 2007. The FLOWERING LOCUS T-like gene family in barley (*Hordeum vulgare*). *Genetics* **176**, 599-609.
- Faure S, Turner AS, Gruszka D, Christodoulou V, Davis SJ, von Korff M, Laurie DA.** 2012. Mutation at the circadian clock gene EARLY MATURITY 8 adapts domesticated barley (*Hordeum vulgare*) to short growing seasons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **109**, 8328-8333.
- Federal Ministry of Food and Agriculture.** 2020. Erntebericht 2020 - Mengen und Preise.
- Fernandez-Calleja M, Casas AM, Igartua E.** 2021. Major flowering time genes of barley: allelic diversity, effects, and comparison with wheat. *Theoretical and Applied Genetics* **134**, 1867-1897.
- Ford B, Deng W, Clausen J, Oliver S, Boden S, Hemming M, Trevaskis B.** 2016. Barley (*Hordeum vulgare*) circadian clock genes can respond rapidly to temperature in an EARLY FLOWERING 3-dependent manner. *Journal of Experimental Botany* **67**, 5517-5528.
- Francia E, Tacconi G, Crosatti C, Barabaschi D, Bulgarelli D, Dall'Aglio E, Valè G.** 2005. Marker assisted selection in crop plants. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* **82**, 317-342.
- Francia E, Tondelli A, Rizza F, Badeck FW, Nicosia OLD, Akar T, Grando S, Al-Yassin A, Benbelkacem A, Thomas WTB, Eeuwijk Fv, Romagosa j, Stanca AM, Pecchioni N.** 2011. Determinants of barley grain yield in a wide range of Mediterranean environments. *Field Crops Research* **120**, 169-178.
- Franklin KA, Lee SH, Patel D, Kumar SV, Spartz AK, Gu C, Ye S, Yu P, Breen G, Cohen JD, Wigge PA, Gray WM.** 2011. Phytochrome-interacting factor 4 (PIF4) regulates auxin biosynthesis at high temperature. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **108**, 20231-20235.
- Gabler F, Nam SZ, Till S, Mirdita M, Steinegger M, Soding J, Lupas AN, Alva V.** 2020. Protein Sequence Analysis Using the MPI Bioinformatics Toolkit. *Current Protocols in Bioinformatics* **72**, e108.
- Gangappa SN, Berriri S, Kumar SV.** 2017. PIF4 Coordinates Thermosensory Growth and Immunity in Arabidopsis. *Current Biology* **27**, 243-249.

- Gasteiger E, Gattiker A, Hoogland C, Ivanyi I, Appel RD, Bairoch A.** 2003. ExPASy: The proteomics server for in-depth protein knowledge and analysis. *Nucleic Acids Research* **31**, 3784-3788.
- Gawronski P, Ariyadasa R, Himmelbach A, Poursarebani N, Kilian B, Stein N, Steuernagel B, Hensel G, Kumlehn J, Sehgal SK, Gill BS, Gould P, Hall A, Schnurbusch T.** 2014. A distorted circadian clock causes early flowering and temperature-dependent variation in spike development in the Eps-3Am mutant of einkorn wheat. *Genetics* **196**, 1253-1261.
- Gol L, Haraldsson EB, von Korff M.** 2021. Ppd-H1 integrates drought stress signals to control spike development and flowering time in barley. *Journal of Experimental Botany* **72**, 122-136.
- Goltsev V, Chernev P, Zaharieva I, Lambrev P, Strasser RJ.** 2005. Kinetics of delayed chlorophyll a fluorescence registered in milliseconds time range. *Photosynthesis Research* **84**, 209-215.
- Gould PD, Diaz P, Hogben C, Kusakina J, Salem R, Hartwell J, Hall A.** 2009. Delayed fluorescence as a universal tool for the measurement of circadian rhythms in higher plants. *Plant Journal* **58**, 893-901.
- Gould PD, Locke JC, Larue C, Southern MM, Davis SJ, Hanano S, Moyle R, Milich R, Putterill J, Millar AJ, Hall A.** 2006. The molecular basis of temperature compensation in the Arabidopsis circadian clock. *Plant Cell* **18**, 1177-1187.
- Gould PD, Ugarte N, Domijan M, Costa M, Foreman J, Macgregor D, Rose K, Griffiths J, Millar AJ, Finkenstadt B, Penfield S, Rand DA, Halliday KJ, Hall AJ.** 2013. Network balance via CRY signalling controls the Arabidopsis circadian clock over ambient temperatures. *Molecular Systems Biology* **9**, 650.
- Grando S, Macpherson HG.** 2005. *Proceedings of the International Workshop on Food Barley Improvement, 14–17 January 2002*. Hammamet, Tunisia 156 (ICARDA, Aleppo, Syria, 2005).
- Green RM, Tingay S, Wang ZY, Tobin EM.** 2002. Circadian rhythms confer a higher level of fitness to Arabidopsis plants. *Plant Physiology* **129**, 576-584.
- Greenham K, McClung CR.** 2015. Integrating circadian dynamics with physiological processes in plants. *Nature Reviews Genetics* **16**, 598-610.
- Habte E, Muller LM, Shtaya M, Davis SJ, von Korff M.** 2014. Osmotic stress at the barley root affects expression of circadian clock genes in the shoot. *Plant, Cell & Environment* **37**, 1321-1327.
- Harmer SL.** 2009. The circadian system in higher plants. *Annual Review of Plant Biology* **60**, 357-377.
- Hedden P.** 2003. The genes of the Green Revolution. *Trends in Genetics* **19**, 5-9.
- Hemming MN, Peacock WJ, Dennis ES, Trevaskis B.** 2008. Low-temperature and daylength cues are integrated to regulate FLOWERING LOCUS T in barley. *Plant Physiology* **147**, 355-366.
- Herrero E, Kolmos E, Bujdoso N, Yuan Y, Wang M, Berns MC, Uhlworm H, Coupland G, Saini R, Jaskolski M, Webb A, Goncalves J, Davis SJ.** 2012. EARLY FLOWERING4 recruitment of EARLY FLOWERING3 in the nucleus sustains the Arabidopsis circadian clock. *Plant Cell* **24**, 428-443.
- Herzig P, Backhaus A, Seiffert U, von Wiren N, Pillen K, Maurer A.** 2019. Genetic dissection of grain elements predicted by hyperspectral imaging associated with yield-related traits in a wild barley NAM population. *Plant Science* **285**, 151-164.
- Herzig P, Maurer A, Draba V, Sharma R, Draicchio F, Bull H, Milne L, Thomas WTB, Flavell AJ, Pillen K.** 2018. Contrasting genetic regulation of plant development in wild barley grown in two European environments revealed by nested association mapping. *Journal of Experimental Botany* **69**, 1517-1531.
- Hicks KA, Albertson TM, Wagner DR.** 2001. EARLY FLOWERING3 encodes a novel protein that regulates circadian clock function and flowering in Arabidopsis. *Plant Cell* **13**, 1281-1292.

- Hotta CT, Gardner MJ, Hubbard KE, Baek SJ, Dalchau N, Suhita D, Dodd AN, Webb AAR.** 2007. Modulation of environmental responses of plants by circadian clocks. *Plant, Cell & Environment* **30**, 333-349.
- Huang H, Alvarez S, Bindbeutel R, Shen Z, Naldrett MJ, Evans BS, Briggs SP, Hicks LM, Kay SA, Nusinow DA.** 2016. Identification of Evening Complex Associated Proteins in Arabidopsis by Affinity Purification and Mass Spectrometry. *Molecular & Cellular Proteomics* **15**, 201-217.
- Huang H, Gehan MA, Huss SE, Alvarez S, Lizarraga C, Gruebbling EL, Gierer J, Naldrett MJ, Bindbeutel RK, Evans BS, Mockler TC, Nusinow DA.** 2017. Cross-species complementation reveals conserved functions for EARLY FLOWERING 3 between monocots and dicots. *Plant Direct* **1**, e00018.
- Huang H, Nusinow DA.** 2016. Into the Evening: Complex Interactions in the Arabidopsis Circadian Clock. *Trends in Genetics* **32**, 674-686.
- Huang J, Pray C, Rozelle S.** 2002. Enhancing the crops to feed the poor. *Nature* **418**, 678-684.
- Igartua E, Moralejo M, Casas AM, Torres L, Molina-Cano J-L.** 2013. Whole-genome analysis with SNPs from BOPA1 shows clearly defined groupings of Western Mediterranean, Ethiopian, and Fertile Crescent barleys. *Genetic Resources and Crop Evolution* **60**, 251-264.
- International Barley Genome Sequencing Consortium I.** 2012. A physical, genetic and functional sequence assembly of the barley genome. *Nature* **491**, 711-716.
- Jayakodi M, Padmarasu S, Haberer G, Bonthala VS, Gundlach H, Monat C, Lux T, Kamal N, Lang D, Himmelbach A, Ens J, Zhang XQ, Angessa TT, Zhou G, Tan C, Hill C, Wang P, Schreiber M, Boston LB, Plott C, Jenkins J, Guo Y, Fiebig A, Budak H, Xu D, Zhang J, Wang C, Grimwood J, Schmutz J, Guo G, Zhang G, Mochida K, Hirayama T, Sato K, Chalmers KJ, Langridge P, Waugh R, Pozniak CJ, Scholz U, Mayer KFX, Spannagl M, Li C, Mascher M, Stein N.** 2020. The barley pan-genome reveals the hidden legacy of mutation breeding. *Nature* **588**, 284-289.
- Johnson CE, J, Foster R, Honma K, Kronauer R.** 2003. Fundamental properties of circadian rhythms. In: Dunlap JL, JJ, DeCoursey P, eds. *Chronobiology: biological timekeeping*. Sanderland, MA: Sinauer Associates, 67-105.
- Jones H, Leigh FJ, Mackay I, Bower MA, Smith LM, Charles MP, Jones G, Jones MK, Brown TA, Powell W.** 2008. Population-based resequencing reveals that the flowering time adaptation of cultivated barley originated east of the Fertile Crescent. *Molecular Biology and Evolution* **25**, 2211-2219.
- Jumper J, Evans R, Pritzel A, Green T, Figurnov M, Ronneberger O, Tunyasuvunakool K, Bates R, Zidek A, Potapenko A, Bridgland A, Meyer C, Kohl SAA, Ballard AJ, Cowie A, Romera-Paredes B, Nikolov S, Jain R, Adler J, Back T, Petersen S, Reiman D, Clancy E, Zielinski M, Steinegger M, Pacholska M, Berghammer T, Bodenstein S, Silver D, Vinyals O, Senior AW, Kavukcuoglu K, Kohli P, Hassabis D.** 2021. Highly accurate protein structure prediction with AlphaFold. *Nature* **596**, 583-589.
- Jung JH, Barbosa AD, Hutin S, Kumita JR, Gao M, Derwort D, Silva CS, Lai X, Pierre E, Geng F, Kim SB, Baek S, Zubieta C, Jaeger KE, Wigge PA.** 2020. A prion-like domain in ELF3 functions as a thermosensor in Arabidopsis. *Nature* **585**, 256-260.
- Kalaji HM, Goltsev V, Bosa K, Allakhverdiev SI, Strasser RJ, Govindjee.** 2012. Experimental in vivo measurements of light emission in plants: a perspective dedicated to David Walker. *Photosynthesis Research* **114**, 69-96.
- Katoh K, Rozewicki J, Yamada KD.** 2019. MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in Bioinformatics* **20**, 1160-1166.
- Keren N, Berg A, van Kan PJ, Levanon H, Ohad I.** 1997. Mechanism of photosystem II photoinactivation and D1 protein degradation at low light: the role of back electron flow. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **94**, 1579-1584.

- Kilian B, Martin W, Salamini F.** 2010. Genetic Diversity, Evolution and Domestication of Wheat and Barley in the Fertile Crescent. In: Glaubrecht M. (eds) *Evolution in Action*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Kim DH, Han KH.** 2018. Transient Secondary Structures as General Target-Binding Motifs in Intrinsically Disordered Proteins. *International Journal of Molecular Sciences* **19**.
- Klukas C, Chen D, Pape JM.** 2014. Integrated Analysis Platform: An Open-Source Information System for High-Throughput Plant Phenotyping. *Plant Physiology* **165**, 506-518.
- Koini MA, Alvey L, Allen T, Tilley CA, Harberd NP, Whitelam GC, Franklin KA.** 2009. High temperature-mediated adaptations in plant architecture require the bHLH transcription factor PIF4. *Current Biology* **19**, 408-413.
- Korbie DJ, Mattick JS.** 2008. Touchdown PCR for increased specificity and sensitivity in PCR amplification. *Nature Protocols* **3**, 1452-1456.
- Kumar S, Banks TW, Cloutier S.** 2012a. SNP Discovery through Next-Generation Sequencing and Its Applications. *Int J Plant Genomics* **2012**, 831460.
- Kumar SV, Lucyshyn D, Jaeger KE, Alos E, Alvey E, Harberd NP, Wigge PA.** 2012b. Transcription factor PIF4 controls the thermosensory activation of flowering. *Nature* **484**, 242-245.
- Kumpatla SP, Buyyarapu R, Abdurakhmonov IY, Mammadov JA.** 2012. Genomics-Assisted Plant Breeding in the 21st Century: Technological Advances and Progress In: Abdurakhmonov I (ed) *Plant breeding*. InTech publishers.
- Kuraku S, Zmasek CM, Nishimura O, Katoh K.** 2013. aLeaves facilitates on-demand exploration of metazoan gene family trees on MAFFT sequence alignment server with enhanced interactivity. *Nucleic Acids Research* **41**, W22-28.
- Kusakina J, Gould PD, Hall A.** 2014. A fast circadian clock at high temperatures is a conserved feature across Arabidopsis accessions and likely to be important for vegetative yield. *Plant, Cell & Environment* **37**, 327-340.
- Kusakina J, Rutterford Z, Cotter S, Marti MC, Laurie DA, Greenland AJ, Hall A, Webb AA.** 2015. Barley Hv CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1 and Hv PHOTOPERIOD H1 Are Circadian Regulators That Can Affect Circadian Rhythms in Arabidopsis. *PLoS One* **10**, e0127449.
- Laitinen RAE, Nikoloski Z.** 2019. Genetic basis of plasticity in plants. *Journal of Experimental Botany* **70**, 739-745.
- LGC Biosearch Technologies.** 2021a. <https://www.biosearchtech.com/how-does-kasp-work>. Zugriff am 28.10.2021.
- LGC Biosearch Technologies.** 2021b. <https://www.biosearchtech.com/support/faqs/kasp-genotyping-assays/what-is-touchdown-pcr>. Zugriff am 28.10.2021.
- Li G, Kuijjer HNJ, Yang X, Liu H, Shen C, Shi J, Betts N, Tucker MR, Liang W, Waugh R, Burton RA, Zhang D.** 2021. MADS1 maintains barley spike morphology at high ambient temperatures. *Nature Plants* **7**, 1093-1107.
- Lin X, Fang C, Liu B, Kong F.** 2021. Natural variation and artificial selection of photoperiodic flowering genes and their applications in crop adaptation. *aBiotech* **2**, 156–169.
- Litthauer S, Battle MW, Lawson T, Jones MA.** 2015. Phototropins maintain robust circadian oscillation of PSII operating efficiency under blue light. *Plant Journal* **83**, 1034-1045.
- Liu XL, Covington MF, Fankhauser C, Chory J, Wagner DR.** 2001. ELF3 encodes a circadian clock-regulated nuclear protein that functions in an Arabidopsis PHYB signal transduction pathway. *Plant Cell* **13**, 1293-1304.
- Lou P, Xie Q, Xu X, Edwards CE, Brock MT, Weinig C, McClung CR.** 2011. Genetic architecture of the circadian clock and flowering time in Brassica rapa. *Theoretical and Applied Genetics* **123**, 397-409.
- Majumdar A, Dogra P, Maity S, Mukhopadhyay S.** 2019. Liquid-Liquid Phase Separation Is Driven by Large-Scale Conformational Unwinding and Fluctuations of Intrinsically Disordered Protein Molecules. *Journal of Physical Chemistry Letters* **10**, 3929-3936.
- Mao C, Xu J, Wang H, Chen T, Bian H, You E, Shen Y, Wang L.** 2022. Mechanism of Early Flowering in a Landrace Naked Barley eam8.l Mutant. *Agronomy*.

- Mascher M.** 2019. Pseudomolecules and annotation of the second version of the reference genome sequence assembly of barley cv. Morex [Morex V2].
- Mascher M, Gundlach H, Himmelbach A, Beier S, Twardziok SO, Wicker T, Radchuk V, Dockter C, Hedley PE, Russell J, Bayer M, Ramsay L, Liu H, Haberer G, Zhang XQ, Zhang Q, Barrero RA, Li L, Taudien S, Groth M, Felder M, Hastie A, Simkova H, Stankova H, Vrana J, Chan S, Munoz-Amatriain M, Ounit R, Wanamaker S, Bolser D, Colmsee C, Schmutzer T, Aliyeva-Schnorr L, Grasso S, Tanskanen J, Chailyan A, Sampath D, Heavens D, Clissold L, Cao S, Chapman B, Dai F, Han Y, Li H, Li X, Lin C, McCooke JK, Tan C, Wang P, Wang S, Yin S, Zhou G, Poland JA, Bellgard MI, Borisjuk L, Houben A, Dolezel J, Ayling S, Lonardi S, Kersey P, Langridge P, Muehlbauer GJ, Clark MD, Caccamo M, Schulman AH, Mayer KFX, Platzer M, Close TJ, Scholz U, Hansson M, Zhang G, Braumann I, Spannagl M, Li C, Waugh R, Stein N.** 2017. A chromosome conformation capture ordered sequence of the barley genome. *Nature* **544**, 427-433.
- Mascher M, Wicker T, Jenkins J, Plott C, Lux T, Koh CS, Ens J, Gundlach H, Boston LB, Tulpova Z, Holden S, Hernandez-Pinzon I, Scholz U, Mayer KFX, Spannagl M, Pozniak CJ, Sharpe AG, Simkova H, Moscou MJ, Grimwood J, Schmutz J, Stein N.** 2021. Long-read sequence assembly: a technical evaluation in barley. *Plant Cell* **33**, 1888-1906.
- Matsubara K, Ogiso-Tanaka E, Hori K, Ebana K, Ando T, Yano M.** 2012. Natural variation in Hd17, a homolog of Arabidopsis ELF3 that is involved in rice photoperiodic flowering. *Plant Cell Physiol* **53**, 709-716.
- Maurer A, Draba V, Jiang Y, Schnaithmann F, Sharma R, Schumann E, Kilian B, Reif JC, Pillen K.** 2015. Modelling the genetic architecture of flowering time control in barley through nested association mapping. *BMC Genomics* **16**, 290.
- Maurer A, Draba V, Pillen K.** 2016. Genomic dissection of plant development and its impact on thousand grain weight in barley through nested association mapping. *Journal of Experimental Botany* **67**, 2507-2518.
- Maurer A, Pillen K.** 2019. 50k Illumina Infinium iSelect SNP Array data for the wild barley NAM population HEB-25. e!DAL - Plant Genomics and Phenomics Research Data Repository (PGP).
- Maurer A, Sannemann W, Leon J, Pillen K.** 2017. Estimating parent-specific QTL effects through cumulating linked identity-by-state SNP effects in multiparental populations. *Heredity* **118**, 477-485.
- McCouch S, Baute GJ, Bradeen J, Bramel P, Bretting PK, Buckler E, Burke JM, Charest D, Cloutier S, Cole G, Dempewolf H, Dingkuhn M, Feuillet C, Gepts P, Grattapaglia D, Guarino L, Jackson S, Knapp S, Langridge P, Lawton-Rauh A, Lijua Q, Lusty C, Michael T, Myles S, Naito K, Nelson RL, Pontarollo R, Richards CM, Rieseberg L, Ross-Ibarra J, Rounsley S, Hamilton RS, Schurr U, Stein N, Tomooka N, van der Knaap E, van Tassel D, Toll J, Valls J, Varshney RK, Ward J, Waugh R, Wenzl P, Zamir D.** 2013. Agriculture: Feeding the future. *Nature* **499**, 23-24.
- McMaster GS, Wilhelm WW.** 1997. Growing degree-days: one equation, two interpretations *Agricultural and Forest Meteorology* **87**, 291-300.
- McMaster GSS, Darryl E.** 1988. Estimation and evaluation of winter wheat phenology in the central great plains. *Agricultural and Forest Meteorology* **43**, 1-18
- Michael TP, Salome PA, Yu HJ, Spencer TR, Sharp EL, McPeck MA, Alonso JM, Ecker JR, McClung CR.** 2003. Enhanced fitness conferred by naturally occurring variation in the circadian clock. *Science* **302**, 1049-1053.
- Miedaner T, Korzun V.** 2012. Marker-assisted selection for disease resistance in wheat and barley breeding. *Phytopathology* **102**, 560-566.
- Minor DL, Jr., Kim PS.** 1994. Measurement of the beta-sheet-forming propensities of amino acids. *Nature* **367**, 660-663.
- Mizuno N, Matsunaka H, Yanaka M, Ishikawa G, Kobayashi F, Nakamura K.** 2023. Natural variations of wheat EARLY FLOWERING 3 highlight their contributions to local adaptation through fine-tuning of heading time. *Theoretical and Applied Genetics*.

- Monat C, Padmarasu S, Lux T, Wicker T, Gundlach H, Himmelbach A, Ens J, Li C, Muehlbauer GJ, Schulman AH, Waugh R, Braumann I, Pozniak C, Scholz U, Mayer KFX, Spannagl M, Stein N, Mascher M.** 2019. TRITEX: chromosome-scale sequence assembly of Triticeae genomes with open-source tools. *Genome Biology* **20**, 284.
- Morrell PL, Clegg MT.** 2007. Genetic evidence for a second domestication of barley (*Hordeum vulgare*) east of the Fertile Crescent. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**, 3289-3294.
- Müller LM, Mombaerts L, Pankin A, Davis SJ, Webb AAR, Goncalves J, von Korff M.** 2020. Differential Effects of Day/Night Cues and the Circadian Clock on the Barley Transcriptome. *Plant Physiology* **183**, 765-779.
- Necci M, Piovesan D, Dosztanyi Z, Tosatto SCE.** 2017. MobiDB-lite: fast and highly specific consensus prediction of intrinsic disorder in proteins. *Bioinformatics* **33**, 1402-1404.
- Nevo E.** 2013. *Evolution of Wild Barley and Barley Improvement*. Dordrecht: Springer Netherlands, 1-23.
- Ni Z, Kim ED, Ha M, Lackey E, Liu J, Zhang Y, Sun Q, Chen ZJ.** 2009. Altered circadian rhythms regulate growth vigour in hybrids and allopolyploids. *Nature* **457**, 327-331.
- Nieto C, Lopez-Salmeron V, Daviere JM, Prat S.** 2015. ELF3-PIF4 interaction regulates plant growth independently of the Evening Complex. *Current Biology* **25**, 187-193.
- Nohales M, Kay S.** 2016. Molecular mechanisms at the core of the plant circadian oscillator. *Nature Structural & Molecular Biology* **23**, 1061-1069.
- Nusinow DA, Helfer A, Hamilton EE, King JJ, Imaizumi T, Schultz TF, Farre EM, Kay SA.** 2011. The ELF4-ELF3-LUX complex links the circadian clock to diurnal control of hypocotyl growth. *Nature* **475**, 398-402.
- Ochagavia H, Kiss T, Karsai I, Casas AM, Igartua E.** 2021. Responses of Barley to High Ambient Temperature Are Modulated by Vernalization. *Frontiers in Plant Science* **12**, 776982.
- Photon Systems Instruments.** FluorCam Instruction Manual. Brno, Czech Republic.
- Pillen K, Zacharias A, Leon J.** 2003. Advanced backcross QTL analysis in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theoretical and Applied Genetics* **107**, 340-352.
- Pokhilko A, Fernandez AP, Edwards KD, Southern MM, Halliday KJ, Millar AJ.** 2012. The clock gene circuit in *Arabidopsis* includes a repressilator with additional feedback loops. *Molecular Systems Biology* **8**, 574.
- Pourkheirandish M, Hensel G, Kilian B, Senthil N, Chen G, Sameri M, Azhaguvel P, Sakuma S, Dhanagond S, Sharma R, Mascher M, Gottwald AHS, Nair SK, Tagiri A, Yukuhiro F, Nagamura Y, Kanamori H, Matsumoto T, Willcox G, Middleton CP, Wicker T, Walther A, Waugh R, Fincher GB, Stein N, Kumlehn J, Sato K, Komatsuda T.** 2015. Evolution of the Grain Dispersal System in Barley. *Cell*, 527–539.
- Prusty MR, Bdolach E, Yamamoto E, Tiwari LD, Silberman R, Doron-Faigenbaum A, Neyhart JL, Bonfil D, Kashkush K, Pillen K, Smith KP, Fridman E.** 2021. Genetic loci mediating circadian clock output plasticity and crop productivity under barley domestication. *New Phytologist*.
- Quint M, Delker C, Franklin KA, Wigge PA, Halliday KJ, van Zanten M.** 2016. Molecular and genetic control of plant thermomorphogenesis. *Nature Plants* **2**, 15190.
- Raschke A, Ibanez C, Ullrich KK, Anwer MU, Becker S, Glockner A, Trenner J, Denk K, Saal B, Sun X, Ni M, Davis SJ, Delker C, Quint M.** 2015. Natural variants of ELF3 affect thermomorphogenesis by transcriptionally modulating PIF4-dependent auxin response genes. *BMC Plant Biology* **15**, 197.
- Saade S, Maurer A, Shahid M, Oakey H, Schmockel SM, Negrao S, Pillen K, Tester M.** 2016. Yield-related salinity tolerance traits identified in a nested association mapping (NAM) population of wild barley. *Scientific Reports* **6**, 32586.
- Sakuma S, Salomon B, Komatsuda T.** 2011. The domestication syndrome genes responsible for the major changes in plant form in the Triticeae crops. *Plant and Cell Physiology* **52**, 738-749.

- Salamini F, Ozkan H, Brandolini A, Schafer-Pregl R, Martin W.** 2002. Genetics and geography of wild cereal domestication in the near east. *Nature Review Genetics* **3**, 429-441.
- Salmela MJ, Greenham K, Lou P, McClung CR, Ewers BE, Weinig C.** 2016. Variation in circadian rhythms is maintained among and within populations in *Boechera stricta*. *Plant, Cell & Environment* **39**, 1293-1303.
- Schmalenbach I, Korber N, Pillen K.** 2008. Selecting a set of wild barley introgression lines and verification of QTL effects for resistance to powdery mildew and leaf rust. *Theoretical and Applied Genetics* **117**, 1093-1106.
- Schmalenbach I, Leon J, Pillen K.** 2009. Identification and verification of QTLs for agronomic traits using wild barley introgression lines. *Theoretical and Applied Genetics* **118**, 483-497.
- Schnaithmann F, Kopahnke D, Pillen K.** 2014. A first step toward the development of a barley NAM population and its utilization to detect QTLs conferring leaf rust seedling resistance. *Theoretical and Applied Genetics* **127**, 1513-1525.
- Schreiber U.** 2004. Pulse - Amplitude - Modulation (PAM) Fluorometry and Saturation Pulse Method: an Overview. In: Papageorgiou GC, ed. *Chlorophyll a fluorescence. Advances in Photosynthesis and Respiration.*, Vol. 19. Dordrecht: Springer Verlag, 279 – 319.
- Semagn K, Babu R, Hearne S, Olsen M.** 2014. Single nucleotide polymorphism genotyping using Kompetitive Allele Specific PCR (KASP): overview of the technology and its application in crop improvement. *Molecular Breeding* **33**.
- Sharma R, Draicchio F, Bull H, Herzig P, Maurer A, Pillen K, Thomas WTB, Flavell AJ.** 2018. Genome-wide association of yield traits in a nested association mapping population of barley reveals new gene diversity for future breeding. *Journal of Experimental Botany* **69**, 3811-3822.
- Slafer GA, Peltonen-Sainio P.** 2001. Yield trends of temperate cereals in high latitude countries from 1940 to 1998. *Agricultural and Food Science in Finland* **Vol. 10**, 121-131.
- Smith CK, Withka JM, Regan L.** 1994. A thermodynamic scale for the beta-sheet forming tendencies of the amino acids. *Biochemistry* **33**, 5510-5517.
- Stein A, Rodriguez Cerezo E.** 2008. Functional Food in the European Union. EUR 23380 EN. Sevilla (Spain): European Commission. JRC43851.
- Sullivan P, Arendt E, Gallagher E.** 2012. The increasing use of barley and barley by-products in the production of healthier baked goods. *Trends in Food Science and Technology* **29**, 124–134.
- Szklarczyk D, Gable AL, Nastou KC, Lyon D, Kirsch R, Pyysalo S, Doncheva NT, Legeay M, Fang T, Bork P, Jensen LJ, von Mering C.** 2021. The STRING database in 2021: customizable protein-protein networks, and functional characterization of user-uploaded gene/measurement sets. *Nucleic Acids Research* **49**, D605-D612.
- Tanksley SD, McCouch SR.** 1997. Seed banks and molecular maps: unlocking genetic potential from the wild. *Science* **277**, 1063-1066.
- Taylor SR, Doyle FJ, 3rd, Petzold LR.** 2008. Oscillator model reduction preserving the phase response: application to the circadian clock. *Biophys J* **95**, 1658-1673.
- The Arabidopsis Information Resource (TAIR).**
<https://www.arabidopsis.org/servlets/TairObject?type=locus&name=at2g25930>. Zugriff am 29.11.2021.
- Thines B, Harmon FG.** 2010. Ambient temperature response establishes ELF3 as a required component of the core Arabidopsis circadian clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **107**, 3257-3262.
- Tricase C, Amicarelli V, Lamonaca E, Rana RL.** 2018. Economic Analysis of the Barley Market and Related Uses, Grasses as Food and Feed. IntechOpen.
- Tuinstra MR, Ejeta G, Goldsbrough PB.** 1997. Heterogeneous inbred family (HIF) analysis: a method for developing near-isogenic lines that differ at quantitative trait loci. *Theoretical and Applied Genetics* **95**, 1005–1011.

- Turner A, Beales J, Faure S, Dunford RP, Laurie DA.** 2005. The pseudo-response regulator Ppd-H1 provides adaptation to photoperiod in barley. *Science* **310**, 1031-1034.
- USDA/FAS.** 2021. <https://apps.fas.usda.gov/psdonline/app/index.html#/app/advQuery>. Zugriff am 30.09.2021.
- Vernon RM, Chong PA, Tsang B, Kim TH, Bah A, Farber P, Lin H, Forman-Kay JD.** 2018. Pi-Pi contacts are an overlooked protein feature relevant to phase separation. *Elife* **7**.
- von Korff M, Leon J, Pillen K.** 2010. Detection of epistatic interactions between exotic alleles introgressed from wild barley (*H. vulgare* ssp. *spontaneum*). *Theoretical and Applied Genetics* **121**, 1455-1464.
- von Korff M, Wang H, Leon J, Pillen K.** 2006. AB-QTL analysis in spring barley: II. Detection of favourable exotic alleles for agronomic traits introgressed from wild barley (*H. vulgare* ssp. *spontaneum*). *Theoretical and Applied Genetics* **112**, 1221-1231.
- von Zitzewitz J, Szucs P, Dubcovsky J, Yan L, Francia E, Pecchioni N, Casas A, Chen TH, Hayes PM, Skinner JS.** 2005. Molecular and structural characterization of barley vernalization genes. *Plant Molecular Biology* **59**, 449-467.
- Wang G, Schmalenbach I, von Korff M, Leon J, Kilian B, Rode J, Pillen K.** 2010. Association of barley photoperiod and vernalization genes with QTLs for flowering time and agronomic traits in a BC2DH population and a set of wild barley introgression lines. *Theoretical and Applied Genetics* **120**, 1559-1574.
- Watson A, Ghosh S, Williams MJ, Cuddy WS, Simmonds J, Rey MD, Asyraf Md Hatta M, Hinchliffe A, Steed A, Reynolds D, Adamski NM, Breakspear A, Korolev A, Rayner T, Dixon LE, Riaz A, Martin W, Ryan M, Edwards D, Batley J, Raman H, Carter J, Rogers C, Domoney C, Moore G, Harwood W, Nicholson P, Dieters MJ, DeLacy IH, Zhou J, Uauy C, Boden SA, Park RF, Wulff BBH, Hickey LT.** 2018. Speed breeding is a powerful tool to accelerate crop research and breeding. *Nature Plants* **4**, 23-29.
- Weller JL, Liew LC, Hecht VF, Rajandran V, Laurie RE, Ridge S, Wenden B, Vander Schoor JK, Jaminon O, Blassiau C, Dalmais M, Rameau C, Bendahmane A, Macknight RC, Lejeune-Henaut I.** 2012. A conserved molecular basis for photoperiod adaptation in two temperate legumes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **109**, 21158-21163.
- Wiegmann M, Maurer A, Pham A, March TJ, Al-Abdallat A, Thomas WTB, Bull HJ, Shahid M, Eglinton J, Baum M, Flavell AJ, Tester M, Pillen K.** 2019. Barley yield formation under abiotic stress depends on the interplay between flowering time genes and environmental cues. *Scientific Reports* **9**, 6397.
- Wijnen H, Young MW.** 2006. Interplay of circadian clocks and metabolic rhythms. *Annual Review of Genetics* **40**, 409-448.
- Wittern L, Steed G, Taylor LJ, Ramirez DC, Pingarron-Cardenas G, Gardner K, Greenland A, Hannah MA, Webb AAR.** 2023. Wheat EARLY FLOWERING 3 affects heading date without disrupting circadian oscillations. *Plant Physiology* **191**, 1383-1403.
- Xia T, Zhang L, Xu J, Wang L, Liu B, Hao M, Chang X, Zhang T, Li S, Zhang H, Liu D, Shen Y.** 2017. The alternative splicing of EAM8 contributes to early flowering and short-season adaptation in a landrace barley from the Qinghai-Tibetan Plateau. *Theoretical and Applied Genetics* **130**, 757-766.
- Xu X, Yuan L, Xie Q.** 2022. The circadian clock ticks in plant stress responses. *Stress Biology* **2**.
- Yan L, Fu D, Li C, Blechl A, Tranquilli G, Bonafede M, Sanchez A, Valarik M, Yasuda S, Dubcovsky J.** 2006. The wheat and barley vernalization gene VRN3 is an orthologue of FT. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103**, 19581-19586.
- Yan L, Loukoianov A, Blechl A, Tranquilli G, Ramakrishna W, SanMiguel P, Bennetzen JL, Echenique V, Dubcovsky J.** 2004. The wheat VRN2 gene is a flowering repressor down-regulated by vernalization. *Science* **303**, 1640-1644.
- Yan L, Loukoianov A, Tranquilli G, Helguera M, Fahima T, Dubcovsky J.** 2003. Positional cloning of the wheat vernalization gene VRN1. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **100**, 6263-6268.

- Yu J, Holland JB, McMullen MD, Buckler ES.** 2008a. Genetic design and statistical power of nested association mapping in maize. *Genetics* **178**, 539-551.
- Yu JW, Rubio V, Lee NY, Bai S, Lee SY, Kim SS, Liu L, Zhang Y, Irigoyen ML, Sullivan JA, Zhang Y, Lee I, Xie Q, Paek NC, Deng XW.** 2008b. COP1 and ELF3 control circadian function and photoperiodic flowering by regulating GI stability. *Molecular Cell* **32**, 617-630.
- Zadoks JC, Chang TT, Konzak CF.** 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed research* **14**, 415-421.
- Zagotta MT, Hicks KA, Jacobs CI, Young JC, Hangarter RP, Meeks-Wagner DR.** 1996. The Arabidopsis ELF3 gene regulates vegetative photomorphogenesis and the photoperiodic induction of flowering. *Plant Journal* **10**, 691-702.
- Zahn T, Zhu Z, Ritoff N, Krapf J, Junker A, Altmann T, Schmutzer T, Tüting C, Kastritis PL, Babben S, Quint M, Pillen K, Maurer A.** 2023. Novel exotic alleles of EARLY FLOWERING 3 determine plant development in barley. *Journal of Experimental Botany*.
- Zakhrabekova S, Gough SP, Braumann I, Muller AH, Lundqvist J, Ahmann K, Dockter C, Matyszczyk I, Kurowska M, Druka A, Waugh R, Graner A, Stein N, Steuernagel B, Lundqvist U, Hansson M.** 2012. Induced mutations in circadian clock regulator Mat-a facilitated short-season adaptation and range extension in cultivated barley. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **109**, 4326-4331.
- Zamir D.** 2001. Improving plant breeding with exotic genetic libraries. *Nature Review Genetics* **2**, 983-989.
- Zavafer A, Labeeuw L, Mancilla C.** 2020. Global Trends of Usage of Chlorophyll Fluorescence and Projections for the Next Decade. *Plant Phenomics* **2020**, 6293145.
- Zhao J, Huang X, Ouyang X, Chen W, Du A, Zhu L, Wang S, Deng XW, Li S.** 2012. OsELF3-1, an ortholog of Arabidopsis early flowering 3, regulates rice circadian rhythm and photoperiodic flowering. *PLoS One* **7**, e43705.
- Zhu Z, Esche F, Babben S, Trenner J, Serfling A, Pillen K, Maurer A, Quint M.** 2022a. An exotic allele of barley EARLY FLOWERING 3 contributes to developmental plasticity at elevated temperatures. *Journal of Experimental Botany*.
- Zhu Z, Quint M, Anwer MU.** 2022b. Early Flowering 3 controls temperature responsiveness of the circadian clock independently of the evening complex. *Journal of Experimental Botany*.
- Zielinski T, Moore AM, Troup E, Halliday KJ, Millar AJ.** 2014. Strengths and limitations of period estimation methods for circadian data. *PLoS One* **9**, e96462.
- Zohary D, Hopf M, Weiss E.** 2012. Domestication of Plants in the Old World: The Origin and Spread of Domesticated Plants in Southwest Asia, Europe, and the Mediterranean Basin. Oxford University Press **4th ed.** Oxford.

7 Danksagung

Diese Arbeit wurde vom Europäischen Sozialfonds (ESF) über das AGRIPOLY-Graduiertenkolleg "*Determinants of Plant Performance*", Teilprojekt: „*EARLY FLOWERING 3 as a determinant of crop performance traits in barley - yield*“, Projektleitung: Prof. Dr. Klaus Pillen finanziert, dem ich für die Möglichkeit an diesem Projekt teilnehmen und es aus der Ferne weiterführen und beenden zu können, danken möchte. Außerordentlich großer Dank geht an Dr. Andreas Maurer für seine sehr hilfreiche Betreuung und Unterstützung beginnend beim Feldversuch über die Datenauswertung bis hin zur Online-Betreuung aus der Ferne. Auch allen anderen Kollegen aus der Arbeitsgruppe Pflanzenzüchtung an der Uni Halle möchte ich gerne für die schöne Zeit sowie den fachlichen Austausch danken. Ebenso danke ich den technischen Assistenten Roswitha Ende, Jana Müglitz, Markus Hinz und verschiedenen studentischen Hilfskräften für ihre Hilfe bei den Feldexperimenten. Hier geht mein expliziter Dank an Jonathan Krapf und Niklas Ritoff, die das zweite Feldversuchsjahr sehr verlässlich für mich bonitierten, ebenso wie Jacob Stolz, der den Doppel-HIF-Versuch größtenteils durchführte. Großer Dank geht an Dr. Zihao Zhu, der sich um die *ELF3*-Gen- und Proteinsequenzen und die Auswertung der bildbasierten Phänotypisierung gekümmert hat, sowie mich bei der Analyse der Genexpression unterstützt hat. Mein Dank gilt auch Dr. Steve Babben für die Sequenzierung der *ELF3*-Promotorsequenzen und der nachträglichen Gen-Expressions-Experimente und Matthias Reimers, Kathrin Denk und Jana Trenner für ihre Unterstützung bei der Genexpressionsanalyse. Darüber hinaus danke ich TraitGenetics GmbH, Gatersleben, Deutschland, für die Genotypisierung der HIF-Schwesterlinien mit KASP-Markern und mit dem Infinium iSelect 50k SNP-Chip für Gerste. Ich danke auch dem Leibniz-Institut für Pflanzengenetik und Kulturpflanzenforschung (IPK), Gatersleben, Deutschland, für die Möglichkeit, ein bildbasiertes Phänotypisierungsexperiment durchzuführen und insbesondere Ingo Mücke, Annett Busching, Gunda Wehrstedt, Marie Cheyenne Hellmann und Heiko Kriegel für ihre Unterstützung bei dem Experiment. Weiterhin bedanke ich mich bei Dr. Christian Tüting und Prof. Dr. Panos Kastiris am Charles Tanford Protein Center (Halle) für die *ELF3*-Protein-Sequenz- und Struktur-Analyse, sowie Dr. Eyal Fridman und Dr. Eyal Bdolach am Volcani Institute in Israel für die Durchführung der SensyPAM-Versuche. Nicht zuletzt möchte ich mich bei meiner Familie bedanken, die mir das Studium ermöglicht und dabei immer unterstützt hat. Ganz besonders danke ich meinem Mann Sebastian, der mich als Agrarwissenschaftler auch über das Fachliche hinaus immer unterstützt und motiviert hat, diese Arbeit zu vollenden.

8 Eidesstattliche Erklärung / Declaration under Oath

Ich erkläre an Eides statt, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig und ohne fremde Hilfe verfasst, keine anderen als die von mir angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt und die den benutzten Werken wörtlich oder inhaltlich entnommenen Stellen als solche kenntlich gemacht habe.

I declare under penalty of perjury that this thesis is my own work entirely and has been written without any help from other people. I used only the sources mentioned and included all the citations correctly both in word or content.

Ort, Datum

Tanja Zahn

Teile dieser Arbeit sind bereits veröffentlicht in:

Zahn T, Zhu Z, Ritoff N, Krapf J, Junker A, Altmann T, Schmutzer T, Tüting C, Kastritis PL, Babben S, Quint M, Pillen K, Maurer A. 2023. Novel exotic alleles of EARLY FLOWERING 3 determine plant development in barley. Journal of Experimental Botany. <https://doi.org/10.1093/jxb/erad127>

9 Anhang

9.1 Tabellen

Tabelle A1 IBD Genotyp-Daten des Infinium iSelect 50k SNP-Chips von vorselektierten BC₁S_{3;8}-Linien mit heterozygotem *ELF3*-Locus für die acht wichtigsten Blühzeit-Loci (Maurer *et al.*, 2015).

Gen ^{a)}	SNP Marker Name ^{a)}	Chr refseq2 ^{b)}	pos refseq2 ^{b)}	Linien mit zweijährigen Daten										Linien mit einjährigen Daten																
				03_140	07_020	10_003	10_190	12_001	12_111	12_154	16_105	17_041	18_062	21_040	25_002	01_122	01_123	02_020	06_116	06_122	11_025	14_136	15_052	15_053	15_082	22_040	23_036	23_025		
<i>ELF3</i>	JHI_Hv50k_2016_56414	1H	518.340.716	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1.5	0	1	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
	JHI_Hv50k_2016_57695	1H	521.086.467	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	
	JHI_Hv50k_2016_57670	1H	521.090.078	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
	BOPA2_12_20429	1H	521.517.298	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
	SCRI_RS_199945	1H	521.915.794	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	
<i>Ppd-H1</i>	JHI_Hv50k_2016_73438	2H	23.720.523	0	2	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	BK_14	2H	23.721.209	0	2	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	2	0	0	
	BOPA2_12_30871	2H	23.721.209	0	2	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	2	0	0	
	BK_13	2H	23.721.700	0	2	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	
	JHI_Hv50k_2016_73424	2H	23.721.700	0	2	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	
	JHI_Hv50k_2016_73422	2H	23.721.898	0	2	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	2	0	0	
	BOPA2_12_30870	2H	23.722.087	0	2	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	2	0	0
	BK_12	2H	23.722.487	0	2	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	2	0	0	
	JHI_Hv50k_2016_73417	2H	23.723.079	0	2	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	2	0	0	
BOPA2_12_30872	2H	23.723.633	0	2	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	2	0	0		
<i>HvCen</i>	JHI_Hv50k_2016_95777	2H	468.289.928	0	2	2	0	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
	BOPA2_12_30265	2H	470.037.512	0	2	2	0	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	2	0	0	0	0	2	
<i>sdw1</i>	BOPA1_ABC07496_pHv1343_02	3H	570.924.406	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	
<i>QTL-4H-1</i>	BOPA2_12_31458	4H	7.058.858	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	1	0	
<i>Vrn-H2</i>	SCRI_RS_198507	4H	613.838.295	0	1	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Vrn-H1</i>	JHI_Hv50k_2016_335941	5H	537.279.056	2	0	2	0	2	2	0	2	0	1.5	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	JHI_Hv50k_2016_335943	5H	537.279.601	2	0	2	0	2	2	0	2	0	1.5	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	
	JHI_Hv50k_2016_335946	5H	537.279.646	2	0	2	0	2	2	0	2	0	2	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0	2		
	JHI_Hv50k_2016_335947	5H	537.279.706	2	0	2	0	2	2	0	2	0	2	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	
	JHI_Hv50k_2016_335948	5H	537.280.074	2	0	2	0	2	2	0	2	0	2	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	
	JHI_Hv50k_2016_335949	5H	537.280.113	2	0	2	0	2	2	0	2	0	2	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	2	0	2	0	2	
	JHI_Hv50k_2016_335952	5H	537.280.551	2	0	2	0	2	2	0	2	0	2	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	2	0	2	0	2	
	JHI_Hv50k_2016_335953	5H	537.280.697	2	0	2	0	2	2	0	2	0	2	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	
	JHI_Hv50k_2016_335958	5H	537.281.593	2	0	2	0	2	2	0	2	0	2	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	2	0	2	0	2	
JHI_Hv50k_2016_335964	5H	537.282.914	2	0	2	0	2	2	0	2	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Vrn-H3</i>	BOPA2_12_30895	7H	38.305.306	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	2	0	0	0	
	BOPA2_12_30894	7H	38.305.420	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	2	0	0	0	
	BOPA2_12_30893	7H	38.305.627	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

Für Linien mit zweijährigen Phänotypdaten finden sich die kompletten IBD Daten in Tabelle S1 in Zahn *et al.* (2023). IBD-Matrix (Maurer und Pillen, 2019). Homozygote Barke-Allele wurden als 0 kodiert, homozygote Wild-Allele als 2 und heterozygote Linien als 1. ^{a)}SNP-Marker des Infinium iSelect 50k SNP-Chips (Bayer *et al.*, 2017). Der genspezifische Marker für *ELF3* (innerhalb von *ELF3*) ist fett markiert. ^{b)} Chromosomale und physische Position in Basenpaaren, abgeleitet aus der Morex-Referenzsequenz v2 (refseq2) (Monat *et al.*, 2019).

Gene ^{a)}	SNP Marker Name ^{b)}	Chr Ref-seq2 ^{c)}	Pos refseq2 ^{c)}	Linien mit zweijährigen Daten														Linien mit einjährigen Daten																																							
				03_140_206	03_140_207	07_020_416	07_020_425	10_003_477	10_003_482	10_190_557	10_190_561	12_001_662	12_001_675	12_111_717	12_111_723	12_154_755	12_154_776	16_105_959	16_105_967	17_041_1000	17_041_1006	18_062_1062	18_062_1074	21_040_1084	21_040_1111	25_002_1320	25_002_1336	01_122_19	01_122_37	01_123_60	01_123_65	02_020_118	02_020_128	06_116_299	06_116_317	06_122_352	06_122_356	11_025_592	11_025_597	14_136_802	14_136_825	15_052_851	15_052_856	15_053_890	15_053_904	15_082_945	15_082_951	22_040_1159	22_040_1166	23_025_1202	23_025_1206	23_036_1218	23_036_1236				
<i>Vrn-H1</i> ^{g)}	JHI_Hv50k_20_16_335941	5H	537.279.056	2	2	0	0	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0
	JHI_Hv50k_20_16_335943	5H	537.279.601	2	2	0	0	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0
	JHI_Hv50k_20_16_335946	5H	537.279.646	2	2	0	0	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0
	JHI_Hv50k_20_16_335947	5H	537.279.706	2	2	0	0	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0
	JHI_Hv50k_20_16_335948	5H	537.280.074	2	2	0	0	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0
	JHI_Hv50k_20_16_335949	5H	537.280.113	2	2	0	0	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0
	JHI_Hv50k_20_16_335952	5H	537.280.551	2	2	0	0	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0
	JHI_Hv50k_20_16_335953	5H	537.280.697	2	2	0	0	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0
	JHI_Hv50k_20_16_335958	5H	537.281.593	2	2	0	0	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0
	JHI_Hv50k_20_16_335964	5H	537.282.914	2	2	0	0	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	0	0
<i>Vrn-H3</i>	BOPA2_12_30_893	7H	38.305.627	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	2	2	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	2	2	0	0		
	BOPA2_12_30_894	7H	38.305.420	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
	BOPA2_12_30_895	7H	38.305.306	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0		

Für Linien mit zweijährigen Phänotypdaten finden sich die kompletten IBD Daten in Tabelle S3 in Zahn *et al.* (2023). IBD-Matrix. Homozygote Barke-Allele werden mit 0 und homozygote Wild-Allele mit 2 kodiert. ^{a)} 8 wichtige Loci für die Blütezeit, basierend auf Maurer *et al.* (2015). ^{b)} SNP-Marker aus Infinium iSelect 50k SNP-Chip (Bayer *et al.* (2017)). ^{c)} Chromosomale und physikalische Position in Basenpaaren, abgeleitet von der Morex-Referenzsequenz v2 (refseq2) (Monat *et al.* (2019)). ^{d)} Die in der Matrix mit 2 kodierten Genotypen entsprechen wahrscheinlich dem LD-Photoperioden-empfindlichen Allel, das bei den H. spontaneum-Zugängen mit einem G anstelle eines W (SNP22) in der CCT-Domäne assoziiert war und die Allele *Ppd-H1* und *ppd-H1* unterscheidet (Turner *et al.*, 2005). ^{e)} Genotypen, die in der Matrix mit 2 codiert sind, tragen wahrscheinlich ein Prolin anstelle eines Alanins an Position 135 (Comadran *et al.*, 2012). ^{f)} Genotypen, die in der Matrix mit 2 kodiert sind, enthalten wahrscheinlich ein aktives VRN-H2 (und keine Deletion wie z. B. die Sommergerste Barke; von Zitzewitz *et al.*, 2005). ^{g)} Genotypen, die in der Matrix mit 2 kodiert sind, weisen wahrscheinlich ein empfindliches VRN-H1-Allel auf, da fast alle Hsp-Linien vom Wintertyp sind (Cockram *et al.*, 2011).

Tabelle A3 Zusätzlich benötigte KASP-Marker für die Untersuchung des genetischen Hintergrunds in den Doppel-HIF.

Chr	Pos (cM)	Gen / Marker	Pos (bp)	Primer	Sequenz
5H		<i>VRN-H1</i>	537.279.056	Forward 1 Forward 2 Reverse	gaaggtgaccaagttcatgctGTCATGAAACCTTAGCTTGT gaaggtcggagtcaacggattGTCATGAAACCTTAGCTTGC ATTCTCCTCCTGCAGTGACC
1H	28.4 - 58.4	BOPA2_12_10506	228.030.652	Forward 1 Forward 2 Reverse	gaaggtgaccaagttcatgctATATTGGCGGTGCTGCATAT gaaggtcggagtcaacggattATATTGGCGGTGCTGCATAC TGTTTGCCCAACTCTCAAGC
2H	50.5 - 64.9	SCRI_RS_100054	441.641.484	Forward 1 Forward 2 Reverse	gaaggtgaccaagttcatgctTTTGCAATTCGGGGGAGCTC gaaggtcggagtcaacggattTTTGCAATTCGGGGGAGCTT AGCACCTGAATCGAGAGCCA
2H	120.3 - 139.6	SCRI_RS_230088	647.551.150	Forward 1 Forward 2 Reverse	gaaggtgaccaagttcatgctTCAGTTTCATCCTCCTCTGT gaaggtcggagtcaacggattTCAGTTTCATCCTCCTCTGC AAGCTGCGGACAACGACGCA
3H	7 - 35.1	BOPA2_12_30571	22.629.329	Forward 1 Forward 2 Reverse	gaaggtgaccaagttcatgctCTGTTGAAGTTCTTGAGGAC gaaggtcggagtcaacggattCTGTTGAAGTTCTTGAGGAT CGGCCTTTTCTGCCTGCTTC
3H	46 - 49.6	BOPA1_2838_663	125.195.845	Forward 1 Forward 2 Reverse	gaaggtgaccaagttcatgctACGTCGTGGTTGCGCTTAAC gaaggtcggagtcaacggattACGTCGTGGTTGCGCTTAAT CTAGCACAACCGGATTATTG
3H	59 - 83.9	SCRI_RS_230975	471.011.278	Forward 1 Forward 2 Reverse	gaaggtgaccaagttcatgctTTGCGGAGCTGTTGGTGGCC gaaggtcggagtcaacggattTTGCGGAGCTGTTGGTGGCA TTCATCAGTGAAATGTGTGCG
4H	53.15 - 78.5	<i>HvCS_fwd2/rev1</i>	507.866.826	Forward 1 Forward 2 Reverse	gaaggtgaccaagttcatgctGAATTCACCAAGATATCCCA gaaggtcggagtcaacggattGAATTCACCAAGATATCCCG GTCAGAGCAGAATAACAACC
6H	62.7 - 126.6	SCRI_RS_159133	544.766.170	Forward 1 Forward 2 Reverse	gaaggtgaccaagttcatgctTTCGTCAGGCGTCTCACCAT gaaggtcggagtcaacggattTTCGTCAGGCGTCTCACCAC CCGTTGGAATTTGGATTAC
7H	0.2 - 29.8	<i>HvCSLD2_fwd3/rev2</i>	7.220.336	Forward 1 Forward 2 Reverse	gaaggtgaccaagttcatgctCCTCATACCAGCATGAGATG gaaggtcggagtcaacggattCCTCATACCAGCATGAGATC AAGAAATGGCCGTCCTCTGG
7H	91.9 - 125.1	BOPA2_12_21208	592.890.951	Forward 1 Forward 2 Reverse	gaaggtgaccaagttcatgctGCACCTAAATCGGTCTCAAC gaaggtcggagtcaacggattGCACCTAAATCGGTCTCAAG TCCAAACATAAGGGCTCGTG

Tabelle A4 Primer für die Genexpressionsanalyse

Primer Name	Sequenz (5' - 3')	Referenz
HvGAPDH_F	GTGAGGCTGGTGCTGATTACG	Zakhrabekova et al., 2012
HvGAPDH_R	TGGTGCAGCTAGCATTTGAGAC	
HvELF3_F	CCTACCGACAACAAGCAGAA	Zakhrabekova et al., 2012
HvELF3_R	CATGAATCCCCAGCTGTAG	
Ppd-H1_F	GATGGATTCAAAGGCAAGGA	Campoli et al., 2012b
Ppd-H1_R	GAACAATTGGCTCCTCCAAA	
HvCO1_F	CGTGCTTCGGCATAACGCCTTCC	Campoli et al., 2012b
HvCO1_R	CTGCTGGGGCTAGTGCTTAC	
HvFT1_F	GCCGTCTACTTCAACTGCCA	This study
HvFT1_R	GTGAGCGGTGAGTAGGTCAA	
VRN-H1_F	TAACCCCATGGAGGGGAGAG	This study
VRN-H1_R	GCCCAGGTGGAAAGGAAACT	
HvGI_F	AGGCGAAATGGTAATGTTGC	Deng et al., 2015
HvGI_R	CAGACATCTGCGTTTCAGGA	
PTF_F	CTATGTGCATGTGCGTGTC	Kaczmarczyk et al., 2012
PTF_R	CTTGAGAATCTTGTTGTAGCTG	

Tabelle A5 Primer für die PCR

Primer Name	Sequenz (5' - 3')	Position
ELF3_F1	CCGAGTGAGTGAGTGAGTGA	5' UTR
ELF3_R6	AGCATACTCTGAAGCGCTAATTG	3' UTR

Tabelle A6 Primer für die Sequenzierung

Primer Name	Sequenz (5'- 3')	Position
ELF3_F4	AGTGAGTGAGTGAGCATGGC	5' UTR
ELF3_F5	TAGTTCACACGGCAGAGACA	Exon 2
ELF3_F6	TCCATCATTGCGTGCCTT	Exon 2
ELF3_F7	GTTGTCGGTGCTATTGGTCC	Exon 2
ELF3_R7	TTGTTGTCGGTAGGAGCAGG	Exon 4
ELF3_R6	AGCATACTCTGAAGCGCTAATTG	3' UTR

Tabelle A7 Primer für die Sequenzierung der Promotor-Sequenz

Primer Name	Sequenz	Länge	T _m	GC [%]	Start (bp)	Ende (bp)	Fragment size (bp)
ELF3_promotor_R2	CTTGAGGGTGGTGTGCGTTGA	20	59,89	55,0	2747	2728	855
ELF3_promotor_F2	GGAGCAACTTTTGAACACATGC	22	59,2	45,5	1893	1914	
ELF3_promotor_R1	GCATGCCGGATTTATTTCGACC	21	60,07	52,4	1999	1979	562
ELF3_promotor_F1	GCCCATTTTGCCTCGAAAGT	20	60,04	50,0	1438	1457	

Tabelle A8 BLUEs aller untersuchten Merkmale mit signifikanten Unterschieden zwischen den HIF-Schwesterlinien jeweils für 2019, 2020 und über beide Jahre.

HEB-Familie	Linie	ELF3- Allel ^{a)}	Jahr	SHO Tage	SHO GDD	Sig b)	Effekt c)	SEL Tage	SEL GDD	Sig b)	Effekt c)	HEA Tage	HEA GDD	Sig b)	Effekt c)	RIP Tage	RIP GDD	Sig b)	Effekt c)	MAT Tage	MAT GDD	Sig b)	Effekt c)	HEI	Sig b)	Effekt c)
01_122	37	0	2019	67,50	621,84		-0,50	17,50	227,06		1,00	85,00	848,90		-0,25	27,50	563,83		-0,25	112,50	1412,73		-12,08	70,50		-1,75
01_122	19	2	2019	67,00	617,19		-0,50	17,75	228,06		1,00	84,75	845,25		-0,25	27,25	555,40		-0,25	112,00	1400,65		-12,08	68,75		-1,75
01_123	60	0	2019	72,75	674,10		0,75	14,75	211,46		-28,29	87,50	885,56		-1,00	26,75	566,69		1,50	114,25	1452,25		10,33	69,25		2,25
01_123	65	2	2019	73,50	684,85		0,75	13,00	183,18		-28,29	86,50	868,03		-1,00	28,25	594,55		1,50	114,75	1462,58		10,33	71,50		2,25
02_020	118	0	2019	67,25	620,16		-0,25	15,75	197,24		-2,07	83,00	817,40		-0,25	31,00	627,81		-0,25	114,00	1445,21		-11,74	74,75		-1,00
02_020	128	2	2019	67,00	618,40		-0,25	15,75	195,16		-2,07	82,75	813,56		-0,25	30,75	619,91		-0,25	113,50	1433,48		-11,74	73,75		-1,00
03_140	207	0	2019	65,25	596,99	*	-2,25	19,3	243,5		-15,99	84,5	840,5	**	-2,50	30,8	635,2	*	1,50	115,3	1475,6		-19,45	96,0		-0,25
03_140	206	2	2019	63,00	574,55	*	-2,25	19,0	227,5		-15,99	82,0	802,1	**	-2,50	32,3	654,1	*	1,50	114,3	1456,2		-19,45	95,8		-0,25
03_140	207	0	2020	56,17	514,79		-1,00	15,8	224,3		-22,32	72,0	739,1	**	-2,17	37,7	702,0		1,67	109,7	1441,1		-7,59	74,7	*	-7,50
03_140	206	2	2020	55,17	506,94		-1,00	14,7	202,0		-22,32	69,8	708,9	**	-2,17	39,3	724,6		1,67	109,2	1433,5		-7,59	67,2	*	-7,50
03_140	207	0	19/20	59,80	547,67		-1,50	17,2	232,0	*	-19,79	77,0	779,6	***	-2,30	34,9	675,3	**	1,60	111,9	1454,9		-12,34	83,2	*	-4,60
03_140	206	2	19/20	58,30	533,99		-1,50	16,4	212,2	*	-19,79	74,7	746,2	***	-2,30	36,5	696,4	**	1,60	111,2	1442,6		-12,34	78,6	*	-4,60
06_116	317	0	2019	62,75	572,49		1,50	20,00	241,46		-10,56	82,75	813,95		0,25	33,00	671,41		-0,50	115,75	1485,36		-5,04	90,75		2,00
06_116	299	2	2019	64,25	587,28		1,50	18,75	230,90		-10,56	83,00	818,18		0,25	32,50	662,15		-0,50	115,50	1480,33		-5,04	92,75		2,00
06_122	352	0	2019	55,75	510,86		0,00	15,75	147,79	*	-29,38	71,50	658,65		-3,25	34,75	615,79		2,50	106,25	1274,44		-17,38	97,75	*	-9,50
06_122	356	2	2019	55,75	510,86		0,00	12,50	118,41	*	-29,38	68,25	629,28		-3,25	37,25	627,79		2,50	105,50	1257,06		-17,38	88,25	*	-9,50
07_020	416	0	2019	59,75	554,20		0,00	17,5	180,7	**	-34,51	77,3	734,9	**	-2,00	33,8	641,5		1,00	111,0	1376,5		-22,14	66,5		-1,25
07_020	425	2	2019	59,75	554,20		0,00	15,5	146,2	**	-34,51	75,3	700,4	**	-2,00	34,8	653,9		1,00	110,0	1354,3		-22,14	65,3		-1,25
07_020	416	0	2020	51,33	465,77		-0,83	14,0	178,7		-4,32	65,3	644,4		-0,83	39,0	695,1		0,17	104,3	1339,5		-13,73	55,8		5,17
07_020	425	2	2020	50,50	458,28		-0,83	14,0	174,3		-4,32	64,5	632,6		-0,83	39,2	693,1		0,17	103,7	1325,8		-13,73	61,0		5,17
07_020	416	0	19/20	54,70	501,14		-0,50	15,4	179,5	*	-16,40	70,1	680,6	**	-1,30	36,9	673,6		0,50	107,0	1354,3		-17,10	60,1		2,60
07_020	425	2	19/20	54,20	496,65		-0,50	14,6	163,1	*	-16,40	68,8	659,7	**	-1,30	37,4	677,4		0,50	106,2	1337,2		-17,10	62,7		2,60
10_003	482	0	2019	74,50	690,62		-0,75	10,0	150,4		-1,43	84,5	841,1		-0,75	30,5	629,9		0,25	115,0	1471,0		-9,72	67,3		-0,50
10_003	477	2	2019	73,75	681,09		-0,75	10,0	149,0		-1,43	83,8	830,1		-0,75	30,8	631,2		0,25	114,5	1461,2		-9,72	66,8		-0,50
10_003	482	0	2020	63,33	615,25		-0,67	11,5	170,6		-7,65	74,8	785,8		-1,00	36,7	688,8		-0,50	111,5	1474,7		-24,53	59,7		-0,67
10_003	477	2	2020	62,67	605,07		-0,67	11,2	162,9		-7,65	73,8	768,0		-1,00	36,2	682,1		-0,50	110,0	1450,1		-24,53	59,0		-0,67
10_003	482	0	19/20	67,80	645,40		-0,70	10,9	162,5		-5,16	78,7	807,9		-0,90	34,2	665,3		-0,20	112,9	1473,2		-18,61	62,7		-0,60
10_003	477	2	19/20	67,10	635,48		-0,70	10,7	157,4		-5,16	77,8	792,8		-0,90	34,0	661,7		-0,20	111,8	1454,6		-18,61	62,1		-0,60
10_190	561	0	2019	76,50	721,91	***	-5,00	11,3	167,2		6,10	87,8	889,1	**	-3,75	24,5	515,5	*	2,00	112,3	1404,6	*	-40,39	63,5		-2,00
10_190	557	2	2019	71,50	659,82	***	-5,00	12,5	173,3		6,10	84,0	833,2	**	-3,75	26,5	531,1	*	2,00	110,5	1364,2	*	-40,39	61,5		-2,00
10_190	561	0	2020	59,83	560,16	**	-2,50	11,7	171,9		-2,93	71,5	732,1	***	-2,50	32,7	603,8		1,67	104,2	1335,9		-16,37	61,7		-0,67
10_190	557	2	2020	57,33	527,56	**	-2,50	11,7	169,0		-2,93	69,0	696,6	***	-2,50	34,3	623,0		1,67	103,3	1319,5		-16,37	61,0		-0,67
10_190	561	0	19/20	66,50	624,86	***	-3,50	11,5	170,0		0,69	78,0	794,9	***	-3,00	29,4	568,5	**	1,80	107,4	1363,4	*	-25,97	62,4		-1,20
10_190	557	2	19/20	63,00	580,47	***	-3,50	12,0	170,7		0,69	75,0	751,2	***	-3,00	31,2	586,2	**	1,80	106,2	1337,4	*	-25,97	61,2		-1,20
11_025	592	0	2019	61,50	565,28		0,25	22,00	260,00		-8,99	83,50	825,28		-0,50	30,00	609,86		0,00	113,50	1435,14		-8,40	95,75		3,00
11_025	597	2	2019	61,75	566,39		0,25	21,25	251,01		-8,99	83,00	817,40		-0,50	30,00	609,34		0,00	113,00	1426,74		-8,40	98,75		3,00
12_001	662	0	2019	66,75	613,19		1,50	15,8	196,5		22,02	82,5	809,7	***	2,50	30,5	614,6		-2,25	113,0	1424,3		5,77	96,8		-2,50
12_001	675	2	2019	68,25	630,34		1,50	16,8	218,6		22,02	85,0	848,9	***	2,50	28,3	581,2		-1,25	113,3	1430,1		5,77	94,3		-2,50
12_001	662	0	2020	58,33	539,78		0,83	12,7	185,4		12,33	71,0	725,2	*	1,67	36,8	684,5		-2,17	107,8	1409,7		9,52	69,0		0,00
12_001	675	2	2020	59,17	551,47		0,83	13,5	197,7		12,33	72,7	749,2	*	1,67	35,7	670,0		-1,17	108,3	1419,2		9,52	69,0		0,00
12_001	662	0	19/20	61,70	569,15		1,10	13,90	189,85		16,21	75,60	759,00	***	2,00	34,30	656,56		-1,60	109,90	1415,55		8,02	80,10		-1,00
12_001	675	2	19/20	62,80	583,02		1,10	14,80	206,06		16,21	77,60	789,07	***	2,00	32,70	634,50		-1,60	110,30	1423,57		8,02	79,10		-1,00
12_111	717	0	2019	72,50	671,86		-0,50	14,0	197,5		-3,45	86,5	869,4		-0,75	26,0	541,6		0,25	112,5	1411,0		-11,74	82,8		-0,25
12_111	723	2	2019	72,00	664,12		-0,50	13,8	194,1		-3,45	85,8	858,2		-0,75	26,3	541,1		0,25	112,0	1399,3		-11,74	82,5		-0,25
12_111	717	0	2020	63,33	615,02	*	-1,83	15,3	229,6		3,79	78,7	844,6	*	-1,83	34,2	652,5		1,50	112,8	1497,1		-4,69	77,3		-1,83
12_111	723	2	2020	61,50	586,74	*	-1,83	15,3	233,4		3,79	76,8	820,1	*	-1,83	35,7	672,3		1,50	112,5	1492,4		-4,69	75,5		-1,83
12_111	717	0	19/20	67,00	637,76	*	-1,30	14,8	216,8		0,90	81,8	854,5	*	-1,40	30,9	608,2		1,00	112,7	1462,7		-7,51	79,5		-1,20
12_111	723	2	19/20	65,70	617,70	*	-1,30	14,7	217,6		0,90	80,4	835,3	*	-1,40	31,9	619,8		1,00	112,3	1455,2		-7,51	78,3		-1,20
12_154	755	0	2019	64,25	587,28		-1,75	13,8	158,8		-6,85	78,0	746,1	*	-1,25	35,3	684,6		-0,25	113,3	1430,7		-38,10	68,8	*	-3,25

HEB-Familie	Linie	ELF3- Allel ^{a)}	Jahr	SHO Tage	SHO GDD	Sig ^{b)}	Effekt ^{c)}	SEL Tage	SEL GDD	Sig ^{b)}	Effekt ^{c)}	HEA Tage	HEA GDD	Sig ^{b)}	Effekt ^{c)}	RIP Tage	RIP GDD	Sig ^{b)}	Effekt ^{c)}	MAT Tage	MAT GDD	Sig ^{b)}	Effekt ^{c)}	HEI	Sig ^{b)}	Effekt ^{c)}
12_154	776	2	2019	62,50	574,48		-1,75	14,3	152,0		-6,85	76,8	726,5	*	-1,25	35,0	666,2		-0,25	111,8	1392,6		-38,10	65,5	*	-3,25
12_154	755	0	2020	50,00	451,95		-0,33	13,8	169,5		22,48	63,8	621,5		1,17	39,3	693,4		-2,17	103,2	1314,8		-19,32	61,3	*	-3,00
12_154	776	2	2020	49,67	447,24		-0,33	15,3	192,0		22,48	65,0	639,3		1,17	37,2	656,3		-2,17	102,2	1295,5		-19,32	58,3	*	-3,00
12_154	755	0	19/20	55,70	506,08	*	-0,90	13,8	165,3		10,75	69,5	671,3		0,20	37,7	689,9		-1,40	107,2	1361,2		-26,83	64,3	**	-3,10
12_154	776	2	19/20	54,80	498,14	*	-0,90	14,9	176,0		10,75	69,7	674,1		0,20	36,3	660,2		-1,40	106,0	1334,4	***	-26,83	61,2	**	-3,10
14_136	825	0	2019	62,25	569,16		-1,00	21,50	260,91		-14,39	83,75	830,08	*	-1,25	29,00	586,55		0,50	112,75	1416,63		-17,38	100,75		-3,50
14_136	802	2	2019	61,25	563,20		-1,00	21,25	246,53		-14,39	82,50	809,73	*	-1,25	29,50	589,53		0,50	112,00	1399,25		-17,38	97,25		-3,50
15_052	851	0	2019	70,50	650,78		-0,50	11,75	155,11		-6,25	82,25	805,89		-0,75	29,00	574,70		0,50	111,25	1380,59		-5,36	62,00		-1,25
15_052	856	2	2019	70,00	646,31		-0,50	11,50	148,86		-6,25	81,50	795,18		-0,75	29,50	580,05		0,50	111,00	1375,23		-5,36	60,75		-1,25
15_053	890	0	2019	70,25	648,11		1,50	14,75	199,69		-17,71	85,00	847,80		-0,25	28,00	575,86		-0,25	113,00	1423,66		-13,41	67,00		0,50
15_053	904	2	2019	71,75	663,28		1,50	13,00	181,98		-17,71	84,75	845,25		-0,25	27,75	565,00		-0,25	112,50	1410,25		-13,41	67,50		0,50
15_082	945	0	2019	64,25	585,41	*	-1,50	14,00	164,83		1,76	78,25	750,24		-0,75	32,25	613,99		0,75	110,50	1364,23		0,28	66,50		-3,75
15_082	951	2	2019	62,75	572,49	*	-1,50	14,75	166,59		1,76	77,50	739,08		-0,75	33,00	625,43		0,75	110,50	1364,50		0,28	62,75		-3,75
16_105	967	0	2019	73,25	680,95		-2,50	12,3	174,2		-1,85	85,5	855,1	**	-2,00	28,0	580,0		0,75	113,5	1435,1		-28,85	65,5		-1,00
16_105	959	2	2019	70,75	653,55		-2,50	12,8	172,3		-1,85	83,5	825,9	**	-2,00	28,8	580,4		0,75	112,3	1406,3		-28,85	64,5		-1,00
16_105	967	0	2020	61,83	592,09	**	-1,33	13,3	200,1	*	-31,83	75,2	792,2	***	-3,17	36,2	679,2		1,17	111,3	1471,4		-34,09	63,3		-0,17
16_105	959	2	2020	60,50	570,83	**	-1,33	11,5	168,2	*	-31,83	72,0	739,1	***	-3,17	37,3	698,2		1,17	109,3	1437,3		-34,09	63,2		-0,17
16_105	967	0	19/20	66,40	627,64	**	-1,80	12,9	189,7		-19,84	79,3	817,3	***	-2,70	32,9	639,5		1,00	112,2	1456,9	**	-32,00	64,2		-0,50
16_105	959	2	19/20	64,60	603,92	**	-1,80	12,0	169,9		-19,84	76,6	773,8	***	-2,70	33,9	651,1		1,00	110,5	1424,9	**	-32,00	63,7		-0,50
17_041	1000	0	2019	69,75	644,74		0,50	16,8	223,3		-17,67	86,5	868,0	*	-1,00	28,0	590,9		-0,25	114,5	1458,9		-28,78	79,0	**	-5,00
17_041	1006	2	2019	70,25	649,48		0,50	15,3	205,6		-17,67	85,5	855,1	*	-1,00	27,8	575,0		-0,25	113,3	1430,1		-28,78	74,0	**	-5,00
17_041	1000	0	2020	58,67	544,26		-1,33	16,0	239,6		-12,88	74,7	783,9		-1,67	35,7	671,4		1,50	110,3	1455,3		-6,16	71,0		-1,83
17_041	1006	2	2020	57,33	528,08		-1,33	15,7	226,7		-12,88	73,0	754,8		-1,67	37,2	694,3		1,50	110,2	1449,1		-6,16	69,2		-1,83
17_041	1000	0	19/20	63,10	584,45		-0,60	16,3	233,1		-14,80	79,4	817,5	**	-1,40	32,6	639,2		0,80	112,0	1456,7		-15,20	74,2	**	-3,10
17_041	1006	2	19/20	62,50	576,64		-0,60	15,5	218,3		-14,80	78,0	794,9	**	-1,40	33,4	646,6		0,80	111,4	1441,5		-15,20	71,1	**	-3,10
18_062	1062	0	2019	68,75	635,08		-1,25	16,5	216,9		-28,52	85,3	852,0	***	-2,75	27,0	552,7		2,00	112,3	1404,7		-16,04	88,3		-0,25
18_062	1074	2	2019	67,50	621,32		-1,25	15,0	188,4		-28,52	82,5	809,7	***	-2,75	29,0	578,9		2,00	111,5	1388,6		-16,04	88,0		-0,25
18_062	1062	0	2020	61,37	585,45	*	-1,53	14,4	216,8		-23,03	75,8	802,3	*	-2,75	31,1	587,6		1,12	106,8	1389,8		-32,32	70,4		-2,12
18_062	1074	2	2020	59,83	560,72	*	-1,53	13,2	193,8		-23,03	73,0	754,5	*	-2,75	32,2	603,0		1,12	105,2	1357,5		-32,32	68,3		-2,12
18_062	1062	0	19/20	64,78	609,19	**	-1,88	15,2	215,6	***	-23,93	80,0	824,8	***	-3,20	29,2	571,6	*	1,68	109,2	1396,4	**	-26,39	78,6		-2,36
18_062	1074	2	19/20	62,90	584,96	**	-1,88	13,9	191,6	***	-23,93	76,8	776,6	***	-3,20	30,9	593,4	*	1,68	107,7	1370,0	**	-26,39	76,2		-2,36
21_040	1111	0	2019	75,25	702,28		0,75	12,0	177,2		-26,90	87,3	879,5	*	-1,00	27,5	586,4		0,25	114,8	1465,9		-19,11	73,0		-3,00
21_040	1084	2	2019	76,00	714,36		0,75	10,3	150,3		-26,90	86,3	864,7	*	-1,00	27,8	582,1		0,25	114,0	1446,8		-19,11	70,0		-3,00
21_040	1111	0	2020	63,57	619,80	***	-1,40	14,4	215,4	*	16,93	78,0	835,2		-0,45	34,9	663,0		-1,02	112,8	1498,2		-26,73	72,6		0,02
21_040	1084	2	2020	62,17	597,28	***	-1,40	15,3	232,4	*	16,93	77,5	829,7		-0,45	33,8	641,8		-1,02	111,3	1471,5		-26,73	72,7		0,02
21_040	1111	0	19/20	68,89	658,14		-1,19	13,2	197,1		2,40	82,1	855,3		-1,11	31,6	628,5		-0,16	113,7	1483,8		-22,17	73,0		-1,40
21_040	1084	2	19/20	67,70	644,11		-1,19	13,3	199,5		2,40	81,0	843,7		-1,11	31,4	617,9		-0,16	112,4	1461,6		-22,17	71,6		-1,40
22_040	1166	0	2019	64,00	584,30		-0,50	13,50	154,78		-11,64	77,50	739,08		-1,00	32,75	620,28		0,75	110,25	1359,35		-5,15	66,00		1,25
22_040	1159	2	2019	63,50	578,75		-0,50	13,00	143,14		-11,64	76,50	721,89		-1,00	33,50	632,31		0,75	110,00	1354,20		-5,15	67,25		1,25
23_025	1206	0	2019	73,50	681,38		-1,00	10,00	143,90		7,95	83,50	825,28		-0,25	30,50	625,88		0,25	114,00	1451,15		-2,00	67,75		1,25
23_025	1202	2	2019	72,50	669,78		-1,00	10,75	151,85		7,95	83,25	821,63		-0,25	30,75	627,53		0,25	114,00	1449,15		-2,00	69,00		1,25
23_036	1236	0	2019	72,00	665,50		-1,00	15,00	210,61		-7,88	87,00	876,11		-1,00	27,00	570,78		0,75	114,00	1446,89		-5,04	78,00		-1,25
23_036	1218	2	2019	71,00	658,83		-1,00	15,00	202,74		-7,88	86,00	861,56		-1,00	27,75	580,29		0,75	113,75	1441,85		-5,04	76,75		-1,25
25_002	1320	0	2019	70,25	649,29		1,00	14,5	196,0		-5,67	84,8	845,3		0,25	28,8	590,5		-1,25	113,5	1435,7		-24,83	77,0	*	-4,50
25_002	1336	2	2019	71,25	658,06		1,00	13,8	190,3		-5,67	85,0	848,4		0,25	27,5	562,6		-1,25	112,5	1410,9		-24,83	72,5	*	-4,50
25_002	1320	0	2020	59,00	550,37		-1,17	13,8	201,3		-7,10	72,8	751,7	*	-1,67	34,2	642,5		1,83	107,0	1394,2		2,06	65,5		-0,50
25_002	1336	2	2020	57,83	533,18		-1,17	13,3	194,2		-7,10	71,2	727,4	*	-1,67	36,0	668,9		1,83	107,2	1396,3		2,06	65,0		-0,50
25_002	1320	0	19/20	63,50	589,94		-0,30	14,1	199,2		-6,53	77,6	789,1	*	-0,90	32,0	621,7		0,60	109,6	1410,8		-8,70	70,1		-2,10
25_002	1336	2	19/20	63,20	583,13		-0,30	13,5	192,6		-6,53	76,7	775,8	*	-0,90	32,6	626,4		0,60	109,3	1402,1		-8,70	68,0		-2,10
Barke	Barke	0	2019	69,52	641,97			15,44	205,81			84,96	847,79			29,74	616,17			114,70	1463,96			74,81		
Barke	Barke	0	2020	59,55	556,60			13,0	191,4			72,6	748,0			37,6	703,9			110,2	1452,0			63,1		
Barke	Barke	0	19/20	66,63	617,26			14,7	201,7			81,4	818,9			32,0	641,6			113,4	1460,5			71,4		

HEB-Familie	Linie	ELF3-Allel ^{a)}	Jahr	EAR	Sig ^{b)}	Effekt ^{c)}	GNE	Sig ^{b)}	Effekt ^{c)}	TGW	Sig ^{b)}	Effekt ^{c)}	YLD	Sig ^{b)}	Effekt ^{c)}	YLD2	Sig ^{b)}	Effekt ^{c)}	BM	Sig ^{b)}	Effekt ^{c)}	HI	Sig ^{b)}	Effekt ^{c)}
01_122	37	0	2019	1103,3		-23,33	24,4		0,60	40,7		2,02	109,4		5,78	80,6		-4,31	1163,2		-25,32	0,47		-0,01
01_122	19	2	2019	1080,0		-23,33	25,0		0,60	42,7		2,02	115,2		5,78	76,3		-4,31	1137,9		-25,32	0,45		-0,01
01_123	60	0	2019	1016,7		10,00	24,0		0,45	46,8		0,26	114,7		3,23	74,7		6,30	1102,4		93,41	0,45		0,00
01_123	65	2	2019	1026,7		10,00	24,5		0,45	47,1		0,26	117,9		3,23	81,0		6,30	1195,8		93,41	0,46		0,00
02_020	118	0	2019	1183,3		-236,67	24,0		0,10	45,7		-0,46	131,7		-29,03	104,7		0,00	1421,5		-23,85	0,50		0,01
02_020	128	2	2019	946,7		-236,67	24,1		0,10	45,3		-0,46	102,6		-29,03	104,7		0,00	1397,7		-23,85	0,51		0,01
03_140	207	0	2019	976,7		-143,34	22,9		0,35	50,6		-2,21	113,1		-18,66	67,5		5,40	1228,3		107,75	0,37		0,00
03_140	206	2	2019	833,3		-143,34	23,2		0,35	48,4		-2,21	94,4		-18,66	72,9		5,40	1336,1		107,75	0,37		0,00
03_140	207	0	2020	431,1		15,56	19,4		-0,93	49,4		-0,35	41,2		-1,08	16,3	***	-5,18						
03_140	206	2	2020	446,7		15,56	18,4		-0,93	49,0		-0,35	40,2		-1,08	11,1	***	-5,18						
03_140	207	0	19/20	649,3		-48,00	20,8		-0,42	49,9		-1,10	70,0		-8,11	36,8		-0,95						
03_140	206	2	19/20	601,3		-48,00	20,3		-0,42	48,8		-1,10	61,9		-8,11	35,9		-0,95						
06_116	317	0	2019	973,3		186,67	21,3		0,73	38,2		2,53	79,1		24,65	57,6		5,68	1145,2		-125,69	0,34		0,08
06_116	299	2	2019	1160,0		186,67	22,0		0,73	40,8		2,53	103,7		24,65	63,3		5,68	1019,5		-125,69	0,42		0,08
06_122	352	0	2019	1160,0		-63,33	18,4		0,05	41,1		-1,27	87,8		-7,02	62,3		9,04	1046,9		34,62	0,40	*	0,05
06_122	356	2	2019	1096,7		-63,33	18,4		0,05	39,9		-1,27	80,8		-7,02	71,4		9,04	1081,5		34,62	0,45	*	0,05
07_020	416	0	2019	1116,7		203,33	17,0		0,60	41,8		1,35	79,1		21,29	90,6		7,29	1240,9		71,00	0,49		0,01
07_020	425	2	2019	1320,0		203,33	17,6		0,60	43,2		1,35	100,4		21,29	97,8		7,29	1312,0		71,00	0,50		0,01
07_020	416	0	2020	806,7		-2,22	13,2		-1,92	44,3		-2,81	50,2		-12,94	21,4		0,00						
07_020	425	2	2020	804,4		-2,22	11,3		-1,92	41,5		-2,81	37,2		-12,94	21,4		0,00						
07_020	416	0	19/20	930,7		80,00	14,7		-0,91	43,3		-1,14	61,8		0,75	49,1		2,92						
07_020	425	2	19/20	1010,7		80,00	13,8		-0,91	42,2		-1,14	62,5		0,75	52,0		2,92						
10_003	482	0	2019	1246,7		-40,00	17,9		0,28	39,5		0,83	88,5		0,76	61,1		-1,02	941,5		-20,99	0,44		0,00
10_003	477	2	2019	1206,7		-40,00	18,2		0,28	40,3		0,83	89,2		0,76	60,1		-1,02	920,5		-20,99	0,44		0,00
10_003	482	0	2020	486,7		62,22	12,4		1,12	37,4		1,60	22,8		5,98	13,9		-2,77						
10_003	477	2	2020	548,9		62,22	13,5		1,12	39,0		1,60	28,8		5,98	11,1		-2,77						
10_003	482	0	19/20	790,7		21,33	14,6		0,78	38,2		1,30	49,1		3,90	32,8		-2,07						
10_003	477	2	19/20	812,0		21,33	15,4		0,78	39,5		1,30	53,0		3,90	30,7		-2,07						
10_190	561	0	2019	970,0		73,33	24,7		-2,33	40,8		-0,06	97,6		-2,56	35,7	*	13,33	660,7		63,23	0,38	*	0,08
10_190	557	2	2019	1043,3		73,33	22,3		-2,33	40,8		-0,06	95,1		-2,56	49,0	*	13,33	723,9		63,23	0,46	*	0,08
10_190	561	0	2020	562,2	**	282,22	16,5	***	-3,55	39,5		-1,28	36,4		5,46	20,5	*	-3,41						
10_190	557	2	2020	844,4	**	282,22	12,9	***	-3,55	38,3		-1,28	41,8		5,46	17,1	*	-3,41						
10_190	561	0	19/20	725,3	*	198,67	19,7	***	-3,06	40,0		-0,79	60,9		2,25	26,6		3,29						
10_190	557	2	19/20	924,0	*	198,67	16,7	***	-3,06	39,3		-0,79	63,1		2,25	29,9		3,29						
11_025	592	0	2019	1176,7		20,00	6,3		2,08	46,9		-1,57	34,4		10,73	39,8		6,29	1149,4		55,37	0,23		0,02
11_025	597	2	2019	1196,7		20,00	8,4		2,08	45,3		-1,57	45,1		10,73	46,1		6,29	1204,8		55,37	0,26		0,02
12_001	662	0	2019	950,0		-73,33	17,3		2,10	53,0	**	-6,84	87,2		-8,58	76,3		-4,51	1363,0		-108,15	0,38		0,01
12_001	675	2	2019	876,7		-73,33	19,4		2,10	46,2	**	-6,84	78,6		-8,58	71,8		-4,51	1254,9		-108,15	0,38		0,01
12_001	662	0	2020	520,0		-55,56	14,5	*	2,47	51,6	*	-4,97	39,1		-2,00	15,8	*	4,43						
12_001	675	2	2020	464,4		-55,56	17,0	*	2,47	46,7	*	-4,97	37,1		-2,00	20,3	*	4,43						
12_001	662	0	19/20	692,0		-62,67	15,6	**	2,32	52,2	***	-5,72	58,3		-4,63	40,0		0,85						
12_001	675	2	19/20	629,3		-62,67	17,9	**	2,32	46,5	***	-5,72	53,7		-4,63	40,9		0,85						
12_111	717	0	2019	790,0		140,00	19,4		0,60	46,5		1,78	70,9		18,83	69,7		-5,14	1238,4		-85,61	0,38		0,00
12_111	723	2	2019	930,0		140,00	20,0		0,60	48,3		1,78	89,7		18,83	64,5		-5,14	1152,8		-85,61	0,38		0,00
12_111	717	0	2020	473,3		33,33	12,9	**	1,83	45,8		1,41	28,1		7,02	15,2		0,93						
12_111	723	2	2020	506,7		33,33	14,7	**	1,83	47,2		1,41	35,1		7,02	16,2		0,93						
12_111	717	0	19/20	600,0		76,00	15,5	*	1,34	46,0		1,56	45,2	*	11,74	37,0		-1,50						
12_111	723	2	19/20	676,0		76,00	16,8	*	1,34	47,6		1,56	56,9	*	11,74	35,5		-1,50						
12_154	755	0	2019	1060,0		120,00	18,3		-0,95	46,5		0,54	91,0		4,70	92,6		-10,85	1262,9		-87,18	0,49	*	-0,03
12_154	776	2	2019	1180,0		120,00	17,3		-0,95	47,0		0,54	95,7		4,70	81,7		-10,85	1175,8		-87,18	0,47	*	-0,03
12_154	755	0	2020	804,4		-35,56	12,3		0,83	46,4		-0,62	45,7		0,52	13,3	***	-6,75						
12_154	776	2	2020	768,9		-35,56	13,1		0,83	45,8		-0,62	46,2		0,52	6,6	***	-6,75						
12_154	755	0	19/20	906,7		26,67	14,7		0,12	46,4		-0,15	63,8		2,19	45,0	*	-8,39						
12_154	776	2	19/20	933,3		26,67	14,8		0,12	46,3		-0,15	66,0		2,19	36,6	*	-8,39						

HEB-Familie	Linie	ELF3-Allel ^{a)}	Jahr	EAR	Sig ^{b)}	Effekt ^{c)}	GNE	Sig ^{b)}	Effekt ^{c)}	TGW	Sig ^{b)}	Effekt ^{c)}	YLD	Sig ^{b)}	Effekt ^{c)}	YLD2	Sig ^{b)}	Effekt ^{c)}	BM	Sig ^{b)}	Effekt ^{c)}	HI	Sig ^{b)}	Effekt ^{c)}
14_136	825	0	2019	810,0		-50,00	24,4		-1,18	49,0		-1,66	96,8		-12,81	62,1		-4,26	1257,5		-51,70	0,33		-0,01
14_136	802	2	2019	760,0		-50,00	23,3		-1,18	47,3		-1,66	83,9		-12,81	57,9		-4,26	1205,8		-51,70	0,32		-0,01
15_052	851	0	2019	1420,0		-200,00	21,6		-0,90	39,7		-2,15	121,8		-27,10	72,7		0,56	1081,0		-3,60	0,45		0,01
15_052	856	2	2019	1220,0		-200,00	20,7		-0,90	37,5		-2,15	94,7		-27,10	73,2		0,56	1077,4		-3,60	0,46		0,01
15_053	890	0	2019	906,7		136,67	24,5		-1,33	43,8		0,35	98,2		8,15	82,8		-5,59	1223,9		-40,85	0,46		-0,02
15_053	904	2	2019	1043,3		136,67	23,1		-1,33	44,2		0,35	106,3		8,15	77,2		-5,59	1183,0		-40,85	0,44		-0,02
15_082	945	0	2019	990,0		143,33	22,6		-1,23	39,7		-2,62	88,2		0,82	77,5		-9,15	1165,7		-124,86	0,45	*	-0,01
15_082	951	2	2019	1133,3		143,33	21,3		-1,23	37,1		-2,62	89,1		0,82	68,4		-9,15	1040,8		-124,86	0,44	*	-0,01
16_105	967	0	2019	1003,3		86,67	26,0	**	-4,23	39,1		4,02	100,4		2,55	80,2	***	-47,34	1225,3	**	-431,21	0,44	***	-0,16
16_105	959	2	2019	1090,0		86,67	21,8	**	-4,23	43,1		4,02	103,0		2,55	32,8	***	-47,34	794,1	**	-431,21	0,28	***	-0,16
16_105	967	0	2020	517,8		51,11	20,5	***	-8,47	42,1		0,10	44,7	**	-15,96									
16_105	959	2	2020	568,9		51,11	12,0	***	-8,47	42,2		0,10	28,8	**	-15,96									
16_105	967	0	19/20	712,0		65,33	22,7	***	-6,77	40,9		1,66	67,0		-8,56									
16_105	959	2	19/20	777,3		65,33	15,9	***	-6,77	42,6		1,66	58,4		-8,56									
17_041	1000	0	2019	1076,7		-150,00	25,6		0,17	46,9	*	-2,78	129,3		-23,95	58,8	***	34,19	1076,6	**	265,70	0,37	***	0,10
17_041	1006	2	2019	926,7		-150,00	25,8		0,17	44,1	*	-2,78	105,4		-23,95	93,0	***	34,19	1342,3	**	265,70	0,47	***	0,10
17_041	1000	0	2020	442,2	*	120,00	18,2		1,88	49,4	*	-2,38	39,7	*	13,21									
17_041	1006	2	2020	562,2	*	120,00	20,1		1,88	47,0	*	-2,38	52,9	*	13,21									
17_041	1000	0	19/20	696,0		12,00	21,2		1,20	48,4	**	-2,54	75,5		-1,65									
17_041	1006	2	19/20	708,0		12,00	22,4		1,20	45,9	**	-2,54	73,9		-1,65									
18_062	1062	0	2019	1046,7		20,00	24,1		-1,48	45,8	*	-4,11	114,8		-14,53	78,3		0,94	1257,2		-16,70	0,42		0,01
18_062	1074	2	2019	1066,7		20,00	22,6		-1,48	41,7	*	-4,11	100,3		-14,53	79,2		0,94	1240,5		-16,70	0,43		0,01
18_062	1062	0	2020	542,2		-19,98	20,6		-1,36	45,5		-0,33	51,0		-5,49	11,7	*	-2,99						
18_062	1074	2	2020	522,2		-19,98	19,3		-1,36	45,2		-0,33	45,6		-5,49	8,7	*	-2,99						
18_062	1062	0	19/20	765,9		-25,93	22,2	*	-1,56	45,5		-1,72	79,4	*	-11,94	41,2		-4,31						
18_062	1074	2	19/20	740,0		-25,93	20,6	*	-1,56	43,8		-1,72	67,4	*	-11,94	36,9		-4,31						
21_040	1111	0	2019	983,3		56,67	23,4		0,65	42,2		-0,70	98,0		7,11	74,1		-9,05	1223,3		-135,21	0,41		-0,01
21_040	1084	2	2019	1040,0		56,67	24,0		0,65	41,5		-0,70	105,1		7,11	65,0		-9,05	1088,1		-135,21	0,40		-0,01
21_040	1111	0	2020	462,2		57,80	14,1		1,46	38,6		-0,86	25,2		5,80	8,7		-2,12						
21_040	1084	2	2020	520,0		57,80	15,6		1,46	37,7		-0,86	31,0		5,80	6,6		-2,12						
21_040	1111	0	19/20	693,3		34,67	18,2		0,73	40,1		-0,82	57,5		3,09	37,7	*	-7,73						
21_040	1084	2	19/20	728,0		34,67	18,9		0,73	39,2		-0,82	60,6		3,09	30,0	*	-7,73						
22_040	1166	0	2019	970,0		180,00	16,8		-0,83	47,5		-0,40	78,1		10,25	86,0		-3,97	1216,8		-22,62	0,48		-0,01
22_040	1159	2	2019	1150,0		180,00	16,0		-0,83	47,1		-0,40	88,4		10,25	82,0		-3,97	1194,2		-22,62	0,46		-0,01
23_025	1206	0	2019	993,3		36,67	21,8		-0,30	45,4		-0,50	98,5		0,56	75,9		3,66	1112,4		44,88	0,46		0,00
23_025	1202	2	2019	1030,0		36,67	21,5		-0,30	45,0		-0,50	99,1		0,56	79,5		3,66	1157,2		44,88	0,46		0,00
23_036	1236	0	2019	760,0		176,67	26,5	*	-4,08	43,5		1,49	86,6		8,83	40,8		-2,08	991,7		-9,63	0,28		-0,02
23_036	1218	2	2019	936,7		176,67	22,4	*	-4,08	45,0		1,49	95,4		8,83	38,8		-2,08	982,1		-9,63	0,26		-0,02
25_002	1320	0	2019	980,0		-150,00	24,5		1,92	46,2		1,14	111,0		-6,93	78,6		-12,38	1283,5	*	-196,80	0,41		0,00
25_002	1336	2	2019	830,0		-150,00	26,4		1,92	47,3		1,14	104,1		-6,93	66,2		-12,38	1086,7	*	-196,80	0,41		0,00
25_002	1320	0	2020	546,7	*	-111,11	19,6		-1,75	45,0		-1,86	48,2	**	-14,51	19,7	*	-2,23						
25_002	1336	2	2020	435,6	*	-111,11	17,8		-1,75	43,1		-1,86	33,7	**	-14,51	17,5	*	-2,23						
25_002	1320	0	19/20	720,0	**	-126,67	21,5		-0,28	45,5		-0,66	73,3	*	-11,48	43,2	*	-6,29						
25_002	1336	2	19/20	593,3	**	-126,67	21,3		-0,28	44,8		-0,66	61,9	*	-11,48	37,0	*	-6,29						
Barke	Barke	0	2019	1009,9			26,4			47,9			127,4			87,5			1242,4			0,47		
Barke	Barke	0	2020	596,4			20,9			48,7			60,7			36,7								
Barke	Barke	0	19/20	890,2			24,8			48,1			108,1			72,8								

a) Homozygote Barke-Allele werden mit 0 kodiert, homozygote Wild-Allele mit 2. b) Signifikanzniveau. Signifikante Unterschiede zwischen den jeweiligen HIF-Schwesterlinien sind mit * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$ und *** $p < 0,001$ gekennzeichnet. c) Unterschiedliche Wirkung von *HspELF3* im Vergleich zu *HvELF3*.

Tabelle A9 Deskriptive Statistik für zusätzliche HIF-Schwesterlinien (HIF12_001 und einjährige Linien aus 2019) und zusätzliche Merkmale (YLD2, BM, HI).

HEB Familie	Linie	Jahr	N ^{a)}	ELF3-Allele ^{b)}	Merkmal	Mittelwert ^{c)}	SD ^{d)}	Min ^{e)}	Max ^{f)}	CV ^{g)}
01_122	37	2019	4	0	SHO	67,5	1,91	66	70	0,03
01_122	37	2019	4	0	SEL	17,5	1,91	15	19	0,11
01_122	37	2019	4	0	HEA	85	0	85	85	0
01_122	37	2019	4	0	RIP	27,5	2,38	25	30	0,09
01_122	37	2019	4	0	MAT	112,5	2,38	110	115	0,02
01_122	37	2019	4	0	HEI	70,5	4,12	66	76	0,06
01_122	37	2019	4	0	EAR	1103,33	91,33	1000	1213,33	0,08
01_122	37	2019	4	0	GNE	24,38	0,99	23,3	25,7	0,04
01_122	37	2019	4	0	TGW	40,7	0,84	39,9	41,74	0,02
01_122	37	2019	4	0	YLD	109,43	9,64	95,55	117,16	0,09
01_122	37	2019	4	0	YLD2	80,64	14,56	64,41	99,16	0,18
01_122	37	2019	4	0	BM	1163,21	162,94	1009,07	1382,85	0,14
01_122	37	2019	4	0	HI	0,47	0,02	0,43	0,48	0,05
01_122	19	2019	4	2	SHO	67	1,41	66	69	0,02
01_122	19	2019	4	2	SEL	17,75	1,26	16	19	0,07
01_122	19	2019	4	2	HEA	84,75	0,5	84	85	0,01
01_122	19	2019	4	2	RIP	27,25	1,5	26	29	0,06
01_122	19	2019	4	2	MAT	112	1,83	110	114	0,02
01_122	19	2019	4	2	HEI	68,75	3,4	66	73	0,05
01_122	19	2019	4	2	EAR	1080	209,41	853,33	1306,67	0,19
01_122	19	2019	4	2	GNE	24,98	1,88	22,5	26,9	0,08
01_122	19	2019	4	2	TGW	42,72	1,61	41,43	45,07	0,04
01_122	19	2019	4	2	YLD	115,21	24,63	91,21	145,49	0,21
01_122	19	2019	4	2	YLD2	76,33	7,3	66,51	82,35	0,1
01_122	19	2019	4	2	BM	1137,9	104,12	1038,16	1232,09	0,09
01_122	19	2019	4	2	HI	0,45	0,02	0,43	0,48	0,04
01_123	60	2019	4	0	SHO	72,75	2,22	71	76	0,03
01_123	60	2019	4	0	SEL	14,75	2,22	12	17	0,15
01_123	60	2019	4	0	HEA	87,5	1	86	88	0,01
01_123	60	2019	4	0	RIP	26,75	1,71	25	29	0,06
01_123	60	2019	4	0	MAT	114,25	2,5	111	117	0,02
01_123	60	2019	4	0	HEI	69,25	3,4	65	72	0,05
01_123	60	2019	4	0	EAR	1016,67	204,07	840	1306,67	0,2
01_123	60	2019	4	0	GNE	24,02	0,54	23,3	24,6	0,02
01_123	60	2019	4	0	TGW	46,85	2,9	42,74	49,56	0,06
01_123	60	2019	4	0	YLD	114,7	25,47	86,88	148,65	0,22
01_123	60	2019	4	0	YLD2	74,73	13,43	55,73	87	0,18
01_123	60	2019	4	0	BM	1102,42	113,63	947,39	1199,15	0,1
01_123	60	2019	4	0	HI	0,45	0,04	0,4	0,49	0,09
01_123	65	2019	4	2	SHO	73,5	2,89	71	76	0,04
01_123	65	2019	4	2	SEL	13	2,31	11	15	0,18
01_123	65	2019	4	2	HEA	86,5	0,58	86	87	0,01
01_123	65	2019	4	2	RIP	28,25	1,71	26	30	0,06
01_123	65	2019	4	2	MAT	114,75	2,22	112	117	0,02
01_123	65	2019	4	2	HEI	71,5	3,87	68	77	0,05
01_123	65	2019	4	2	EAR	1026,67	126,49	880	1186,67	0,12
01_123	65	2019	4	2	GNE	24,48	1,21	23,1	25,8	0,05
01_123	65	2019	4	2	TGW	47,1	3	44,36	49,82	0,06
01_123	65	2019	4	2	YLD	117,94	12,79	102,47	130,05	0,11
01_123	65	2019	4	2	YLD2	81,04	12,51	66,76	92,13	0,15
01_123	65	2019	4	2	BM	1195,83	136,63	1046,19	1348,86	0,11
01_123	65	2019	4	2	HI	0,46	0,03	0,43	0,49	0,06
02_020	118	2019	4	0	SHO	67,25	1,26	66	69	0,02
02_020	118	2019	4	0	SEL	15,75	1,26	14	17	0,08
02_020	118	2019	4	0	HEA	83	0	83	83	0
02_020	118	2019	4	0	RIP	31	2,58	28	34	0,08
02_020	118	2019	4	0	MAT	114	2,58	111	117	0,02
02_020	118	2019	4	0	HEI	74,75	3,4	70	78	0,05
02_020	118	2019	4	0	EAR	1183,33	207,81	1053,33	1493,33	0,18
02_020	118	2019	4	0	GNE	24	2,52	20,6	26,7	0,11
02_020	118	2019	4	0	TGW	45,74	1,82	43,48	47,34	0,04
02_020	118	2019	4	0	YLD	131,68	38,89	102,16	188,75	0,3
02_020	118	2019	4	0	YLD2	104,71	6,52	97,69	111,58	0,06
02_020	118	2019	4	0	BM	1421,55	107,73	1297,25	1516,55	0,08
02_020	118	2019	4	0	HI	0,5	0,02	0,48	0,52	0,04
02_020	128	2019	4	2	SHO	67	0	67	67	0
02_020	128	2019	4	2	SEL	15,75	0,5	15	16	0,03
02_020	128	2019	4	2	HEA	82,75	0,5	82	83	0,01
02_020	128	2019	4	2	RIP	30,75	2,75	28	34	0,09
02_020	128	2019	4	2	MAT	113,5	3,11	110	117	0,03
02_020	128	2019	4	2	HEI	73,75	5,32	67	80	0,07
02_020	128	2019	4	2	EAR	946,67	98,58	880	1093,33	0,1
02_020	128	2019	4	2	GNE	24,1	1,94	22,3	26,4	0,08
02_020	128	2019	4	2	TGW	45,28	3,25	40,68	47,82	0,07
02_020	128	2019	4	2	YLD	102,65	6,99	94,47	108,55	0,07
02_020	128	2019	4	2	YLD2	104,71	13,58	91,85	122,8	0,13
02_020	128	2019	4	2	BM	1397,7	191,59	1253,53	1660,86	0,14
02_020	128	2019	4	2	HI	0,51	0,01	0,49	0,52	0,03
03_140	207	2019	4	0	YLD2	67,55	10,42	53,81	78,98	0,15
03_140	207	2019	4	0	BM	1228,31	156,73	1011,82	1384,83	0,13
03_140	207	2019	4	0	HI	0,37	0,01	0,36	0,38	0,03
03_140	206	2019	4	2	YLD2	72,94	6,74	63,7	78,12	0,09
03_140	206	2019	4	2	BM	1336,06	102,75	1190,65	1417,18	0,08
03_140	206	2019	4	2	HI	0,37	0,01	0,36	0,38	0,02
03_140	207	2020	6	0	YLD2	16,31	1,64	14,83	18,47	10,06

HEB Familie	Linie	Jahr	N ^{a)}	ELF3-Allele ^{b)}	Merkmal	Mittelwert ^{c)}	SD ^{d)}	Min ^{e)}	Max ^{f)}	CV ^{g)}
03_140	206	2020	6	2	YLD2	11,13	3,29	7,85	15,77	29,57
06_116	317	2019	4	0	SHO	62,75	0,5	62	63	0,01
06_116	317	2019	4	0	SEL	20	0,82	19	21	0,04
06_116	317	2019	4	0	HEA	82,75	0,96	82	84	0,01
06_116	317	2019	4	0	RIP	33	0,82	32	34	0,02
06_116	317	2019	4	0	MAT	115,75	0,5	115	116	0
06_116	317	2019	4	0	HEI	90,75	2,63	88	93	0,03
06_116	317	2019	4	0	EAR	973,33	234,25	706,67	1253,33	0,24
06_116	317	2019	4	0	GNE	21,3	0,4	20,7	21,5	0,02
06_116	317	2019	4	0	TGW	38,23	1,81	35,65	39,72	0,05
06_116	317	2019	4	0	YLD	79,06	17,89	56,08	96,06	0,23
06_116	317	2019	4	0	YLD2	57,61	26,51	18,45	76,38	0,46
06_116	317	2019	4	0	BM	1145,2	74,24	1050,28	1225,18	0,06
06_116	317	2019	4	0	HI	0,34	0,16	0,11	0,42	0,46
06_116	299	2019	4	2	SHO	64,25	1,89	63	67	0,03
06_116	299	2019	4	2	SEL	18,75	1,71	17	21	0,09
06_116	299	2019	4	2	HEA	83	1,15	82	84	0,01
06_116	299	2019	4	2	RIP	32,5	1	32	34	0,03
06_116	299	2019	4	2	MAT	115,5	1	114	116	0,01
06_116	299	2019	4	2	HEI	92,75	2,63	90	95	0,03
06_116	299	2019	4	2	EAR	1160	203,38	933,33	1400	0,18
06_116	299	2019	4	2	GNE	22,02	0,57	21,2	22,5	0,03
06_116	299	2019	4	2	TGW	40,76	1,95	38,26	42,85	0,05
06_116	299	2019	4	2	YLD	103,71	15,62	85,68	119,55	0,15
06_116	299	2019	4	2	YLD2	63,29	7,24	54,94	72,31	0,11
06_116	299	2019	4	2	BM	1019,52	90,09	906,13	1123,39	0,09
06_116	299	2019	4	2	HI	0,42	0,01	0,41	0,43	0,03
06_122	352	2019	4	0	SHO	55,75	1,5	55	58	0,03
06_122	352	2019	4	0	SEL	15,75	1,5	14	17	0,1
06_122	352	2019	4	0	HEA	71,5	1,73	69	73	0,02
06_122	352	2019	4	0	RIP	34,75	1,71	33	37	0,05
06_122	352	2019	4	0	MAT	106,25	2,5	103	109	0,02
06_122	352	2019	4	0	HEI	97,75	5,38	92	105	0,06
06_122	352	2019	4	0	EAR	1160	228,1	920	1466,67	0,2
06_122	352	2019	4	0	GNE	18,35	0,85	17,4	19,4	0,05
06_122	352	2019	4	0	TGW	41,15	1,33	39,63	42,72	0,03
06_122	352	2019	4	0	YLD	87,83	19,86	68,97	115,49	0,23
06_122	352	2019	4	0	YLD2	62,33	13,69	44,04	74,89	0,22
06_122	352	2019	4	0	BM	1046,9	193,49	789,21	1256,31	0,18
06_122	352	2019	4	0	HI	0,4	0,03	0,38	0,43	0,06
06_122	356	2019	4	2	SHO	55,75	1,5	55	58	0,03
06_122	356	2019	4	2	SEL	12,5	1	11	13	0,08
06_122	356	2019	4	2	HEA	68,25	2,06	66	71	0,03
06_122	356	2019	4	2	RIP	37,25	2,63	35	41	0,07
06_122	356	2019	4	2	MAT	105,5	2,89	102	109	0,03
06_122	356	2019	4	2	HEI	88,25	4,79	82	92	0,05
06_122	356	2019	4	2	EAR	1096,67	176,34	933,33	1346,67	0,16
06_122	356	2019	4	2	GNE	18,4	0,5	17,8	18,9	0,03
06_122	356	2019	4	2	TGW	39,88	1,59	37,57	41,02	0,04
06_122	356	2019	4	2	YLD	80,81	16,43	68,12	104,4	0,2
06_122	356	2019	4	2	YLD2	71,37	11,11	54,97	79,43	0,16
06_122	356	2019	4	2	BM	1081,53	156,97	872,36	1212,58	0,15
06_122	356	2019	4	2	HI	0,45	0,02	0,43	0,48	0,05
07_020	416	2019	4	0	YLD2	90,55	13,73	78,22	105,23	0,15
07_020	416	2019	4	0	BM	1240,95	200,14	1022,23	1460,3	0,16
07_020	416	2019	4	0	HI	0,49	0,02	0,47	0,52	0,04
07_020	425	2019	4	2	YLD2	97,84	14,11	85,01	111,72	0,14
07_020	425	2019	4	2	BM	1311,95	173,32	1138,84	1461,43	0,13
07_020	425	2019	4	2	HI	0,5	0,01	0,49	0,52	0,02
07_020	416	2020	6	0	YLD2	21,43	1,48	19,20	23,53	6,89
07_020	425	2020	6	2	YLD2	21,43	2,80	17,54	24,67	13,06
10_003	482	2019	4	0	YLD2	61,09	10,06	53,15	75,72	0,16
10_003	482	2019	4	0	BM	941,46	121,72	856,57	1121,77	0,13
10_003	482	2019	4	0	HI	0,44	0,03	0,4	0,46	0,06
10_003	477	2019	4	2	YLD2	60,07	7,04	51,16	67,97	0,12
10_003	477	2019	4	2	BM	920,47	99,04	816,1	1042,12	0,11
10_003	477	2019	4	2	HI	0,44	0,01	0,42	0,46	0,03
10_003	482	2020	6	0	YLD2	13,89	3,28	9,10	18,63	23,62
10_003	477	2020	6	2	YLD2	11,12	1,13	9,57	12,64	10,12
10_190	561	2019	4	0	YLD2	35,7	6,28	26,86	40,51	0,18
10_190	561	2019	4	0	BM	660,71	207,51	444,48	931,95	0,31
10_190	561	2019	4	0	HI	0,38	0,06	0,29	0,42	0,16
10_190	557	2019	4	2	YLD2	49,03	4,37	44,56	53,55	0,09
10_190	557	2019	4	2	BM	723,94	63,04	645,15	786,15	0,09
10_190	557	2019	4	2	HI	0,46	0,01	0,44	0,47	0,02
10_190	561	2020	6	0	YLD2	20,53	2,04	17,59	22,90	9,93
10_190	557	2020	6	2	YLD2	17,12	2,33	13,47	19,57	13,58
11_025	592	2019	4	0	SHO	61,5	1,73	60	63	0,03
11_025	592	2019	4	0	SEL	22	1,41	20	23	0,06
11_025	592	2019	4	0	HEA	83,5	1	83	85	0,01
11_025	592	2019	4	0	RIP	30	1,63	28	32	0,05
11_025	592	2019	4	0	MAT	113,5	1,91	111	115	0,02
11_025	592	2019	4	0	HEI	95,75	4,35	90	100	0,05
11_025	592	2019	4	0	EAR	1176,67	161,61	1013,33	1400	0,14
11_025	592	2019	4	0	GNE	6,3	1,75	4,4	8,6	0,28
11_025	592	2019	4	0	TGW	46,88	3,01	44,23	50,08	0,06
11_025	592	2019	4	0	YLD	34,41	10	28,68	49,39	0,29
11_025	592	2019	4	0	YLD2	39,77	6,97	32,29	49,08	0,18
11_025	592	2019	4	0	BM	1149,45	71,41	1059,19	1222,32	0,06

HEB Familie	Linie	Jahr	N ^{a)}	ELF3-Allele ^{b)}	Merkmal	Mittelwert ^{c)}	SD ^{d)}	Min ^{e)}	Max ^{f)}	CV ^{g)}
11_025	592	2019	4	0	HI	0,23	0,03	0,21	0,27	0,12
11_025	597	2019	4	2	SHO	61,75	1,26	60	63	0,02
11_025	597	2019	4	2	SEL	21,25	1,26	20	23	0,06
11_025	597	2019	4	2	HEA	83	0	83	83	0
11_025	597	2019	4	2	RIP	30	2	27	31	0,07
11_025	597	2019	4	2	MAT	113	2	110	114	0,02
11_025	597	2019	4	2	HEI	98,75	3,4	94	102	0,03
11_025	597	2019	4	2	EAR	1196,67	220,27	1000	1506,67	0,18
11_025	597	2019	4	2	GNE	8,38	1,5	6,6	10,2	0,18
11_025	597	2019	4	2	TGW	45,3	2,97	41,13	47,83	0,07
11_025	597	2019	4	2	YLD	45,15	11,08	37,46	61,54	0,25
11_025	597	2019	4	2	YLD2	46,06	8,39	33,77	51,43	0,18
11_025	597	2019	4	2	BM	1204,81	140,48	1006,88	1327,98	0,12
11_025	597	2019	4	2	HI	0,26	0,02	0,23	0,27	0,08
12_001	662	2019	4	0	SHO	66,75	2,22	65	70	3,32
12_001	662	2019	4	0	SHOGDD	613,19	23,61	592,55	647,2	3,85
12_001	662	2019	4	0	SELdays	15,75	1,89	13	17	12,02
12_001	662	2019	4	0	SEL	196,54	18,88	170,2	210,9	9,6
12_001	662	2019	4	0	HEA	82,5	0,58	82	83	0,7
12_001	662	2019	4	0	HEAGDD	809,72	8,86	802,05	817,4	1,09
12_001	662	2019	4	0	RIP	30,5	1,29	29	32	4,23
12_001	662	2019	4	0	RIPGDD	614,6	32,22	580,1	649,1	5,24
12_001	662	2019	4	0	MATdays	113	1,15	112	114	1,02
12_001	662	2019	4	0	MAT	1424,33	30,97	1397,5	1451,15	2,17
12_001	662	2019	4	0	HEI	96,75	1,89	94	98	1,96
12_001	662	2019	4	0	EAR	950	125,73	800	1066,67	13,23
12_001	662	2019	4	0	GNE	17,3	2,92	14,7	20,3	16,86
12_001	662	2019	4	0	TGW	53,03	2,38	49,48	54,53	4,49
12_001	662	2019	4	0	YLD	87,2	19,44	64,98	112,26	22,29
12_001	662	2019	4	0	YLD2	76,34	2,14	73,79	78,64	0,03
12_001	662	2019	4	0	BM	1363,05	32,3	1330,09	1400,97	0,02
12_001	662	2019	4	0	HI	0,38	0,01	0,37	0,39	0,01
12_001	675	2019	4	2	SHO	68,25	1,5	67	70	2,2
12_001	675	2019	4	2	SHOGDD	630,34	14,36	618,4	647,2	2,28
12_001	675	2019	4	2	SELdays	16,75	1,5	15	18	8,96
12_001	675	2019	4	2	SEL	218,56	14,36	201,7	230,5	6,57
12_001	675	2019	4	2	HEA	85	0	85	85	0
12_001	675	2019	4	2	HEAGDD	848,9	0	848,9	848,9	0
12_001	675	2019	4	2	RIP	28,25	1,71	26	30	6,04
12_001	675	2019	4	2	RIPGDD	581,2	41,76	526,05	622,4	7,19
12_001	675	2019	4	2	MATdays	113,25	1,71	111	115	1,51
12_001	675	2019	4	2	MAT	1430,1	41,76	1374,95	1471,3	2,92
12_001	675	2019	4	2	HEI	94,25	3,77	89	98	4
12_001	675	2019	4	2	EAR	876,67	144,99	666,67	973,33	16,54
12_001	675	2019	4	2	GNE	19,4	0,47	19,1	20,1	2,42
12_001	675	2019	4	2	TGW	46,19	0,23	46	46,48	0,49
12_001	675	2019	4	2	YLD	78,62	13,41	58,6	86,45	17,06
12_001	675	2019	4	2	YLD2	71,83	12,52	54,59	84,07	0,17
12_001	675	2019	4	2	BM	1254,9	169,9	1027,64	1432,84	0,14
12_001	675	2019	4	2	HI	0,38	0,02	0,36	0,4	0,05
12_001	662	2020	6	0	SHO	58,33	1,51	57	61	2,58
12_001	662	2020	6	0	SHOGDD	539,78	21,36	522,35	579,15	3,96
12_001	662	2020	6	0	SELdays	12,67	1,51	10	14	11,89
12_001	662	2020	6	0	SEL	185,39	21,56	146,1	204,65	11,63
12_001	662	2020	6	0	HEA	71,00	0,63	70	72	0,89
12_001	662	2020	6	0	HEAGDD	725,18	8,52	711,55	738,5	1,18
12_001	662	2020	6	0	RIP	36,83	2,23	34	40	6,05
12_001	662	2020	6	0	RIPGDD	684,52	41,02	629,05	739	5,99
12_001	662	2020	6	0	MATdays	107,83	2,14	105	111	1,98
12_001	662	2020	6	0	MAT	1409,70	40,11	1354,3	1464,25	2,84
12_001	662	2020	6	0	HEI	69,00	7,77	58	78	11,26
12_001	662	2020	6	0	EAR	520,00	129	400	720	24,81
12_001	662	2020	6	0	GNE	14,50	1,43	12,6	16,6	9,87
12_001	662	2020	6	0	TGW	51,63	3,87	47,85	57,64	7,49
12_001	662	2020	6	0	YLD	39,07	10,79	24,12	53,93	27,61
12_001	662	2020	6	0	YLD2	15,84	2,37	12,74	18,79	14,99
12_001	675	2020	6	2	SHO	59,17	1,6	57	61	2,71
12_001	675	2020	6	2	SHOGDD	551,47	23,36	522,35	579,15	4,24
12_001	675	2020	6	2	SELdays	13,50	2,07	10	15	15,36
12_001	675	2020	6	2	SEL	197,72	31,09	146,1	222,55	15,73
12_001	675	2020	6	2	HEA	72,67	1,21	71	74	1,67
12_001	675	2020	6	2	HEAGDD	749,18	18,23	725,25	769,7	2,43
12_001	675	2020	6	2	RIP	35,67	3,08	33	41	8,63
12_001	675	2020	6	2	RIPGDD	670,03	52,2	619,7	757,55	7,79
12_001	675	2020	6	2	MATdays	108,33	2,07	106	112	1,91
12_001	675	2020	6	2	MAT	1419,22	37,64	1373,15	1482,8	2,65
12_001	675	2020	6	2	HEI	69,00	8,07	55	79	11,7
12_001	675	2020	6	2	EAR	464,44	97,04	320	560	20,89
12_001	675	2020	6	2	GNE	16,97	1,26	15,6	18,3	7,45
12_001	675	2020	6	2	TGW	46,67	2,44	43,7	49,29	5,23
12_001	675	2020	6	2	YLD	37,07	9,75	22,66	49,96	26,31
12_001	675	2020	6	2	YLD2	20,26	3,18	17,38	24,93	15,69
12_111	717	2019	4	0	YLD2	69,67	9,27	59,94	81,17	0,13
12_111	717	2019	4	0	BM	1238,41	91,33	1133,85	1356,67	0,07
12_111	717	2019	4	0	HI	0,38	0,03	0,36	0,4	0,07
12_111	723	2019	4	2	YLD2	64,54	5,65	57,63	70,88	0,09
12_111	723	2019	4	2	BM	1152,8	60,89	1097,39	1234,55	0,05
12_111	723	2019	4	2	HI	0,38	0,02	0,35	0,39	0,05
12_111	717	2020	6	0	YLD2	15,24	3,40	12,28	21,76	22,32

HEB Familie	Linie	Jahr	N ^{a)}	ELF3-Allele ^{b)}	Merkmal	Mittelwert ^{c)}	SD ^{d)}	Min ^{e)}	Max ^{f)}	CV ^{g)}
12_111	723	2020	6	2	YLD2	16,16	1,65	14,36	18,94	10,18
12_154	755	2019	4	0	YLD2	92,56	10,19	83,62	107,21	0,11
12_154	755	2019	4	0	BM	1262,94	112,99	1163,52	1425,16	0,09
12_154	755	2019	4	0	HI	0,49	0,01	0,49	0,51	0,02
12_154	776	2019	4	2	YLD2	81,71	5,25	76,52	88,45	0,06
12_154	776	2019	4	2	BM	1175,75	56,3	1112,16	1249,35	0,05
12_154	776	2019	4	2	HI	0,47	0,01	0,45	0,48	0,03
12_154	755	2020	6	0	YLD2	13,32	0,72	12,17	14,20	5,43
12_154	776	2020	6	2	YLD2	6,56	2,45	2,33	8,47	37,31
14_136	825	2019	4	0	SHO	62,25	0,5	62	63	0,01
14_136	825	2019	4	0	SEL	21,5	0,58	21	22	0,03
14_136	825	2019	4	0	HEA	83,75	0,5	83	84	0,01
14_136	825	2019	4	0	RIP	29	0,82	28	30	0,03
14_136	825	2019	4	0	MAT	112,75	0,5	112	113	0
14_136	825	2019	4	0	HEI	100,75	5,12	94	106	0,05
14_136	825	2019	4	0	EAR	810	36,72	773,33	853,33	0,05
14_136	825	2019	4	0	GNE	24,42	1,15	23,1	25,9	0,05
14_136	825	2019	4	0	TGW	49	3,11	44,87	52,31	0,06
14_136	825	2019	4	0	YLD	96,76	5,26	89,87	100,92	0,05
14_136	825	2019	4	0	YLD2	62,12	9,71	52,56	74,69	0,16
14_136	825	2019	4	0	BM	1257,48	194,33	1065,12	1473,16	0,15
14_136	825	2019	4	0	HI	0,33	0,01	0,32	0,34	0,03
14_136	802	2019	4	2	SHO	61,25	0,96	60	62	0,02
14_136	802	2019	4	2	SEL	21,25	1,26	20	23	0,06
14_136	802	2019	4	2	HEA	82,5	0,58	82	83	0,01
14_136	802	2019	4	2	RIP	29,5	1,73	27	31	0,06
14_136	802	2019	4	2	MAT	112	1,41	110	113	0,01
14_136	802	2019	4	2	HEI	97,25	5,62	90	103	0,06
14_136	802	2019	4	2	EAR	760	80,74	653,33	840	0,11
14_136	802	2019	4	2	GNE	23,25	1,36	21,9	24,7	0,06
14_136	802	2019	4	2	TGW	47,34	5,26	40,18	52,84	0,11
14_136	802	2019	4	2	YLD	83,94	15,56	63,26	97,2	0,19
14_136	802	2019	4	2	YLD2	57,86	4,26	51,79	61,63	0,07
14_136	802	2019	4	2	BM	1205,78	104,26	1068,29	1289,9	0,09
14_136	802	2019	4	2	HI	0,32	0,01	0,31	0,34	0,04
15_052	851	2019	4	0	SHO	70,5	1,73	68	72	0,02
15_052	851	2019	4	0	SEL	11,75	1,5	11	14	0,13
15_052	851	2019	4	0	HEA	82,25	0,5	82	83	0,01
15_052	851	2019	4	0	RIP	29	0,82	28	30	0,03
15_052	851	2019	4	0	MAT	111,25	0,5	111	112	0
15_052	851	2019	4	0	HEI	62	3,16	59	66	0,05
15_052	851	2019	4	0	EAR	1420	365,88	1146,67	1946,67	0,26
15_052	851	2019	4	0	GNE	21,55	0,96	20,7	22,9	0,04
15_052	851	2019	4	0	TGW	39,69	3,09	35,36	42,54	0,08
15_052	851	2019	4	0	YLD	121,76	33,51	85,55	165,25	0,28
15_052	851	2019	4	0	YLD2	72,66	12,45	58,48	84,62	0,17
15_052	851	2019	4	0	BM	1081,04	127,1	939,4	1247,38	0,12
15_052	851	2019	4	0	HI	0,45	0,04	0,42	0,51	0,09
15_052	856	2019	4	2	SHO	70	2,16	67	72	0,03
15_052	856	2019	4	2	SEL	11,5	1,29	10	13	0,11
15_052	856	2019	4	2	HEA	81,5	1,29	80	83	0,02
15_052	856	2019	4	2	RIP	29,5	1,73	28	32	0,06
15_052	856	2019	4	2	MAT	111	0,82	110	112	0,01
15_052	856	2019	4	2	HEI	60,75	2,87	59	65	0,05
15_052	856	2019	4	2	EAR	1220	103,57	1093,33	1333,33	0,08
15_052	856	2019	4	2	GNE	20,65	1,62	18,7	22,3	0,08
15_052	856	2019	4	2	TGW	37,54	1,92	34,92	39,51	0,05
15_052	856	2019	4	2	YLD	94,66	13,09	82,71	111,8	0,14
15_052	856	2019	4	2	YLD2	73,22	9,58	59,29	79,69	0,13
15_052	856	2019	4	2	BM	1077,45	120,77	914,51	1203,63	0,11
15_052	856	2019	4	2	HI	0,46	0,03	0,44	0,5	0,06
15_053	890	2019	4	0	SHO	70,25	3,3	66	74	0,05
15_053	890	2019	4	0	SEL	14,75	2,5	12	18	0,17
15_053	890	2019	4	0	HEA	85	1,15	84	86	0,01
15_053	890	2019	4	0	RIP	28	0,82	27	29	0,03
15_053	890	2019	4	0	MAT	113	0,82	112	114	0,01
15_053	890	2019	4	0	HEI	67	3,92	63	72	0,06
15_053	890	2019	4	0	EAR	906,67	280,32	533,33	1213,33	0,31
15_053	890	2019	4	0	GNE	24,45	1,62	22,4	25,8	0,07
15_053	890	2019	4	0	TGW	43,81	1,39	42,34	45,37	0,03
15_053	890	2019	4	0	YLD	98,18	35,06	53,97	139,46	0,36
15_053	890	2019	4	0	YLD2	82,75	6,07	73,69	86,52	0,07
15_053	890	2019	4	0	BM	1223,89	70,11	1121,3	1274,99	0,06
15_053	890	2019	4	0	HI	0,46	0,01	0,44	0,47	0,02
15_053	904	2019	4	2	SHO	71,75	2,5	69	75	0,03
15_053	904	2019	4	2	SEL	13	2,45	10	16	0,19
15_053	904	2019	4	2	HEA	84,75	0,5	84	85	0,01
15_053	904	2019	4	2	RIP	27,75	0,5	27	28	0,02
15_053	904	2019	4	2	MAT	112,5	0,58	112	113	0,01
15_053	904	2019	4	2	HEI	67,5	2,89	65	70	0,04
15_053	904	2019	4	2	EAR	1043,33	248,34	746,67	1280	0,24
15_053	904	2019	4	2	GNE	23,12	0,93	22,1	24,3	0,04
15_053	904	2019	4	2	TGW	44,16	0,88	43,37	45,08	0,02
15_053	904	2019	4	2	YLD	106,34	24,98	78,69	133,49	0,23
15_053	904	2019	4	2	YLD2	77,16	1,26	75,33	78,09	0,02
15_053	904	2019	4	2	BM	1183,05	43,4	1141,83	1225,9	0,04
15_053	904	2019	4	2	HI	0,44	0,01	0,43	0,46	0,03
15_082	945	2019	4	0	SHO	64,25	0,96	63	65	0,01
15_082	945	2019	4	0	SEL	14	1,41	13	16	0,1

HEB Familie	Linie	Jahr	N ^{a)}	ELF3-Allele ^{b)}	Merkmal	Mittelwert ^{c)}	SD ^{d)}	Min ^{e)}	Max ^{f)}	CV ^{g)}
15_082	945	2019	4	0	HEA	78,25	0,5	78	79	0,01
15_082	945	2019	4	0	RIP	32,25	0,5	32	33	0,02
15_082	945	2019	4	0	MAT	110,5	0,58	110	111	0,01
15_082	945	2019	4	0	HEI	66,5	1,73	65	69	0,03
15_082	945	2019	4	0	EAR	990	231,04	693,33	1173,33	0,23
15_082	945	2019	4	0	GNE	22,55	0,81	21,8	23,7	0,04
15_082	945	2019	4	0	TGW	39,71	1,13	38,6	41	0,03
15_082	945	2019	4	0	YLD	88,24	18,73	63,43	103,11	0,21
15_082	945	2019	4	0	YLD2	77,53	4,34	72,79	82,08	0,06
15_082	945	2019	4	0	BM	1165,68	65,96	1093,54	1231,72	0,06
15_082	945	2019	4	0	HI	0,45	0	0,45	0,45	0
15_082	951	2019	4	2	SHO	62,75	0,5	62	63	0,01
15_082	951	2019	4	2	SEL	14,75	0,96	14	16	0,06
15_082	951	2019	4	2	HEA	77,5	0,58	77	78	0,01
15_082	951	2019	4	2	RIP	33	0,82	32	34	0,02
15_082	951	2019	4	2	MAT	110,5	1	110	112	0,01
15_082	951	2019	4	2	HEI	62,75	3,4	60	67	0,05
15_082	951	2019	4	2	EAR	1133,33	289,06	773,33	1386,67	0,26
15_082	951	2019	4	2	GNE	21,32	0,66	20,9	22,3	0,03
15_082	951	2019	4	2	TGW	37,09	2,67	33,72	40,11	0,07
15_082	951	2019	4	2	YLD	89,07	21,38	65,14	109,96	0,24
15_082	951	2019	4	2	YLD2	68,38	7,53	61,29	75,52	0,11
15_082	951	2019	4	2	BM	1040,83	112,77	933,88	1157,1	0,11
15_082	951	2019	4	2	HI	0,44	0	0,44	0,45	0,01
16_105	967	2019	4	0	YLD2	80,16	11,97	63,61	91,34	0,15
16_105	967	2019	4	0	BM	1225,34	143,11	1047,57	1351,58	0,12
16_105	967	2019	4	0	HI	0,44	0,02	0,41	0,46	0,05
16_105	959	2019	4	2	YLD2	32,82	5,89	25,09	38,45	0,18
16_105	959	2019	4	2	BM	794,13	98,21	683,64	907,3	0,12
16_105	959	2019	4	2	HI	0,28	0,02	0,25	0,29	0,07
16_105	967	2020	0	0	YLD2					
16_105	959	2020	0	2	YLD2					
17_041	1000	2019	4	0	YLD2	58,82	3,69	55,14	62,75	0,06
17_041	1000	2019	4	0	BM	1076,55	64,33	999,38	1153,52	0,06
17_041	1000	2019	4	0	HI	0,37	0,01	0,36	0,39	0,04
17_041	1006	2019	4	2	YLD2	93,01	10,07	79,71	104,14	0,11
17_041	1006	2019	4	2	BM	1342,26	126,65	1184,79	1483,21	0,09
17_041	1006	2019	4	2	HI	0,47	0,01	0,45	0,48	0,03
17_041	1000	2020	0	0	YLD2					
17_041	1006	2020	0	2	YLD2					
18_062	1062	2019	4	0	YLD2	78,3	8,66	67,79	88,26	0,11
18_062	1062	2019	4	0	BM	1257,17	151,87	1062,29	1427,76	0,12
18_062	1062	2019	4	0	HI	0,42	0,01	0,41	0,43	0,02
18_062	1074	2019	4	2	YLD2	79,24	4,94	73,6	85,24	0,06
18_062	1074	2019	4	2	BM	1240,46	82,39	1159,83	1353,84	0,07
18_062	1074	2019	4	2	HI	0,43	0,01	0,42	0,44	0,01
18_062	1062	2020	5	0	YLD2	11,59	2,02	8,42	13,94	17,45
18_062	1074	2020	6	2	YLD2	8,73	1,71	6,86	11,86	19,65
21_040	1111	2019	4	0	YLD2	74,06	7,28	68,79	84,73	0,1
21_040	1111	2019	4	0	BM	1223,27	121,11	1117,49	1397,74	0,1
21_040	1111	2019	4	0	HI	0,41	0,01	0,39	0,42	0,03
21_040	1084	2019	4	2	YLD2	65,02	8,73	56,27	76,94	0,13
21_040	1084	2019	4	2	BM	1088,06	120,99	977,04	1258,74	0,11
21_040	1084	2019	4	2	HI	0,4	0,02	0,39	0,42	0,04
21_040	1111	2020	5	0	YLD2	8,59	3,45	5,56	14,31	40,10
21_040	1084	2020	6	2	YLD2	6,60	1,78	4,98	9,83	26,92
22_040	1166	2019	4	0	SHO	64	1,41	63	66	0,02
22_040	1166	2019	4	0	SEL	13,5	1	12	14	0,07
22_040	1166	2019	4	0	HEA	77,5	0,58	77	78	0,01
22_040	1166	2019	4	0	RIP	32,75	1,26	31	34	0,04
22_040	1166	2019	4	0	MAT	110,25	1,26	109	112	0,01
22_040	1166	2019	4	0	HEI	66	1,83	64	68	0,03
22_040	1166	2019	4	0	EAR	970	120,43	866,67	1133,33	0,12
22_040	1166	2019	4	0	GNE	16,82	1,48	15,5	18,3	0,09
22_040	1166	2019	4	0	TGW	47,47	3,43	43,18	51,58	0,07
22_040	1166	2019	4	0	YLD	78,1	18,25	65,74	104,64	0,23
22_040	1166	2019	4	0	YLD2	85,98	10,89	74,84	98,52	0,13
22_040	1166	2019	4	0	BM	1216,77	115,18	1081,65	1349,23	0,09
22_040	1166	2019	4	0	HI	0,48	0,02	0,46	0,49	0,04
22_040	1159	2019	4	2	SHO	63,5	1	63	65	0,02
22_040	1159	2019	4	2	SEL	13	1,63	11	15	0,13
22_040	1159	2019	4	2	HEA	76,5	1	76	78	0,01
22_040	1159	2019	4	2	RIP	33,5	0,58	33	34	0,02
22_040	1159	2019	4	2	MAT	110	1,41	109	112	0,01
22_040	1159	2019	4	2	HEI	67,25	2,5	64	70	0,04
22_040	1159	2019	4	2	EAR	1150	319,33	853,33	1586,67	0,28
22_040	1159	2019	4	2	GNE	16	1,28	14,1	16,9	0,08
22_040	1159	2019	4	2	TGW	47,07	3,13	43,27	50,94	0,07
22_040	1159	2019	4	2	YLD	88,36	34,08	56,77	136,59	0,39
22_040	1159	2019	4	2	YLD2	82,02	11,73	64,67	89,22	0,14
22_040	1159	2019	4	2	BM	1194,15	101,07	1055,02	1288,3	0,08
22_040	1159	2019	4	2	HI	0,46	0,03	0,41	0,48	0,07
23_025	1206	2019	4	0	SHO	73,5	2,52	70	76	0,03
23_025	1206	2019	4	0	SEL	10	2,58	7	13	0,26
23_025	1206	2019	4	0	HEA	83,5	1	83	85	0,01
23_025	1206	2019	4	0	RIP	30,5	1	29	31	0,03
23_025	1206	2019	4	0	MAT	114	0	114	114	0
23_025	1206	2019	4	0	HEI	67,75	2,22	66	71	0,03
23_025	1206	2019	4	0	EAR	993,33	114,44	893,33	1133,33	0,12

HEB Familie	Linie	Jahr	N ^{a)}	ELF3-Allele ^{b)}	Merkmal	Mittelwert ^{c)}	SD ^{d)}	Min ^{e)}	Max ^{f)}	CV ^{g)}
23_025	1206	2019	4	0	GNE	21,8	1,35	20,4	23,1	0,06
23_025	1206	2019	4	0	TGW	45,45	1,25	43,93	47	0,03
23_025	1206	2019	4	0	YLD	98,51	13,96	83,97	112,91	0,14
23_025	1206	2019	4	0	YLD2	75,89	11,1	61,19	87,17	0,15
23_025	1206	2019	4	0	BM	1112,36	134,91	935,88	1255,01	0,12
23_025	1206	2019	4	0	HI	0,46	0,03	0,43	0,51	0,07
23_025	1202	2019	4	2	SHO	72,5	1,73	71	75	0,02
23_025	1202	2019	4	2	SEL	10,75	1,89	8	12	0,18
23_025	1202	2019	4	2	HEA	83,25	0,5	83	84	0,01
23_025	1202	2019	4	2	RIP	30,75	0,96	30	32	0,03
23_025	1202	2019	4	2	MAT	114	0,82	113	115	0,01
23_025	1202	2019	4	2	HEI	69	2,58	66	72	0,04
23_025	1202	2019	4	2	EAR	1030	289,34	680	1373,33	0,28
23_025	1202	2019	4	2	GNE	21,5	1,06	20,4	22,9	0,05
23_025	1202	2019	4	2	TGW	44,95	1,43	43,63	46,93	0,03
23_025	1202	2019	4	2	YLD	99,07	25,14	64,08	123,94	0,25
23_025	1202	2019	4	2	YLD2	79,55	8,71	70,85	91,44	0,11
23_025	1202	2019	4	2	BM	1157,24	88,51	1058,29	1271,43	0,08
23_025	1202	2019	4	2	HI	0,46	0,02	0,45	0,49	0,03
23_036	1236	2019	4	0	SHO	72	3,16	68	75	0,04
23_036	1236	2019	4	0	SEL	15	2,94	12	18	0,2
23_036	1236	2019	4	0	HEA	87	0,82	86	88	0,01
23_036	1236	2019	4	0	RIP	27	2,16	24	29	0,08
23_036	1236	2019	4	0	MAT	114	2,94	110	117	0,03
23_036	1236	2019	4	0	HEI	78	6,27	70	85	0,08
23_036	1236	2019	4	0	EAR	760	238,27	466,67	973,33	0,31
23_036	1236	2019	4	0	GNE	26,48	1,07	25,3	27,9	0,04
23_036	1236	2019	4	0	TGW	43,48	3,33	38,64	46,17	0,08
23_036	1236	2019	4	0	YLD	86,61	24,43	54,38	106,19	0,28
23_036	1236	2019	4	0	YLD2	40,85	4,2	37,53	46,8	0,1
23_036	1236	2019	4	0	BM	991,74	136,47	848,01	1177,04	0,14
23_036	1236	2019	4	0	HI	0,28	0,03	0,26	0,32	0,11
23_036	1218	2019	4	2	SHO	71	3,74	67	76	0,05
23_036	1218	2019	4	2	SEL	15	3,56	10	18	0,24
23_036	1218	2019	4	2	HEA	86	0,82	85	87	0,01
23_036	1218	2019	4	2	RIP	27,75	2,06	25	30	0,07
23_036	1218	2019	4	2	MAT	113,75	2,87	110	117	0,03
23_036	1218	2019	4	2	HEI	76,75	4,86	72	83	0,06
23_036	1218	2019	4	2	EAR	936,67	237,61	693,33	1253,33	0,25
23_036	1218	2019	4	2	GNE	22,4	1,31	21,1	24,2	0,06
23_036	1218	2019	4	2	TGW	44,97	5,44	36,86	48,47	0,12
23_036	1218	2019	4	2	YLD	95,44	34,69	73,04	147,01	0,36
23_036	1218	2019	4	2	YLD2	38,77	16,14	26,43	62,12	0,42
23_036	1218	2019	4	2	BM	982,1	105,51	854,98	1102,75	0,11
23_036	1218	2019	4	2	HI	0,26	0,08	0,21	0,38	0,31
25_002 BC2	1320	2019	4	0	YLD2	78,58	9,73	70,05	91,83	0,12
25_002 BC2	1320	2019	4	0	BM	1283,48	103,36	1197,7	1408,57	0,08
25_002 BC2	1320	2019	4	0	HI	0,41	0,02	0,39	0,44	0,05
25_002 BC2	1336	2019	4	2	YLD2	66,2	5,93	59,03	71,81	0,09
25_002 BC2	1336	2019	4	2	BM	1086,68	80,94	996,48	1159	0,07
25_002 BC2	1336	2019	4	2	HI	0,41	0,01	0,4	0,42	0,02
25_002 BC2	1320	2020	6	0	YLD2	19,69	1,87	17,28	22,48	9,52
25_002 BC2	1336	2020	6	2	YLD2	17,46	1,58	15,19	19,41	9,06

Tabelle A10 ANOVA-Ergebnisse phänotypischer Daten für Genotyp, Jahr, Genotyp×Jahr-Interaktion.

Merkmal	Varianzkomponente	DF	F-Wert	p-Wert	sig, Level
SHO	Line	24	78,58	<,0001	***
SHO	Year	1	3162,27	<,0001	***
SHO	Line*Year	24	6,06	<,0001	***
SHOGDD	Line	24	66,58	<,0001	***
SHOGDD	Year	1	1645,6	<,0001	***
SHOGDD	Line*Year	24	5,78	<,0001	***
SEL	Line	24	10,54	<,0001	***
SEL	Year	1	6,29	0,0128	*
SEL	Line*Year	24	4,27	<,0001	***
SELGDD	Line	24	9,87	<,0001	***
SELGDD	Year	1	15,43	0,0001	***
SELGDD	Year*Line	24	3,02	<,0001	***
HEA	Line	24	85,07	<,0001	***
HEA	Year	1	5403,07	<,0001	***
HEA	Year*Line	24	6,86	<,0001	***
HEAGDD	Line	24	82,13	<,0001	***
HEAGDD	Year	1	1213,54	<,0001	***
HEAGDD	Line*Year	24	7,76	<,0001	***
RIP	Line	24	11,3	<,0001	***
RIP	Year	1	536,57	<,0001	***
RIP	Year*Line	24	1,89	0,0093	**
RIPGDD	Line	24	7,77	<,0001	***
RIPGDD	Year	1	186,48	<,0001	***
RIPGDD	Line*Year	24	1,81	0,0142	*
MATdays	Line	24	14,63	<,0001	***
MATdays	Year	1	431,7	<,0001	***

Merkmal	Varianzkomponente	DF	F-Wert	p-Wert	sig, Level
MATdays	Line*Year	24	4,88	<,0001	***
MATGDD	Line	24	15,82	<,0001	***
MATGDD	Year	1	5,93	0,0157	*
MATGDD	Line*Year	24	4,27	<,0001	***
HEI	Line	24	42,26	<,0001	***
HEI	Year	1	402,8	<,0001	***
HEI	Line*Year	24	12,76	<,0001	***
EAR	Line	24	4,83	<,0001	***
EAR	Year	1	497,55	<,0001	***
EAR	Line*Year	24	1,48	0,0746	
GNE	Line	24	43,02	<,0001	***
GNE	Year	1	826,69	<,0001	***
GNE	Line*Year	24	4,43	<,0001	***
TGW	Line	24	19,27	<,0001	***
TGW	Year	1	2,05	0,1532	
TGW	Line*Year	24	1,5	0,0685	
YLD	Line	24	4,64	<,0001	***
YLD	Year	1	692,06	<,0001	***
YLD	Line*Year	24	1,35	0,1366	
YLD2	Line	24	27	<,0001	***
YLD2	Year	1	3667,98	<,0001	***
YLD2	Line*Year	20	12,14	<,0001	***

Tabelle A11 ANOVA-Ergebnisse der phänotypischen Daten für den bildbasierten Gewächshausversuch.

Merkmal	Tag	BW289 - Bowman				BW290 - Bowman				BW289 - BW290				10Hsp - 10Hv			
		DF	F-Wert	p-Wert	sig.	DF	F-Wert	p-Wert	sig.	DF	F-Wert	p-Wert	sig.	DF	F-Wert	p-Wert	sig.
Heading	-	1	771,67	<,0001	***	1	752,56	<,0001	***	1	0,49	0,4915		1	114,45	<,0001	***
Tiller	-	1	36,42	<,0001	***	1	72,48	<,0001	***	1	0,33	0,5686		1	49,72	<,0001	***
Fresh Weight	-	1	48,61	<,0001	***	1	149,03	<,0001	***	1	1,89	0,1816		1	101,76	<,0001	***
Dry Weight	-	1	75,17	<,0001	***	1	73,93	<,0001	***	1	0,32	0,5758		1	20,91	0,0001	***
Height	8	1	3,14	0,0872		1	3,48	0,0723		1	0	0,9673		1	0,17	0,6875	
Height	9	1	16,08	0,0004	***	1	13,8	0,0009	***	1	0,28	0,6005		1	0,89	0,3542	
Height	10	1	23,44	<,0001	***	1	12,82	0,0012	**	1	4,92	0,0352	*	1	0,75	0,3936	
Height	11	1	28,52	<,0001	***	1	17,38	0,0003	***	1	0,04	0,8407		1	6,44	0,017	*
Height	12	1	7,67	0,0098	**	1	5,31	0,0285	*	1	0,72	0,4021		1	0,24	0,6266	
Height	13	1	9,22	0,0051	**	1	10,62	0,0029	**	1	0,05	0,8317		1	0,13	0,7261	
Height	14	1	7,58	0,0102	*	1	10,18	0,0034	**	1	0,03	0,8705		1	0,45	0,5077	
Height	15	1	1,78	0,1926		1	2,19	0,1493	*	1	0	0,9548		1	0,4	0,5304	
Height	16	1	14,28	0,0008	***	1	10,95	0,0025	**	1	0,61	0,4406		1	0,13	0,7179	
Height	17	1	14,23	0,0008	***	1	14,21	0,0007	***	1	0,01	0,9315		1	0,6	0,446	
Height	18	1	19,46	0,0001	***	1	15,32	0,0005	***	1	0,14	0,7143		1	0,42	0,5234	
Height	19	1	8,31	0,0075	**	1	4,84	0,0358	*	1	1,36	0,2544		1	0,63	0,4356	
Height	20	1	3,65	0,0694		1	7,62	0,0111	*	1	1,45	0,2426		1	0,05	0,8229	
Height	21	1	19,29	0,0001	***	1	11,72	0,0019	**	1	0,13	0,7175		1	0,02	0,8947	
Height	22	1	4,64	0,0399	*	1	4,39	0,0451	*	1	0,08	0,7857		1	0,55	0,463	
Height	23	1	6,45	0,0169	*	1	5,93	0,0212	*	1	0,02	0,8763		1	0,08	0,7844	
Height	24	1	2,34	0,1377		1	2,28	0,1418		1	0	0,9951		1	0,1	0,7557	
Height	25	1	2,49	0,1261		1	1,96	0,1718		1	0,13	0,7243		1	0,49	0,4913	
Height	26	1	2,51	0,1243		1	5,62	0,0246	*	1	1,57	0,2216		1	5,73	0,0237	*
Height	27	1	10,59	0,003	**	1	9	0,0055	**	1	0	0,946		1	0,05	0,8226	
Height	28	1	25,91	<,0001	***	1	26,74	<,0001	***	1	0,19	0,667		1	6,88	0,0139	*
Height	29	1	15,64	0,0005	***	1	16,74	0,0003	***	1	0,49	0,491		1	1,07	0,3089	
Height	30	1	22,69	<,0001	***	1	32,94	<,0001	***	1	0,01	0,9369		1	1,87	0,1821	
Height	31	1	52,72	<,0001	***	1	33,03	<,0001	***	1	1,29	0,2656		1	11,31	0,0022	**
Height	32	1	168,4	<,0001	***	1	71,88	<,0001	***	1	0,03	0,864		1	24,36	<,0001	***
Height	33	1	164,99	<,0001	***	1	111,11	<,0001	***	1	2,18	0,1517		1	29,33	<,0001	***
Height	36	1	207,24	<,0001	***	1	170,37	<,0001	***	1	7,45	0,011	*	1	14,74	0,0006	***
Height	40	1	47,25	<,0001	***	1	88,67	<,0001	***	1	2,36	0,1357		1	33,6	<,0001	***
Height	43	1	122,73	<,0001	***	1	151,48	<,0001	***	1	0,71	0,4066		1	34,84	<,0001	***
Height	47	1	52,21	<,0001	***	1	60,76	<,0001	***	1	0,01	0,9109		1	17,99	0,0002	***
Height	50	1	2,78	0,1069		1	6,91	0,0136	*	1	2,48	0,1273		1	23,2	<,0001	***
Height	52	1	24,3	<,0001	***	1	10,15	0,0034	**	1	4,77	0,0379	*	1	16,99	0,0003	***
Height	54	1	10,87	0,0027	**	1	1,99	0,1689		1	2,64	0,116		1	3,88	0,0589	
Height	57	1	0,75	0,3939		1	5,9	0,0216	*	1	12,85	0,0013	**	1	0	1	
Height	59	1	1,64	0,2102		1	0,59	0,4469	***	1	0,14	0,713		1	3,04	0,0921	
Height	61	1	21,13	<,0001	***	1	31,74	<,0001	***	1	0,49	0,4891		1	52,82	<,0001	***
Height	64	1	6,39	0,0174	*	1	6,97	0,0132	*	1	0,12	0,7349		1	43,7	<,0001	***
Area	8	1	0,76	0,3922		1	0,29	0,5948		1	0,35	0,5604		1	0,07	0,7964	
Area	9	1	0,06	0,8009		1	1,32	0,2599		1	2,06	0,1631		1	0,15	0,7042	
Area	10	1	0,86	0,3633		1	5,13	0,0317	*	1	2,43	0,1316		1	0,03	0,8685	
Area	11	1	3,22	0,0846		1	6,2	0,0192	*	1	0,83	0,3712		1	0,24	0,631	
Area	12	1	3,17	0,0868		1	4,28	0,0484	*	1	0,08	0,7741		1	0,01	0,9167	
Area	13	1	2,07	0,1621		1	4	0,0555	*	1	0,57	0,4559		1	0,19	0,6666	
Area	14	1	4,07	0,0539		1	4,62	0,0407	*	1	0,05	0,8324		1	0,33	0,5718	
Area	15	1	9,72	0,0044	**	1	12,97	0,0013	**	1	0,23	0,6371		1	1,66	0,2092	
Area	16	1	5,28	0,0298	*	1	5,05	0,0331	*	1	0,1	0,7497		1	4,79	0,0377	*
Area	17	1	8,93	0,006	**	1	9,61	0,0045	**	1	0,27	0,6075		1	1,36	0,2546	
Area	18	1	4,9	0,0359	*	1	5,74	0,0237	**	1	0,47	0,499		1	0,41	0,5272	
Area	19	1	8,81	0,0064	**	1	8,13	0,0083	**	1	0,05	0,8196		1	0,13	0,7214	
Area	20	1	1,55	0,2243		1	1,95	0,1741		1	0,04	0,8513		1	0,39	0,5354	
Area	21	1	5	0,0341	*	1	7,32	0,0116	*	1	0,88	0,3569		1	0,14	0,7111	
Area	22	1	2,12	0,1578		1	4,47	0,0438	*	1	1,37	0,2529		1	0,29	0,5951	
Area	23	1	0,76	0,3922		1	1,09	0,305		1	0,15	0,7029		1	0,33	0,5708	

Anhang

Merkmal	Tag	BW289 - Bowman				BW290 - Bowman				BW289 - BW290				10Hsp - 10Hv			
		DF	F-Wert	p-Wert	sig.	DF	F-Wert	p-Wert	sig.	DF	F-Wert	p-Wert	sig.	DF	F-Wert	p-Wert	sig.
Area	24	1	0,84	0,3672		1	2,29	0,1417		1	0,58	0,4553		1	0,86	0,361	
Area	25	1	0,49	0,4884		1	2,84	0,1036		1	1,61	0,2161		1	1,13	0,2969	
Area	26	1	0,12	0,7293		1	3,44	0,0745		1	3,94	0,0583		1	0,82	0,3743	
Area	27	1	0,27	0,6083		1	2,67	0,1136		1	2,31	0,1411		1	0,95	0,3388	
Area	28	1	0,67	0,4217		1	2,87	0,1015		1	1,33	0,26		1	0,23	0,6341	
Area	29	1	0,09	0,7633		1	1,21	0,2803		1	1,1	0,3034		1	0,8	0,3792	
Area	30	1	0	0,9741		1	0,34	0,5664		1	0,83	0,37		1	0,24	0,6257	
Area	31	1	0,99	0,3293		1	0,04	0,8358		1	1,16	0,2917		1	0,06	0,8076	
Area	32	1	0,95	0,338		1	0,36	0,552		1	0,25	0,6238		1	0,01	0,9223	
Area	33	1	3,56	0,0706		1	2,06	0,1623		1	0,35	0,56		1	0,23	0,6319	
Area	36	1	13,03	0,0013	**	1	9,02	0,0057	**	1	0,98	0,3322		1	0,15	0,6984	
Area	40	1	21,54	<,0001	***	1	20,43	0,0001	***	1	0,18	0,6788		1	1,86	0,1838	
Area	43	1	30,96	<,0001	***	1	30,7	<,0001	***	1	0,22	0,6446		1	3,05	0,0927	
Area	47	1	46,61	<,0001	***	1	47	<,0001	***	1	0,23	0,636		1	5,96	0,0218	*
Area	50	1	56,84	<,0001	***	1	56,29	<,0001	***	1	0,48	0,4943		1	10,66	0,0031	**
Area	52	1	98,97	<,0001	***	1	98,45	<,0001	***	1	0,32	0,579		1	12,28	0,0017	**
Area	54	1	114,36	<,0001	***	1	116,6	<,0001	***	1	0,11	0,7418		1	18,55	0,0002	**
Area	57	1	116,45	<,0001	***	1	118,04	<,0001	***	1	0,16	0,6944		1	20,62	0,0001	**
Area	59	1	135,6	<,0001	***	1	138,67	<,0001	***	1	0,1	0,76		1	30,76	<,0001	***
Area	61	1	127,6	<,0001	***	1	131,24	<,0001	***	1	0,2	0,661		1	46,38	<,0001	***
Area	64	1	128,97	<,0001	***	1	133,88	<,0001	***	1	0	0,9509		1	41,05	<,0001	***
Volume	8	1	0,37	0,5464		1	1,52	0,2282		1	0,38	0,545		1	0	0,9685	
Volume	9	1	1,16	0,2913		1	2,59	0,1186		1	0,24	0,6277		1	0,22	0,6394	
Volume	10	1	1,9	0,179		1	5,44	0,0268	*	1	0,87	0,3585		1	0,17	0,6811	
Volume	11	1	1,28	0,2689		1	5,15	0,0315	*	1	1,67	0,207		1	0,89	0,3525	
Volume	12	1	0,51	0,4833		1	2,21	0,1481		1	0,62	0,437		1	0,01	0,9105	
Volume	13	1	0,65	0,4263		1	2,43	0,1305		1	0,58	0,4527		1	0,05	0,8255	
Volume	14	1	1,96	0,1729		1	5,95	0,0213	*	1	0,82	0,3726		1	0,11	0,7454	
Volume	15	1	1,55	0,2238		1	5,09	0,0323	*	1	0,83	0,3716		1	0,4	0,5312	
Volume	16	1	1,36	0,2535		1	5,57	0,0258	*	1	1,09	0,3062		1	1,25	0,2738	
Volume	17	1	2,14	0,1549		1	4,99	0,0339	*	1	0,2	0,6615		1	0,17	0,6859	
Volume	18	1	2,13	0,1557		1	7,67	0,01	*	1	1,18	0,2873		1	0,53	0,4719	
Volume	19	1	1,3	0,2641		1	6,4	0,0184	*	1	0,95	0,34		1	0,31	0,5842	
Volume	20	1	0,28	0,6013		1	3,24	0,0839		1	1,69	0,2051		1	0	0,9757	
Volume	21	1	1,51	0,23		1	8,91	0,0063	**	1	2,02	0,1688		1	0,29	0,5944	
Volume	22	1	0,53	0,4728		1	3,09	0,0924		1	1,07	0,3116		1	0,01	0,91	
Volume	23	1	0,57	0,4574		1	3,82	0,0623		1	1,49	0,2352		1	0,13	0,7253	
Volume	24	1	0,4	0,5321		1	5,1	0,0329	*	1	2,88	0,1027		1	0,01	0,9221	
Volume	25	1	0,45	0,5105		1	2,78	0,1088		1	1,03	0,3207		1	0,03	0,8681	
Volume	26	1	0,62	0,4407		1	2,07	0,1635		1	0,38	0,5458		1	0,07	0,7909	
Volume	27	1	1,15	0,2966		1	2,61	0,1199		1	0,23	0,6336		1	0,01	0,9072	
Volume	28	1	0,47	0,5021		1	1,85	0,1867		1	0,5	0,4877		1	0,13	0,7255	
Volume	29	1	0,44	0,5118		1	1,22	0,2792		1	0,22	0,6467		1	0,27	0,6069	
Volume	30	1	0,02	0,8845		1	0,43	0,5185		1	0,77	0,3886		1	0,14	0,7125	
Volume	31	1	0,26	0,6159		1	0,01	0,9145		1	0,22	0,6453		1	0,04	0,8421	
Volume	32	1	1,02	0,3227		1	0,33	0,5692		1	0,24	0,6261		1	0,1	0,7523	
Volume	33	1	1,04	0,3184		1	0,43	0,5185		1	0,24	0,6296		1	0,01	0,9163	
Volume	36	1	2,82	0,1075		1	1,36	0,2549		1	0,41	0,5271		1	0,67	0,4183	
Volume	40	1	2,6	0,1182		1	1,22	0,2789		1	1,06	0,313		1	1,89	0,1802	
Volume	43	1	5,17	0,0311	*	1	2,58	0,1202		1	1,67	0,2097		1	3,72	0,0638	
Volume	47	1	13,15	0,0012	**	1	9,66	0,0044	**	1	1,01	0,3238		1	6,8	0,0144	*
Volume	50	1	16,91	0,0003	***	1	16,25	0,0004	***	1	0,58	0,454		1	13,38	0,001	**
Volume	52	1	13,08	0,0012	**	1	14,3	0,0007	***	1	0,05	0,824		1	12,22	0,0016	**
Volume	54	1	17,25	0,0003	***	1	19	0,0001	***	1	0,02	0,8821		1	17,67	0,0002	***
Volume	57	1	17,33	0,0003	***	1	19,1	0,0002	***	1	0,01	0,9385		1	13,59	0,001	**
Volume	59	1	21,2	<,0001	***	1	21,02	<,0001	***	1	0,38	0,5452		1	19,5	0,0001	***
Volume	61	1	19,82	0,0001	***	1	18,06	0,0002	***	1	0,52	0,4766		1	18,5	0,0002	***
Volume	64	1	14,61	0,0007	***	1	14,93	0,0006	***	1	0,13	0,7176		1	19,05	0,0002	***
Merkmal	10Hv - Bowman				10Hv - BW289				10Hv - BW290								
	DF	F-Wert	p-Wert	sig.	DF	F-Wert	p-Wert	sig.	DF	F-Wert	p-Wert	sig.					
Heading	1	2,71	0,1111		1	245,12	<,0001	***	1	251,94	<,0001	***					
Tiller	1	0,42	0,5217		1	62,6	<,0001	***	1	185,65	<,0001	***					
Fresh Weight	1	3,21	0,0843		1	76,31	<,0001	***	1	263,8	<,0001	***					
Dry Weight	1	16,4	0,0004	***	1	191,51	<,0001	***	1	193,91	<,0001	***					
Merkmal	10Hsp Bowman				10Hsp BW289				10Hsp BW290								
	DF	F-Wert	p-Wert	sig.	DF	F-Wert	p-Wert	sig.	DF	F-Wert	p-Wert	sig.					
Heading	1	308,45	<,0001	***	1	258,89	<,0001	***	1	216,99	<,0001	***					
Tiller	1	17,51	0,0003	***	1	12,7	0,0015	**	1	53,11	<,0001	***					
Fresh Weight	1	50,43	<,0001	***	1	5,22	0,0311	*	1	73,97	<,0001	***					
Dry Weight	1	0,66	0,4236		1	48,32	<,0001	***	1	47,03	<,0001	***					

Tabelle A12 Variation der Aminosäuren aller 25 Wilddonoren von HEB-25, Barke, Bowman, BW290 und Morex.

Donor/ Linie ^{a)}	Protein- typ	HEB- Familie	Aminosäure-Position ^{b)}																							
			N										M	C												
			5	11 ^{c)}	11-12 ^{c)}	90	93	120	136	152	203	233	289	315	523	636	643	666	669	675	693	696	698	703	709	759
Morex			G	G		P	P	G	S	N	T	P	Q	G	P	L	S	K	G	S	A	A	P	S	G	E
BW290			G	G		P	P	G	S	N	T	P	*													
Bowman	1		G	G		P	P	G	S	N	T	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	P	S	G	E
HID_138	1	F13	G	G		P	P	G	S	N	T	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	P	S	G	E
HID_140	1	F14	G	G		P	P	G	S	N	T	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	P	S	G	E
HID_004	1	F02	G	G		P	P	G	S	N	T	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	P	S	G	E
HID_069	1	F06	G	G		P	P	G	S	N	T	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	P	S	G	E
HID_055	2	F03	G	G		P	P	G	S	N	T	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	P	S	W	E
HID_386	3	F25	G	G		P	P	G	S	N	T	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	T	A	P	S	G	E
HID_065	4	F05	G	G		P	P	G	S	N	T	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	P	S	G	E
HID_109	5	F11	G	G		P	P	G	S	N	T	P	Q	G	P	L	P	E	G	S	A	A	P	S	G	A
HID_099	6	F08	G	G		P	P	G	S	N	T	P	Q	G	P		S	E	G	S	A	A	L	S	G	E
HID_358	6	F22	G	G		P	P	G	S	N	T	P	Q	G	P		S	E	G	S	A	A	L	S	G	E
HID_102	7	F10	G	G		P	P	G	S	N	T	P	Q	A	P	L	S	E	G	S	A	A	L	S	G	E
HID_380	8	F24	G	G		P	P	G	S	N	T	P	Q	A	P	L	S	E	W	S	A	A	L	S	G	E
Barke	8		G	G		P	P	G	S	N	T	P	Q	A	P	L	S	E	W	S	A	A	L	S	G	E
HID_062	9	F04	G	G	G	P	P	G	S	N	T	P	Q	G	P		S	E	G	S	A	A	L	S	G	E
HID_295	9	F20	G	G	G	P	P	G	S	N	T	P	Q	G	P		S	E	G	S	A	A	L	S	G	E
HID_294	10	F19	G	G	G	P	P	G	S	N	T	P	Q	G	P		S	E	G	S	A	A	L	S	G	A
HID_003	11	F01	G	G	G	P	P	G	S	N	T	P	Q	G	P		S	E	G	G	A	A	L	S	G	E
HID_114	12	F12	G	G	G	P	P	G	S	N	T	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	L	S	G	E
HID_080	13	F07	G			P	P	G	S	N	T	P	Q	G	H	L	S	E	G	S	A	V	L	S	G	E
HID_270	14	F18	G			P	P	G	S	D	T	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	L	S	G	E
HID_144	15	F15	G			P	P	G	S	D	T	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	L	S	G	A
HID_357	16	F21	G			P	P	G	S	D	T	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	L	L	G	E
HID_101	17	F09	G			P	P	G	L	N	T	P	Q	A	P	L	S	E	G	S	A	A	L	S	G	E
HID_219	18	F16	G	G		P	S	E	S	N	M	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	L	S	G	E
HID_249	18	F17	G	G		P	S	E	S	N	M	P	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	L	S	G	E
HID_359	19	F23	A			S	P	G	S	N	T	S	Q	G	P	L	S	E	G	S	A	A	L	S	G	E

a) HID = "Hordeum-Identität"; Name der Akzession des jeweiligen Donors. b) Die Amino-terminalen (N), mittleren (M) und Carboxyl-terminalen (C) Regionen von Gersten-ELF3 wurden durch Alignment der Barke/Morex-Sequenz mit der Arabidopsis-Sequenz erhalten, und die Barke/Morex/Bowman-Sequenzen wurden als Referenz für die Aminosäurepositionen verwendet. c) Zwischen Position 4 und 5 haben einige Linien eine Insertion und an Position 5 haben einige Linien eine Deletion einer Aminosäure, verglichen mit der Barke-Aminosäuresequenz.

Tabelle A 14 Ergebnisse der tageszeitlichen Genexpressionsmessung *HvELF3*, *HvCO1*, *HvGI*, *PPD-H1*, *HvFT1* und *VRN-H1* in 10_190, 10_003, Bowman und BW290.

ZT	10_190_ELF3_Hv		10_190_ELF3_Hsp		p	10_003_ELF3_Hv		10_003_ELF3_Hsp		p	Bowman		BW290		p			
	Mittelwert	SE	Mittelwert	SE		Mittelwert	SE	Mittelwert	SE		Mittelwert	SE	Mittelwert	SE				
0	0,34786	0,03197	0,52777	0,02431	*	0,0110	0,35993	0,01943	0,32982	0,05388	0,6270	0,44737	0,08198	0,11860	0,01692	*	0,0171	
4	0,23943	0,04770	0,22456	0,03809		0,8195	0,21389	0,02772	0,22397	0,03478	0,8317	0,27645	0,03199	0,12631	0,00874	*	0,0106	
8	0,17490	0,02522	0,16202	0,01550		0,6859	0,13573	0,00839	0,17062	0,01614	0,1276	0,23931	0,01219	0,08550	0,01035	***	0,0007	
12	0,17836	0,01989	0,20435	0,02936		0,5042	0,15960	0,01286	0,20209	0,01955	0,1436	0,22117	0,02107	0,05968	0,00459	**	0,0017	
16	0,21346	0,02136	0,23021	0,02743		0,6551	0,17629	0,02152	0,14861	0,01738	0,3736	0,23034	0,03133	0,09253	0,01054	*	0,0140	
20	0,32267	0,01022	0,25629	0,03173		0,1173	0,17775	0,02312	0,34707	0,05327	*	0,0434	0,27104	0,13561	0,07235	0,00483	0,2170	
24	0,34786	0,03197	0,52777	0,02431	*	0,0110	0,35993	0,01943	0,32982	0,05388	0,6270	0,44737	0,08198	0,11860	0,01692	*	0,0171	
0	0,11697	0,00758	0,25092	0,02501	**	0,0069	0,09116	0,01095	0,11795	0,01629	0,2440	0,15749	0,02816	0,04686	0,00693	*	0,0189	
4	0,02379	0,00074	0,02455	0,00347		0,8410	0,01947	0,00083	0,03423	0,00412	*	0,0247	0,01711	0,00124	0,02672	0,00250	*	0,0261
8	0,02625	0,00271	0,03709	0,00518		0,1376	0,01181	0,00100	0,01379	0,00228	0,4717	0,00627	0,00141	0,04244	0,00765	**	0,0097	
12	0,10797	0,01692	0,15364	0,00856		0,0736	0,07621	0,01466	0,08846	0,00251	0,4564	0,01466	0,01380	0,04510	0,00488		0,1061	
16	0,14011	0,02478	0,16081	0,04131		0,6895	0,12232	0,01774	0,09353	0,00442	0,1904	0,17418	0,02733	0,06537	0,00758	*	0,0185	
20	0,16697	0,00899	0,19490	0,02308		0,3226	0,07414	0,00416	0,13161	0,00711	**	0,0022	0,10154	0,04314	0,03155	0,00363	0,1812	
24	0,11697	0,00758	0,25092	0,02501	**	0,0069	0,09116	0,01095	0,11795	0,01629	0,2440	0,15749	0,02816	0,04686	0,00693	*	0,0189	
0	0,00119	0,00062	0,00828	0,00820		0,4369	0,00689	0,00183	0,00137	0,00055	*	0,0444	0,00076	0,00033	0,57258	0,55753	0,3630	
4	0,77839	0,38896	0,35649	0,12620		0,3605	0,06630	0,02047	0,01818	0,00872	0,0966	0,50356	0,25493	0,83566	0,22757	0,3862		
8	0,96930	0,24665	0,28052	0,14512		0,0738	0,11772	0,08588	0,12074	0,05951	0,9783	0,73291	0,22997	0,65504	0,27655	0,8392		
12	0,02291	0,01689	0,02406	0,01236		0,9588	0,41523	0,20264	0,16539	0,02213	0,2876	0,04296	0,02211	0,05974	0,01900	0,5956		
16	0,20908	0,01455	0,07337	0,04077	*	0,0350	0,01840	0,01392	0,11673	0,11065	0,4277	0,94771	0,39464	0,71457	0,43540	0,7118		
20	0,00704	0,00095	0,01796	0,00503		0,0998	0,01299	0,00691	0,02593	0,01392	0,4519	0,00817	0,00408	0,07214	0,03929	0,1807		
24	0,00119	0,00062	0,00828	0,00820		0,4369	0,00689	0,00183	0,00137	0,00055	*	0,0444	0,00076	0,00033	0,57258	0,55753	0,3630	
0	0,00234	0,00025	0,00356	0,00038		0,0545	0,00297	0,00023	0,00372	0,00028	0,1093	0,00778	0,00233	1,62299	0,28492	**	0,0048	
4	0,86118	0,11768	0,90510	0,19695		0,8575	0,89532	0,11623	1,20638	0,20418	0,2561	2,17525	0,38828	3,10089	0,37185	0,1602		
8	0,38701	0,03365	0,63769	0,07705	*	0,0407	0,57937	0,06066	1,13617	0,11546	*	0,0130	1,23640	0,21209	1,86029	0,03584	*	0,0441
12	0,16011	0,03192	0,27756	0,01475	*	0,0288	0,18789	0,04032	0,37795	0,04513	*	0,0348	0,48061	0,03842	1,00666	0,08910	**	0,0056
16	0,15153	0,06060	0,27309	0,05893		0,2238	0,21473	0,02738	0,21945	0,00330	0,8724	0,65641	0,22348	1,03403	0,09068	0,1925		
20	0,02550	0,00345	0,03306	0,00777		0,4238	0,02816	0,00398	0,10868	0,00628	***	0,0004	0,10417	0,04731	0,46264	0,11172	*	0,0418
24	0,00234	0,00025	0,00356	0,00038		0,0545	0,00297	0,00023	0,00372	0,00028	0,1093	0,00778	0,00233	1,62299	0,28492	**	0,0048	
0	0,00109	0,00006	0,00367	0,00058	*	0,0112	0,00036	0,00002	0,00050	0,00005	0,0673	0,00208	0,00039	0,01436	0,00369	*	0,0297	
4	0,00160	0,00033	0,00549	0,00176		0,0960	0,00109	0,00012	0,00308	0,00017	***	0,0007	0,00299	0,00150	0,00653	0,00336	0,3906	
8	0,00055	0,00004	0,00437	0,00166		0,0833	0,00058	0,00010	0,00128	0,00023	*	0,0486	0,00543	0,00304	0,00332	0,00074	0,5364	
12	0,00091	0,00020	0,00436	0,00184		0,1362	0,00073	0,00018	0,00116	0,00065	0,5620	0,00066	0,00037	0,00475	0,00083	*	0,0107	
16	0,00250	0,00080	0,02140	0,01072		0,1536	0,00289	0,00040	0,00294	0,00036	0,9314	0,01022	0,00508	0,00909	0,00154	0,8418		
20	0,00122	0,00009	0,00695	0,00265		0,0968	0,00047	0,00014	0,00322	0,00102	0,0554	0,00173	0,00060	0,00266	0,00082	0,4116		
24	0,00109	0,00006	0,00367	0,00058	*	0,0112	0,00036	0,00002	0,00050	0,00005	0,0673	0,00208	0,00039	0,01436	0,00369	*	0,0297	
0	0,03612	0,00432	0,13620	0,01210	**	0,0015	0,00010	0,00001	0,00026	0,00003	**	0,0064	0,14723	0,00830	0,07138	0,01560	*	0,0127
4	0,04408	0,00673	0,11868	0,04056		0,1438	0,00023	0,00006	0,00061	0,00005	**	0,0091	0,16917	0,02349	0,10897	0,03178	0,2024	
8	0,02677	0,00133	0,08430	0,00829	**	0,0024	0,00027	0,00010	0,00060	0,00018	0,1838	0,09789	0,00209	0,05628	0,00666	**	0,0040	
12	0,01972	0,00361	0,05445	0,00715		0,0123	0,00064	0,00017	0,00091	0,00025	0,4230	0,12198	0,03595	0,05339	0,01219	0,1451		
16	0,07117	0,00985	0,08860	0,02739		0,5816	0,00037	0,00017	0,00021	0,00002	0,3852	0,09363	0,01272	0,09235	0,00611	0,9319		
20	0,04806	0,00408	0,11029	0,01259	**	0,0093	0,00017	0,00007	0,00084	0,00043	0,2016	0,09932	0,06502	0,05788	0,00494	0,5596		
24	0,03612	0,00432	0,13620	0,01210	**	0,0015	0,00010	0,00001	0,00026	0,00003	**	0,0064	0,14723	0,00830	0,07138	0,01560	*	0,0127

Messwerte zeigen Mittelwert und Standardfehler (SE) über 3 biologische Wiederholungen, die an Tag 17 alle 4 Stunden (ZT00-ZT24) gerntet wurden. Zur Normalisierung wurden *HvGAPDH* und *PTF* verwendet.

Tabelle A15 ANOVA-Ergebnisse der phänotypischen Daten für den Doppel-HIF-Versuch.

		Fixierung an <i>ELF3/PPD-H1</i>				p-Wert	sig. Wert
		Hsp/Hsp	Hsp/Hv	Hv/Hsp	Hv/Hv		
12_001	SHO	20,00	29,22	21,70	31,71	<0,0001	***
	SEL	14,25	18,22	13,00	21,14	0,0026	**
	HEA	34,00	47,44	36,40	52,86	<0,0001	***
	RIP	35,00	30,67	33,60	27,14	0,0031	**
	MAT	68,44	78,11	69,30	80,00	<0,0001	***
	HEI	90,44	98,44	82,60	96,29	0,0053	*
	EAR	1944,00	2048,00	1900,80	2304,00	0,2610	
	GNE	15,48	20,77	15,67	18,82	<0,0001	***
	TGW	55,13	45,33	54,61	45,98	<0,0001	***
YLD	162,69	192,63	164,37	197,90	0,1688		
18_207	SHO	22,75	28,20	23,50	30,40	<0,0001	***
	SEL	12,75	20,60	12,20	19,40	<0,0001	***
	HEA	35,50	48,80	35,70	49,80	<0,0001	***
	RIP	36,00	28,20	34,30	30,10	0,0029	**
	MAT	71,50	77,00	70,00	79,90	<0,0001	***
	HEI	77,25	75,30	82,90	87,00	0,0029	**
	EAR	2196,00	2102,40	2131,20	2240,00	0,9088	
	GNE	18,99	21,74	19,91	22,87	0,0010	**
	TGW	53,68	45,45	50,47	47,57	0,0007	***
YLD	224,23	207,73	212,16	250,68	0,2537		

Tabelle A16 Deskriptive Statistik für jedes Merkmal und jede einzelne Linie in den Doppel-HIF-Versuchen.

Familie	<i>ELF3</i> -Locus	<i>Ppd-H1</i> -Locus	Merkmal	N ^{a)}	Mittelwert ^{b)}	SD ^{c)}	Min ^{d)}	Max ^{e)}	CV ^{f)}
12_001	<i>Hsp</i>	<i>Hsp</i>	SHO	9	20,00	1,22	18,00	22,00	6,12
12_001	<i>Hsp</i>	<i>Hv</i>	SHO	9	29,22	5,12	20,00	35,00	17,51
12_001	<i>Hv</i>	<i>Hsp</i>	SHO	10	21,70	3,92	19,00	32,00	18,05
12_001	<i>Hv</i>	<i>Hv</i>	SHO	7	31,71	5,28	23,00	38,00	16,66
18_207	<i>Hsp</i>	<i>Hsp</i>	SHO	8	22,75	1,83	20,00	26,00	8,05
18_207	<i>Hsp</i>	<i>Hv</i>	SHO	10	28,20	2,53	22,00	32,00	8,97
18_207	<i>Hv</i>	<i>Hsp</i>	SHO	10	23,50	1,90	21,00	28,00	8,09
18_207	<i>Hv</i>	<i>Hv</i>	SHO	10	30,40	3,72	23,00	36,00	12,23
12_001	<i>Hsp</i>	<i>Hsp</i>	SEL	4	14,25	1,50	13,00	16,00	10,53
12_001	<i>Hsp</i>	<i>Hv</i>	SEL	9	18,22	4,52	14,00	25,00	24,81
12_001	<i>Hv</i>	<i>Hsp</i>	SEL	5	13,00	1,22	12,00	15,00	9,42
12_001	<i>Hv</i>	<i>Hv</i>	SEL	7	21,14	3,63	17,00	27,00	17,15
18_207	<i>Hsp</i>	<i>Hsp</i>	SEL	8	12,75	1,58	10,00	15,00	12,40
18_207	<i>Hsp</i>	<i>Hv</i>	SEL	10	20,60	4,53	14,00	30,00	21,97
18_207	<i>Hv</i>	<i>Hsp</i>	SEL	10	12,20	1,75	8,00	14,00	14,35
18_207	<i>Hv</i>	<i>Hv</i>	SEL	10	19,40	3,95	14,00	26,00	20,36
12_001	<i>Hsp</i>	<i>Hsp</i>	HEA	4	34,00	0,82	33,00	35,00	2,40
12_001	<i>Hsp</i>	<i>Hv</i>	HEA	9	47,44	3,40	42,00	54,00	7,16
12_001	<i>Hv</i>	<i>Hsp</i>	HEA	5	36,40	4,34	34,00	44,00	11,91
12_001	<i>Hv</i>	<i>Hv</i>	HEA	7	52,86	3,29	47,00	58,00	6,22
18_207	<i>Hsp</i>	<i>Hsp</i>	HEA	8	35,50	0,76	34,00	36,00	2,13
18_207	<i>Hsp</i>	<i>Hv</i>	HEA	10	48,80	2,94	44,00	53,00	6,02
18_207	<i>Hv</i>	<i>Hsp</i>	HEA	10	35,70	0,48	35,00	36,00	1,35
18_207	<i>Hv</i>	<i>Hv</i>	HEA	10	49,80	3,85	44,00	59,00	7,74
12_001	<i>Hsp</i>	<i>Hsp</i>	RIP	4	35,00	1,41	34,00	37,00	4,04
12_001	<i>Hsp</i>	<i>Hv</i>	RIP	9	30,67	2,96	27,00	36,00	9,65
12_001	<i>Hv</i>	<i>Hsp</i>	RIP	5	33,60	4,34	28,00	40,00	12,90
12_001	<i>Hv</i>	<i>Hv</i>	RIP	7	27,14	3,48	22,00	33,00	12,84
18_207	<i>Hsp</i>	<i>Hsp</i>	RIP	8	36,00	3,30	32,00	41,00	9,15
18_207	<i>Hsp</i>	<i>Hv</i>	RIP	10	28,20	6,11	17,00	36,00	21,65
18_207	<i>Hv</i>	<i>Hsp</i>	RIP	10	34,30	2,50	31,00	38,00	7,28
18_207	<i>Hv</i>	<i>Hv</i>	RIP	10	30,10	5,32	18,00	39,00	17,68
12_001	<i>Hsp</i>	<i>Hsp</i>	MAT	9	68,44	1,13	66,00	70,00	1,65
12_001	<i>Hsp</i>	<i>Hv</i>	MAT	9	78,11	2,09	75,00	81,00	2,67
12_001	<i>Hv</i>	<i>Hsp</i>	MAT	10	69,30	2,83	66,00	76,00	4,08
12_001	<i>Hv</i>	<i>Hv</i>	MAT	7	80,00	1,00	79,00	82,00	1,25
18_207	<i>Hsp</i>	<i>Hsp</i>	MAT	8	71,50	3,82	66,00	77,00	5,34
18_207	<i>Hsp</i>	<i>Hv</i>	MAT	10	77,00	4,40	69,00	82,00	5,71
18_207	<i>Hv</i>	<i>Hsp</i>	MAT	10	70,00	2,67	66,00	74,00	3,81
18_207	<i>Hv</i>	<i>Hv</i>	MAT	10	79,90	4,43	69,00	86,00	5,55
12_001	<i>Hsp</i>	<i>Hsp</i>	HEI	9	90,44	11,01	75,00	106,00	12,18
12_001	<i>Hsp</i>	<i>Hv</i>	HEI	9	98,44	8,44	80,00	110,00	8,58
12_001	<i>Hv</i>	<i>Hsp</i>	HEI	10	82,60	11,66	67,00	101,00	14,12
12_001	<i>Hv</i>	<i>Hv</i>	HEI	7	96,29	2,63	92,00	100,00	2,73
18_207	<i>Hsp</i>	<i>Hsp</i>	HEI	8	77,25	6,78	69,00	89,00	8,77
18_207	<i>Hsp</i>	<i>Hv</i>	HEI	10	75,30	7,24	65,00	85,00	9,62
18_207	<i>Hv</i>	<i>Hsp</i>	HEI	10	82,90	7,49	73,00	96,00	9,03

Familie	ELF3-Locus	Ppd-H1-Locus	Merkmal	N ^{a)}	Mittelwert ^{b)}	SD ^{c)}	Min ^{d)}	Max ^{e)}	CV ^{f)}
18_207	Hv	Hv	HEI	10	87,00	6,31	76,00	96,00	7,25
12_001	Hsp	Hsp	EAR	8	1944,00	399,95	1440,00	2592,00	20,57
12_001	Hsp	Hv	EAR	9	2048,00	465,38	1440,00	2592,00	22,72
12_001	Hv	Hsp	EAR	10	1900,80	454,35	1152,00	2592,00	23,90
12_001	Hv	Hv	EAR	7	2304,00	332,55	2016,00	2880,00	14,43
18_207	Hsp	Hsp	EAR	8	2196,00	460,22	1440,00	2880,00	20,96
18_207	Hsp	Hv	EAR	10	2102,40	471,28	1440,00	2880,00	22,42
18_207	Hv	Hsp	EAR	10	2131,20	529,31	1440,00	2880,00	24,84
18_207	Hv	Hv	EAR	9	2240,00	279,89	1728,00	2592,00	12,49
12_001	Hsp	Hsp	GNE	8	15,48	1,01	13,60	17,00	6,51
12_001	Hsp	Hv	GNE	9	20,77	1,52	17,40	22,44	7,33
12_001	Hv	Hsp	GNE	10	15,67	2,28	11,00	18,33	14,52
12_001	Hv	Hv	GNE	7	18,82	1,32	17,00	20,29	7,02
18_207	Hsp	Hsp	GNE	8	18,99	0,89	17,63	20,00	4,70
18_207	Hsp	Hv	GNE	10	21,74	1,86	17,20	23,80	8,57
18_207	Hv	Hsp	GNE	10	19,91	2,69	13,11	22,43	13,49
18_207	Hv	Hv	GNE	9	22,87	1,55	20,13	25,14	6,76
12_001	Hsp	Hsp	TGW	9	55,13	3,47	49,23	59,62	6,29
12_001	Hsp	Hv	TGW	9	45,33	2,56	41,04	47,55	5,65
12_001	Hv	Hsp	TGW	10	54,61	2,75	49,69	59,96	5,04
12_001	Hv	Hv	TGW	7	45,98	2,00	43,18	49,13	4,36
18_207	Hsp	Hsp	TGW	8	53,68	4,76	47,82	59,58	8,87
18_207	Hsp	Hv	TGW	10	45,45	5,36	31,86	50,97	11,80
18_207	Hv	Hsp	TGW	10	50,47	3,44	45,97	55,12	6,82
18_207	Hv	Hv	TGW	10	47,57	2,22	44,08	49,97	4,66
12_001	Hsp	Hsp	YLD	9	162,69	28,14	107,19	193,33	17,29
12_001	Hsp	Hv	YLD	9	192,63	43,78	116,06	239,96	22,73
12_001	Hv	Hsp	YLD	10	164,37	53,51	100,17	270,26	32,56
12_001	Hv	Hv	YLD	7	197,90	20,22	175,36	228,61	10,22
18_207	Hsp	Hsp	YLD	8	224,23	54,09	139,77	305,42	24,12
18_207	Hsp	Hv	YLD	10	207,73	57,59	116,90	319,62	27,72
18_207	Hv	Hsp	YLD	10	212,16	53,80	130,06	296,55	25,36
18_207	Hv	Hv	YLD	10	250,68	37,56	175,19	310,98	14,98

a) Anzahl der Wiederholungen. b) Arithmetisches Mittel. c) Standardabweichung. d) Minimum. e) Maximum. f) Variationskoeffizient in %.

Tabelle A17 Allel-Fixierung der Doppel-HIFs 12_001 und 18_207 und der HIFs 10_003 und 10_190 in Generation BC₁S₃ aus Maurer *et al.* (2015).

Gen	Marker	Chr	Pos (cM)	HEB_12_001 ^{a)}	HEB_18_207 ^{a)}	10_003 ^{a)}	10_190 ^{a)}
ELF3	SCRI_RS_150786	1H	128,3	1	2	1	1
Ppd-H1	BK_12	2H	23	1	2	0	2
HvCEN	BOPA2_12_30265	2H	57,4	2	2	2	0
	BOPA1_ABC07496_p						
sdw1	Hv1343_02	3H	108,4	2	0	0	0
QFt.HEB25							
-4a /	BOPA2_12_31458	4H	3,5	0	0	2	0
QTL-4H-1							
Vm-H2	SCRI_RS_216897	4H	113,4	0	0	2	2
Vm-H1	BOPA1_4795_782	5H	125,5	1	0	2	0
Vnr-H3	BOPA2_12_30895	7H	34,3	0	0	0	2

a) IBD-Matrix. Homozygote Barke-Allele sind mit 0 kodiert, homozygote Wild-Allele mit 2 und heterozygote Linien mit 1.

Tabelle A18 Allel-Fixierung der Doppel-HIFs.

Familie	Allel ^{a)}	ELF3 ^{b)}	PPDH1 ^{b)}	VRNH1 ^{b)}
12_001	Hsp/Hsp	2	2	0
12_001	Hsp/Hv	2	0	2
12_001	Hv/Hsp	0	2	0
12_001	Hv/Hv	0	0	2
18_207	Hv/Hsp	0	2	0
18_207	Hsp/Hv	2	0	0
18_207	Hsp/Hsp	2	2	0
18_207	Hv/Hv	0	0	0

a) Allelfixierung an *ELF3/PPD-H1*. b) IBD-Matrix. Homozygote Barke-Allele sind mit 0 kodiert, homozygote Wild-Allele mit 2 und heterozygote Linien mit 1.

Tabelle A19 Allelfixierung der zuvor nicht *Hv*-fixierten Bereiche in Doppel-HIF 18_207.

Linie	ELF3	PPD-H1	1H	2H	2H	3H	3H	3H	4H	6H	7H	7H
			28.4 – 58.4 cM	50.5 – 64.9 cM	120.3 – 139.6 cM	7 – 35.1 cM	46 – 49.3 cM	59 – 83.9 cM	53.15 – 78.5 cM	62.7 – 126.6 cM	0.2 – 29.8 cM	91.9 – 125.1 cM
<i>Hv/Hv</i>	0	0	2	2	2	1	2	0	1	2	2	0
<i>Hv/Hsp</i>	0	2	2	2	2	2	2	0	1	1	2	1
<i>Hsp/Hv</i>	2	0	2	2	2	2	2	0	2	1	2	0
<i>Hsp/Hsp</i>	2	2	2	2	2	0	2	0	0	2	2	1

Tabelle A20 Daten aus der lokalen Sequenzanalyse, einschließlich der identifizierten pdb-Datei, der Kette, des Rückstandsbereichs und des Auftretens von Sekundärstrukturelementen.

	Variante	Pdb	Chain	Start	End	Aligned seq	Helical	Sheet	Loop	Coil
0	669W	5AAM	A	186	192	..RASELQW.....	0	2	0	5
1	669W	5AAW	A	186	192	..RASELQW.....	0	2	0	5
2	669W	3RB9	A	192	200ELKWS--ASSP....	0	5	0	4
3	669W	4TR7	A	193	201ELKWS--ASSP....	0	5	0	4
4	669W	6FVO	A	192	200ELKWS--ASSP....	0	5	0	4
5	669W	5AGU	A	192	200ELKWS--ASSP....	0	5	0	4
6	669W	3P16	A	192	200ELKWS--ASSP....	0	3	0	6
7	669W	1CS6	A	317	327	..GSDLRWSCVAS.....	0	7	0	4
8	669W	5W49	A	73	80	..GAEVQWSS.....	0	5	0	3
9	669W	4PFJ	A	73	80	..GAEVQWSS.....	0	5	0	3
10	669W	1A7A	A	73	80	..GAEVQWSS.....	0	5	0	3
11	669W	1LI4	A	73	80	..GAEVQWSS.....	0	5	0	3
12	669W	4PGF	A	73	80	..GAEVQWSS.....	0	5	0	3
13	669W	3NJ4	A	73	80	..GAEVQWSS.....	0	5	0	3
14	669W	5BP4	A	1896	1914SELDWSSAAAASP....	3	2	0	7
15	669W	3G1U	A	70	77	..GAELRWSS.....	0	5	0	3
16	669W	5G5R	A	361	368	..RGSSLEWS.....	0	0	0	8
17	669W	2VMH	A	913	920SELEWKSA.....	3	2	0	3
18	669W	2VMI	A	913	920SELEWKSA.....	3	2	0	3
19	669W	2K3A	A	99	106	..GSILQ-STA.....	0	4	0	4
20	669W	2VMG	A	40	47SELEWKSA.....	3	2	0	3
21	669W	4QI8	A	112	125	..GSQLTWSSNGKSSF...	0	4	0	10
22	669W	6O8W	k	41	51	..GNALAWSSAGS.....	0	6	0	5
23	669W	7NHK	l	41	51	..GNALAWSSAGS.....	3	6	0	2
24	669W	7NHN	l	41	51	..GNALAWSSAGS.....	3	6	0	2
25	669W	5UE2	A	10	14SELQW.....	5	0	0	0
26	669W	2MZH	A	10	14SELQW.....	3	0	0	2
27	669W	2MZE	A	10	14SELQW.....	5	0	0	0
28	669W	5E9Q	A	58	66	..SRGSALQW.....	7	0	0	1
29	669W	2XBM	A	58	66	..SRGSALQW.....	7	0	0	1
30	669W	3P8Z	A	58	66	..SRGSALQW.....	7	0	0	1
31	669W	4CTJ	A	58	66	..SRGSALQW.....	7	0	0	1
32	669W	4L68	A	395	403	..SNRG-ELDWS.....	9	0	0	0
33	669W	4XI6	A	161	167	..RGVDWQW.....	0	1	0	6
34	669W	6LD9	A	224	247	..RDAELHWANATGSPFD..	13	0	0	3
35	669W	6LD7	A	224	247	..RDAELHWANATGSPFD..	13	0	0	3
36	669W	6LD8	A	224	247	..RDAELHWANATGSPFD..	13	0	0	3
37	669W	5IJB	A	79	83SELQW.....	0	1	0	4
38	669W	2Z64	A	79	83SELQW.....	0	1	0	4
39	669W	3VQ1	A	79	83SELQW.....	0	1	0	4
40	669W	5IJC	A	79	83SELQW.....	0	1	0	4
41	669W	4V0Q	A	417	423ENQWDSA.....	4	0	0	3
42	669W	4V0R	A	58	66	..SRGSALQW.....	7	0	0	1
43	669W	5DTO	A	417	423ENQWDSA.....	3	0	0	4
44	669W	5CCV	A	417	423ENQWDSA.....	0	0	2	5
45	669W	3F5W	C	23	31	..GSALQWRAA.....	0	0	0	9
46	669W	5MYJ	AK	39	61	..GNALAWSSAGSTPF...	4	4	0	6
47	669W	3PJS	K	23	31	..GSALQWRAA.....	0	8	0	1
48	669W	4PMQ	A	125	136	..RGSELH--AAAGGP....	9	0	0	3
49	669W	4PMO	A	125	136	..RGSELH--AAAGGP....	9	0	0	3
50	669W	4PMN	A	125	136	..RGSELH--AAAGGP....	9	0	0	3
51	669W	2D4Z	A	528	534ELSWSSA.....	0	0	6	1
52	669G	1FWK	A	94	104	..GSGL-GSSAASS.....	7	0	0	4
53	669G	3GFU	B	156	167	..RGSELAGSAAA.....	6	0	0	5
54	669G	2J6R	A	167	178	..RGSELAGSAAA.....	6	0	0	5
55	669G	2J6G	A	167	178	..RGSELAGSAAA.....	6	0	0	5
56	669G	4WEM	A	167	178	..RGSELAGSAAA.....	6	0	0	5
57	669G	4WEN	A	167	178	..RGSELAGSAAA.....	6	0	0	5
58	669G	4FZV	A	109	138ELQGQSAAPSPFDR.	1	0	0	13
59	669G	4FP9	A	109	138ELQGQSAAPSPFDR.	1	0	0	13
60	669G	7OIC	x	109	138ELQGQSAAPSPFDR.	2	0	0	12
61	669G	5O0K	A	306	318SDLEGCAVASGPF...	4	0	0	9

	Variante	Pdb	Chain	Start	End	Aligned seq	Helical	Sheet	Loop	Coil
62	669G	5O0P	A	306	318SDLEGCAVASGPF...	4	0	0	9
63	669G	2CVP	A	530	539ELEGSSAVTS.....	3	0	0	7
64	669G	1U0E	A	529	538ELEGSSAVTS.....	2	0	0	8
65	669G	2I7N	A	490	498LQGS AVASS.....	0	3	0	6
66	669G	3SMP	A	490	498LQGS AVASS.....	0	3	0	6
67	669G	3J16	B	346	352DLQNDSA.....	0	0	7	0
68	669G	2KK1	A	104	111ELQVSSAA.....	8	0	0	0
69	669G	6WPX	A	454	467DLSGKTADNSPFNR.	0	9	0	5
70	669G	2LM1	A	243	248ELQGSS.....	1	0	0	5
71	669G	2VUP	A	-2	11	..RG---GSSAASSIFD..	4	0	0	8
72	669G	4PMQ	A	125	136	..RGSELH--AAAGGP....	9	0	0	3
73	669G	4PMO	A	125	136	..RGSELH--AAAGGP....	9	0	0	3
74	669G	4PMN	A	125	136	..RGSELH--AAAGGP....	9	0	0	3
75	669G	1ATN	D	220	236	...GSLQSSSAA--PFD..	6	2	0	5
76	669G	1DNK	A	220	236	...GSLQSSSAA--PFD..	6	2	0	5
77	669G	7OTS	A	192	198ELQGSAA.....	5	0	0	2
78	669G	4P52	A	95	104	..GSGL-GSSAAS.....	6	0	0	4
79	669G	2WHD	A	-1	9	..RGSHMEGSAAA.....	0	0	2	9
80	669G	6XTX	4	130	137DLQSDGAA.....	0	0	0	8
81	669G	6OGD	A	176	183ELDGSNQA.....	2	0	0	6
82	669G	6PSY	A	1300	1315	..RGGELQDASA--NPFN..	0	0	10	4
83	669G	6PSX	A	1300	1315	..RGGELQDASA--NPFN..	0	0	0	14
84	669G	6ROH	A	1300	1315	..RGGELQDASA--NPFN..	0	0	10	4
85	669G	6ROJ	A	1306	1321	..RGGELQDASA--NPFN..	0	0	0	14

Tabelle A21 Zugriffscodes für die Gerstenhomologe und die Vorhersage des Unordnungsgehalts.

Protein	Barley-Akzession	Sequenzlänge	Unordnung[%]
ELF3	G9C4W7	765	48,37
PHYB	XP_044981766.1	1168	4,2
ELF4	C6ZKH8	120	39,17
PCL1	XP_044973598.1	274	17,88
COP1	KAE8814141.1	693	14,29
TIC	XP_044965263.1	1669	66,69
TOC1	XP_044951019.1	522	18,2
GI	XP_044975087.1	1155	7,79
CCA1	AEW48245.1	717	27,89
PIF4	XP_044984654.1	488	34,84

Tabelle A22 Heritabilitäten für Parameter der SensyPAM-Versuche.

Variable	Temperatur	H ²
Periode	HT	0,66
Periode	OT	0,66
Amplitude	HT	0,81
Amplitude	OT	0,74
Phase	HT	0,78
Phase	OT	0,70
Fehler	HT	0,70
Fehler	OT	0,77

Tabelle A23 ANOVA-Ergebnisse der SensyPAM-Versuche.

Merkmal	Effekt	Num DF	Den DF	F Value	Pr > F
Periode	HEBLinie	45	946	5,48	<,0001
Periode	Temperatur	1	946	47,58	<,0001
Periode	Temperatur*HEBLinie	45	946	5,31	<,0001
Amplitude	HEBLinie	45	947	9,56	<,0001
Amplitude	Temperatur	1	947	2,11	0,1466
Amplitude	Temperatur*HEBLinie	45	947	4,31	<,0001
Phase	HEBLinie	45	957	7,75	<,0001
Phase	Temperatur	1	957	112,19	<,0001
Phase	Temperatur*HEBLinie	45	957	14,32	<,0001
Fehler	HEBLinie	45	962	7,59	<,0001
Fehler	Temperatur	1	962	32,16	<,0001
Fehler	Temperatur*HEBLinie	45	962	2,92	<,0001

Tabelle A24 ANOVA-Ergebnisse Temperatur- bzw. *ELF3*-Allel-Effekte.

Merkmal	Klassifizierungsvariable	Effekt	Num DF	Den DF	F Value	Pr > F
Periode	HT	<i>ELF3</i> -Allel	1	522	2,85	0,0919
Periode	OT	<i>ELF3</i> -Allel	1	512	11,85	0,0006
Amplitude	HT	<i>ELF3</i> -Allel	1	514	6,41	0,0116
Amplitude	OT	<i>ELF3</i> -Allel	1	521	5,38	0,0208
Phase	HT	<i>ELF3</i> -Allel	1	525	2,24	0,1354
Phase	OT	<i>ELF3</i> -Allel	1	520	0,78	0,377
Periode	<i>Hsp</i>	Temperatur	1	516	3,51	0,0616
Periode	<i>Hv</i>	Temperatur	1	518	43,73	<,0001
Amplitude	<i>Hsp</i>	Temperatur	1	525	0,35	0,5524
Amplitude	<i>Hv</i>	Temperatur	1	510	0,73	0,3932
Phase	<i>Hsp</i>	Temperatur	1	522	39,99	<,0001
Phase	<i>Hv</i>	Temperatur	1	523	20,54	<,0001
dPeriode		<i>ELF3</i> -Allel	1	515	21,25	<,0001
dAmplitude		<i>ELF3</i> -Allel	1	520	0,64	0,4223
dPhase		<i>ELF3</i> -Allel	1	523	2,46	0,117

Tabelle A25 Deskriptive Statistik für jede einzelne HIF-Linie im SensyPAM-Versuch.

HEB Familie	<i>ELF3</i> -Allel	Merkmal	Temp	N	Mittelwert	SD	Min	Max	CV
01_122	<i>Hsp</i>	Periode	HT	11	27,69	1,68	24,77	29,92	6,06
01_122	<i>Hsp</i>	Periode	OT	12	27,72	1,78	25,12	30,98	6,44
01_122	<i>Hv</i>	Periode	HT	12	26,63	3,26	22,17	31,88	12,26
01_122	<i>Hv</i>	Periode	OT	12	26,62	2,71	22,06	30,71	10,17
01_123	<i>Hsp</i>	Periode	HT	12	28,89	2,32	24,74	32,38	8,04
01_123	<i>Hsp</i>	Periode	OT	9	27,37	0,39	26,93	27,99	1,44
01_123	<i>Hv</i>	Periode	HT	12	28,06	1,97	24,94	31,08	7,02
01_123	<i>Hv</i>	Periode	OT	10	29,01	0,85	27,69	30,40	2,92
02_020	<i>Hsp</i>	Periode	HT	11	26,23	2,51	22,84	29,73	9,59
02_020	<i>Hsp</i>	Periode	OT	9	26,21	0,37	25,63	26,78	1,42
02_020	<i>Hv</i>	Periode	HT	12	26,76	2,84	22,44	31,82	10,61
02_020	<i>Hv</i>	Periode	OT	12	28,41	3,05	22,90	32,77	10,74
03_140	<i>Hsp</i>	Periode	HT	12	26,28	1,45	23,80	28,62	5,52
03_140	<i>Hsp</i>	Periode	OT	12	26,40	1,86	24,99	29,84	7,03
03_140	<i>Hv</i>	Periode	HT	12	26,32	2,12	23,84	30,15	8,05
03_140	<i>Hv</i>	Periode	OT	11	25,46	1,33	23,44	27,59	5,21
06_116	<i>Hsp</i>	Periode	HT	12	28,46	2,15	25,14	32,00	7,57
06_116	<i>Hsp</i>	Periode	OT	12	27,03	2,35	24,54	31,28	8,71
06_116	<i>Hv</i>	Periode	HT	10	28,19	1,39	26,15	31,06	4,94
06_116	<i>Hv</i>	Periode	OT	11	26,89	1,88	24,28	29,31	6,99
06_122	<i>Hsp</i>	Periode	HT	12	25,96	1,48	23,98	28,79	5,71
06_122	<i>Hsp</i>	Periode	OT	10	29,57	1,98	26,33	32,72	6,71
06_122	<i>Hv</i>	Periode	HT	12	25,60	1,43	23,15	28,16	5,59
06_122	<i>Hv</i>	Periode	OT	11	26,26	1,71	23,06	29,28	6,53
07_020	<i>Hsp</i>	Periode	HT	12	27,15	2,05	23,54	30,74	7,55
07_020	<i>Hsp</i>	Periode	OT	12	27,98	2,77	23,42	32,14	9,89
07_020	<i>Hv</i>	Periode	HT	12	27,95	1,62	25,17	30,88	5,78
07_020	<i>Hv</i>	Periode	OT	12	26,85	2,86	23,37	32,14	10,63
10_003	<i>Hsp</i>	Periode	HT	12	28,18	1,55	25,95	31,05	5,50
10_003	<i>Hsp</i>	Periode	OT	11	25,58	0,79	24,43	27,31	3,10
10_003	<i>Hv</i>	Periode	HT	12	28,65	2,78	24,29	32,33	9,70
10_003	<i>Hv</i>	Periode	OT	12	26,55	2,84	23,22	32,52	10,69
10_190	<i>Hsp</i>	Periode	HT	12	28,17	2,20	23,49	30,81	7,82
10_190	<i>Hsp</i>	Periode	OT	10	26,12	0,55	25,29	26,99	2,12
10_190	<i>Hv</i>	Periode	HT	10	28,41	0,85	27,00	29,96	2,98
10_190	<i>Hv</i>	Periode	OT	12	27,95	3,33	22,58	33,72	11,92
12_001	<i>Hsp</i>	Periode	HT	10	27,16	1,28	25,44	29,37	4,70
12_001	<i>Hsp</i>	Periode	OT	11	25,87	1,50	23,88	27,65	5,81
12_001	<i>Hv</i>	Periode	HT	8	28,59	1,67	26,32	31,37	5,84
12_001	<i>Hv</i>	Periode	OT	7	26,20	1,89	23,24	29,38	7,21
12_154	<i>Hsp</i>	Periode	HT	11	27,80	1,92	23,74	30,50	6,92
12_154	<i>Hsp</i>	Periode	OT	12	31,03	1,70	28,03	33,99	5,47
12_154	<i>Hv</i>	Periode	HT	10	27,98	1,62	24,93	30,71	5,77
12_154	<i>Hv</i>	Periode	OT	11	31,12	0,93	29,80	32,38	3,00
14_136	<i>Hsp</i>	Periode	HT	12	27,99	3,05	23,90	34,00	10,91
14_136	<i>Hsp</i>	Periode	OT	12	30,45	3,46	23,89	34,00	11,38
14_136	<i>Hv</i>	Periode	HT	12	29,14	2,08	26,40	31,95	7,13
14_136	<i>Hv</i>	Periode	OT	12	30,68	3,93	22,80	34,00	12,80
15_052	<i>Hsp</i>	Periode	HT	12	26,81	2,03	24,74	30,67	7,55
15_052	<i>Hsp</i>	Periode	OT	12	28,15	2,76	22,06	31,01	9,81
15_052	<i>Hv</i>	Periode	HT	11	24,20	0,76	23,06	25,63	3,12
15_052	<i>Hv</i>	Periode	OT	11	28,93	1,52	26,75	31,39	5,25
15_053	<i>Hsp</i>	Periode	HT	12	27,03	2,02	24,04	30,49	7,49
15_053	<i>Hsp</i>	Periode	OT	12	27,44	3,43	22,09	33,77	12,51
15_053	<i>Hv</i>	Periode	HT	12	26,92	2,62	24,39	32,29	9,73
15_053	<i>Hv</i>	Periode	OT	12	29,48	2,03	27,67	34,00	6,90
15_082	<i>Hsp</i>	Periode	HT	12	26,64	0,93	25,00	27,99	3,48
15_082	<i>Hsp</i>	Periode	OT	11	26,73	1,34	24,03	29,14	5,01

HEB Familie	ELF3- Allel	Merkmal	Temp	N	Mittelwert	SD	Min	Max	CV
15_082	Hv	Periode	HT	10	25,04	1,00	23,42	26,17	3,98
15_082	Hv	Periode	OT	11	29,42	1,72	27,36	31,88	5,85
16_105	Hsp	Periode	HT	12	26,60	0,85	25,00	27,90	3,19
16_105	Hsp	Periode	OT	10	26,58	1,99	22,43	29,18	7,49
16_105	Hv	Periode	HT	12	26,12	1,73	22,71	29,18	6,64
16_105	Hv	Periode	OT	10	29,22	0,77	27,95	30,38	2,64
17_041	Hsp	Periode	HT	10	25,51	1,62	22,84	28,46	6,35
17_041	Hsp	Periode	OT	9	26,03	0,64	24,93	26,94	2,44
17_041	Hv	Periode	HT	12	24,69	1,90	22,45	27,98	7,69
17_041	Hv	Periode	OT	12	28,43	1,92	25,52	31,95	6,74
18_062	Hsp	Periode	HT	11	25,89	1,01	24,44	27,91	3,88
18_062	Hsp	Periode	OT	11	26,47	0,65	25,54	27,79	2,46
18_062	Hv	Periode	HT	11	24,32	0,61	23,32	25,10	2,50
18_062	Hv	Periode	OT	11	27,73	1,06	26,05	29,44	3,83
21_040	Hsp	Periode	HT	11	26,70	0,44	25,96	27,43	1,65
21_040	Hsp	Periode	OT	11	26,72	1,09	25,07	28,73	4,07
21_040	Hv	Periode	HT	11	26,37	1,08	24,97	28,73	4,10
21_040	Hv	Periode	OT	12	28,64	2,54	25,70	32,65	8,86
22_040	Hsp	Periode	HT	9	26,66	0,68	25,44	27,43	2,54
22_040	Hsp	Periode	OT	12	27,14	2,36	24,09	31,59	8,71
22_040	Hv	Periode	HT	12	27,03	1,48	24,25	29,15	5,46
22_040	Hv	Periode	OT	12	25,49	2,53	21,78	28,28	9,93
23_025	Hsp	Periode	HT	12	26,88	1,79	24,62	29,91	6,66
23_025	Hsp	Periode	OT	12	27,99	3,11	23,82	33,95	11,12
23_025	Hv	Periode	HT	12	26,52	1,32	23,77	28,20	4,96
23_025	Hv	Periode	OT	12	28,98	2,03	26,65	33,39	7,00
23_036	Hsp	Periode	HT	12	27,21	1,03	26,00	28,81	3,79
23_036	Hsp	Periode	OT	10	27,80	0,63	26,91	29,16	2,26
23_036	Hv	Periode	HT	12	26,46	1,07	24,66	28,04	4,03
23_036	Hv	Periode	OT	12	30,84	1,39	28,17	33,22	4,50
25_002	Hsp	Periode	HT	12	25,97	2,89	22,65	31,15	11,11
25_002	Hsp	Periode	OT	12	27,08	1,35	25,61	29,99	4,98
25_002	Hv	Periode	HT	11	25,73	1,23	24,39	28,52	4,77
25_002	Hv	Periode	OT	12	28,50	3,06	23,01	32,79	10,75
01_122	Hsp	Amplitude	HT	11	0,026	0,011	0,010	0,045	43,11
01_122	Hsp	Amplitude	OT	11	0,028	0,013	0,015	0,054	47,18
01_122	Hv	Amplitude	HT	11	0,027	0,010	0,015	0,045	38,12
01_122	Hv	Amplitude	OT	12	0,023	0,006	0,013	0,032	26,47
01_123	Hsp	Amplitude	HT	12	0,027	0,012	0,015	0,052	44,10
01_123	Hsp	Amplitude	OT	11	0,033	0,010	0,020	0,053	29,66
01_123	Hv	Amplitude	HT	10	0,016	0,006	0,008	0,025	36,60
01_123	Hv	Amplitude	OT	10	0,023	0,006	0,015	0,034	23,95
02_020	Hsp	Amplitude	HT	10	0,013	0,004	0,008	0,020	33,05
02_020	Hsp	Amplitude	OT	11	0,021	0,011	0,006	0,037	52,52
02_020	Hv	Amplitude	HT	10	0,016	0,008	0,008	0,035	49,34
02_020	Hv	Amplitude	OT	12	0,019	0,007	0,010	0,033	38,79
03_140	Hsp	Amplitude	HT	12	0,029	0,010	0,015	0,045	34,16
03_140	Hsp	Amplitude	OT	12	0,029	0,006	0,020	0,040	19,52
03_140	Hv	Amplitude	HT	9	0,022	0,005	0,010	0,028	24,68
03_140	Hv	Amplitude	OT	10	0,024	0,004	0,017	0,032	16,86
06_116	Hsp	Amplitude	HT	11	0,030	0,015	0,013	0,058	50,02
06_116	Hsp	Amplitude	OT	12	0,031	0,010	0,013	0,048	31,07
06_116	Hv	Amplitude	HT	12	0,032	0,017	0,010	0,067	53,21
06_116	Hv	Amplitude	OT	12	0,030	0,008	0,017	0,040	26,08
06_122	Hsp	Amplitude	HT	10	0,027	0,006	0,015	0,033	22,82
06_122	Hsp	Amplitude	OT	12	0,020	0,007	0,008	0,032	35,88
06_122	Hv	Amplitude	HT	12	0,031	0,024	0,008	0,075	77,69
06_122	Hv	Amplitude	OT	12	0,019	0,009	0,012	0,040	46,19
07_020	Hsp	Amplitude	HT	12	0,043	0,015	0,018	0,068	35,91
07_020	Hsp	Amplitude	OT	11	0,026	0,014	0,010	0,060	52,35
07_020	Hv	Amplitude	HT	12	0,050	0,016	0,027	0,077	32,81
07_020	Hv	Amplitude	OT	12	0,022	0,008	0,010	0,033	35,46
10_003	Hsp	Amplitude	HT	11	0,047	0,009	0,030	0,060	19,59
10_003	Hsp	Amplitude	OT	12	0,035	0,012	0,013	0,057	35,19
10_003	Hv	Amplitude	HT	12	0,032	0,012	0,015	0,052	36,34
10_003	Hv	Amplitude	OT	11	0,028	0,009	0,013	0,045	31,62
10_190	Hsp	Amplitude	HT	11	0,024	0,009	0,012	0,038	37,22
10_190	Hsp	Amplitude	OT	10	0,021	0,006	0,012	0,028	27,52
10_190	Hv	Amplitude	HT	12	0,022	0,013	0,008	0,050	59,39
10_190	Hv	Amplitude	OT	11	0,027	0,005	0,017	0,034	18,93
12_001	Hsp	Amplitude	HT	11	0,028	0,008	0,017	0,042	28,81
12_001	Hsp	Amplitude	OT	11	0,029	0,011	0,015	0,050	36,43
12_001	Hv	Amplitude	HT	8	0,023	0,006	0,013	0,033	27,09
12_001	Hv	Amplitude	OT	8	0,016	0,005	0,008	0,024	32,04
12_154	Hsp	Amplitude	HT	11	0,015	0,006	0,007	0,025	36,87
12_154	Hsp	Amplitude	OT	12	0,023	0,014	0,012	0,045	57,77
12_154	Hv	Amplitude	HT	12	0,012	0,004	0,005	0,020	32,54
12_154	Hv	Amplitude	OT	10	0,018	0,005	0,011	0,027	25,85
14_136	Hsp	Amplitude	HT	11	0,037	0,010	0,022	0,060	28,55
14_136	Hsp	Amplitude	OT	12	0,026	0,009	0,012	0,040	32,31
14_136	Hv	Amplitude	HT	12	0,037	0,023	0,010	0,069	61,30
14_136	Hv	Amplitude	OT	11	0,024	0,011	0,010	0,046	46,13
15_052	Hsp	Amplitude	HT	12	0,041	0,011	0,023	0,058	27,76

HEB Familie	ELF3- Allel	Merkmal	Temp	N	Mittelwert	SD	Min	Max	CV
15_052	Hsp	Amplitude	OT	12	0,033	0,013	0,015	0,058	40,47
15_052	Hv	Amplitude	HT	11	0,031	0,009	0,018	0,043	28,14
15_052	Hv	Amplitude	OT	10	0,028	0,011	0,015	0,053	37,96
15_053	Hsp	Amplitude	HT	12	0,018	0,006	0,008	0,027	33,98
15_053	Hsp	Amplitude	OT	11	0,019	0,004	0,013	0,025	20,24
15_053	Hv	Amplitude	HT	11	0,020	0,007	0,010	0,032	34,61
15_053	Hv	Amplitude	OT	11	0,026	0,008	0,008	0,037	31,93
15_082	Hsp	Amplitude	HT	13	0,034	0,012	0,015	0,052	34,73
15_082	Hsp	Amplitude	OT	13	0,038	0,015	0,018	0,058	38,09
15_082	Hv	Amplitude	HT	10	0,027	0,008	0,018	0,042	29,64
15_082	Hv	Amplitude	OT	11	0,048	0,020	0,013	0,075	40,97
16_105	Hsp	Amplitude	HT	11	0,022	0,005	0,013	0,030	21,49
16_105	Hsp	Amplitude	OT	11	0,027	0,008	0,016	0,042	29,72
16_105	Hv	Amplitude	HT	11	0,021	0,005	0,013	0,028	24,38
16_105	Hv	Amplitude	OT	12	0,040	0,014	0,015	0,060	34,26
17_041	Hsp	Amplitude	HT	9	0,018	0,002	0,015	0,022	11,13
17_041	Hsp	Amplitude	OT	11	0,018	0,008	0,008	0,034	44,23
17_041	Hv	Amplitude	HT	11	0,017	0,004	0,012	0,025	22,08
17_041	Hv	Amplitude	OT	12	0,027	0,009	0,010	0,040	33,18
18_062	Hsp	Amplitude	HT	12	0,032	0,006	0,020	0,040	20,13
18_062	Hsp	Amplitude	OT	11	0,045	0,021	0,013	0,067	46,03
18_062	Hv	Amplitude	HT	12	0,026	0,011	0,012	0,050	42,98
18_062	Hv	Amplitude	OT	12	0,038	0,019	0,017	0,080	49,47
21_040	Hsp	Amplitude	HT	11	0,032	0,005	0,023	0,038	15,08
21_040	Hsp	Amplitude	OT	12	0,047	0,019	0,016	0,070	39,81
21_040	Hv	Amplitude	HT	11	0,023	0,006	0,015	0,035	24,16
21_040	Hv	Amplitude	OT	11	0,030	0,010	0,015	0,050	35,03
22_040	Hsp	Amplitude	HT	12	0,034	0,013	0,013	0,057	36,87
22_040	Hsp	Amplitude	OT	12	0,038	0,011	0,025	0,060	28,10
22_040	Hv	Amplitude	HT	12	0,042	0,009	0,028	0,062	22,49
22_040	Hv	Amplitude	OT	11	0,030	0,012	0,012	0,043	39,03
23_025	Hsp	Amplitude	HT	12	0,022	0,007	0,012	0,034	32,16
23_025	Hsp	Amplitude	OT	12	0,020	0,008	0,008	0,032	39,09
23_025	Hv	Amplitude	HT	11	0,016	0,004	0,012	0,023	24,01
23_025	Hv	Amplitude	OT	12	0,022	0,013	0,005	0,048	58,46
23_036	Hsp	Amplitude	HT	12	0,035	0,009	0,022	0,050	26,56
23_036	Hsp	Amplitude	OT	12	0,043	0,018	0,020	0,077	41,31
23_036	Hv	Amplitude	HT	12	0,029	0,008	0,015	0,043	27,12
23_036	Hv	Amplitude	OT	12	0,032	0,006	0,022	0,040	18,69
25_002	Hsp	Amplitude	HT	12	0,027	0,012	0,010	0,047	43,39
25_002	Hsp	Amplitude	OT	12	0,028	0,011	0,016	0,052	39,46
25_002	Hv	Amplitude	HT	11	0,019	0,005	0,012	0,030	27,80
25_002	Hv	Amplitude	OT	12	0,026	0,008	0,013	0,040	31,24
01_122	Hsp	Phase	HT	12	15,81	2,38	12,21	19,43	15,06
01_122	Hsp	Phase	OT	12	13,97	3,35	9,27	19,44	23,99
01_122	Hv	Phase	HT	12	16,96	2,88	12,55	21,53	17,01
01_122	Hv	Phase	OT	12	13,00	2,92	9,53	17,39	22,43
01_123	Hsp	Phase	HT	12	14,60	2,98	10,50	19,44	20,44
01_123	Hsp	Phase	OT	12	13,87	3,22	8,76	19,17	23,22
01_123	Hv	Phase	HT	12	15,26	2,73	11,33	19,06	17,90
01_123	Hv	Phase	OT	12	14,47	2,32	10,52	17,37	16,02
02_020	Hsp	Phase	HT	10	14,13	2,00	9,51	15,77	14,18
02_020	Hsp	Phase	OT	11	11,07	4,00	6,42	19,11	36,13
02_020	Hv	Phase	HT	12	13,87	2,14	9,81	17,07	15,46
02_020	Hv	Phase	OT	12	12,01	3,34	8,22	19,29	27,82
03_140	Hsp	Phase	HT	12	16,86	1,10	14,30	18,02	6,51
03_140	Hsp	Phase	OT	10	11,28	0,83	10,07	12,35	7,34
03_140	Hv	Phase	HT	12	16,42	2,12	12,54	20,43	12,91
03_140	Hv	Phase	OT	11	14,37	1,91	12,12	17,94	13,32
06_116	Hsp	Phase	HT	12	15,36	2,92	9,02	18,83	19,01
06_116	Hsp	Phase	OT	12	13,31	3,97	6,96	18,60	29,87
06_116	Hv	Phase	HT	12	16,62	2,37	11,09	19,80	14,28
06_116	Hv	Phase	OT	11	13,24	2,35	9,43	16,76	17,77
06_122	Hsp	Phase	HT	11	15,70	2,48	10,02	18,40	15,81
06_122	Hsp	Phase	OT	12	8,51	4,26	1,80	15,51	50,04
06_122	Hv	Phase	HT	12	14,68	3,85	8,15	19,00	26,22
06_122	Hv	Phase	OT	12	10,28	2,40	5,80	14,55	23,35
07_020	Hsp	Phase	HT	11	16,58	1,35	14,36	18,08	8,15
07_020	Hsp	Phase	OT	12	13,76	3,27	7,40	19,55	23,74
07_020	Hv	Phase	HT	11	16,92	1,37	13,86	18,71	8,12
07_020	Hv	Phase	OT	10	15,32	1,14	12,57	16,29	7,45
10_003	Hsp	Phase	HT	12	16,31	2,18	12,67	18,91	13,36
10_003	Hsp	Phase	OT	12	13,99	3,16	9,34	18,44	22,60
10_003	Hv	Phase	HT	11	14,53	2,52	11,61	20,22	17,36
10_003	Hv	Phase	OT	12	15,12	3,82	7,64	21,22	25,26
10_190	Hsp	Phase	HT	12	16,75	2,20	12,27	19,98	13,11
10_190	Hsp	Phase	OT	12	15,16	4,64	6,93	20,14	30,58
10_190	Hv	Phase	HT	12	16,92	1,62	14,17	18,98	9,60
10_190	Hv	Phase	OT	12	14,61	3,14	9,90	19,47	21,47
12_001	Hsp	Phase	HT	10	15,02	1,45	12,62	17,41	9,66
12_001	Hsp	Phase	OT	11	10,97	2,88	7,94	17,56	26,24
12_001	Hv	Phase	HT	9	15,50	2,28	12,21	19,06	14,69
12_001	Hv	Phase	OT	8	9,18	2,51	6,42	14,33	27,35

HEB Familie	ELF3- Allel	Merkmal	Temp	N	Mittelwert	SD	Min	Max	CV
12_154	Hsp	Phase	HT	10	20,36	1,65	18,20	22,75	8,09
12_154	Hsp	Phase	OT	12	9,60	3,24	4,62	13,34	33,76
12_154	Hv	Phase	HT	12	12,49	3,31	6,88	17,90	26,50
12_154	Hv	Phase	OT	12	11,75	2,35	7,04	15,98	19,96
14_136	Hsp	Phase	HT	11	19,39	1,21	17,41	21,72	6,22
14_136	Hsp	Phase	OT	11	9,44	2,18	6,57	12,50	23,05
14_136	Hv	Phase	HT	12	17,95	1,89	13,95	21,22	10,53
14_136	Hv	Phase	OT	11	7,97	1,05	6,75	10,12	13,21
15_052	Hsp	Phase	HT	12	18,50	0,89	17,46	20,16	4,82
15_052	Hsp	Phase	OT	12	12,36	2,66	8,43	17,14	21,48
15_052	Hv	Phase	HT	12	19,62	1,50	17,28	22,05	7,65
15_052	Hv	Phase	OT	12	12,91	2,28	9,37	15,95	17,68
15_053	Hsp	Phase	HT	12	18,61	1,41	16,62	21,70	7,60
15_053	Hsp	Phase	OT	12	9,21	2,71	5,45	15,04	29,48
15_053	Hv	Phase	HT	11	18,99	1,26	15,94	20,24	6,61
15_053	Hv	Phase	OT	11	12,89	1,40	10,25	15,15	10,88
15_082	Hsp	Phase	HT	13	17,02	2,13	13,17	19,99	12,54
15_082	Hsp	Phase	OT	12	17,44	1,91	14,31	20,81	10,93
15_082	Hv	Phase	HT	10	17,89	1,27	15,79	19,33	7,10
15_082	Hv	Phase	OT	11	16,24	2,00	12,88	18,91	12,30
16_105	Hsp	Phase	HT	12	14,09	2,98	8,88	17,74	21,12
16_105	Hsp	Phase	OT	11	17,91	1,12	15,75	19,69	6,25
16_105	Hv	Phase	HT	12	12,57	3,90	5,85	17,86	31,05
16_105	Hv	Phase	OT	12	16,39	1,72	13,37	18,58	10,48
17_041	Hsp	Phase	HT	9	16,35	1,40	13,76	17,86	8,58
17_041	Hsp	Phase	OT	11	14,61	3,84	7,46	20,02	26,31
17_041	Hv	Phase	HT	12	13,85	3,48	7,46	19,20	25,15
17_041	Hv	Phase	OT	12	16,51	2,14	12,20	19,75	12,98
18_062	Hsp	Phase	HT	12	16,78	4,15	8,44	22,27	24,72
18_062	Hsp	Phase	OT	10	18,34	0,55	17,41	18,91	3,01
18_062	Hv	Phase	HT	12	11,81	4,98	4,30	20,56	42,17
18_062	Hv	Phase	OT	11	18,04	0,69	17,24	19,52	3,81
21_040	Hsp	Phase	HT	12	16,09	1,40	14,27	17,97	8,73
21_040	Hsp	Phase	OT	12	18,14	1,24	16,29	20,44	6,82
21_040	Hv	Phase	HT	12	16,37	1,75	13,20	19,44	10,69
21_040	Hv	Phase	OT	12	17,16	2,42	13,66	20,79	14,11
22_040	Hsp	Phase	HT	11	16,97	3,40	9,70	21,10	20,01
22_040	Hsp	Phase	OT	10	17,63	1,73	14,35	19,95	9,83
22_040	Hv	Phase	HT	11	17,46	2,22	14,27	20,91	12,70
22_040	Hv	Phase	OT	11	16,57	1,99	11,92	19,33	11,99
23_025	Hsp	Phase	HT	12	13,29	5,55	2,05	19,77	41,73
23_025	Hsp	Phase	OT	10	16,83	1,03	15,03	18,62	6,13
23_025	Hv	Phase	HT	11	17,34	1,61	14,71	19,23	9,27
23_025	Hv	Phase	OT	12	16,12	1,87	13,56	18,66	11,59
23_036	Hsp	Phase	HT	12	15,55	2,04	12,60	19,18	13,10
23_036	Hsp	Phase	OT	11	17,90	0,90	16,23	19,51	5,01
23_036	Hv	Phase	HT	10	16,15	1,80	12,69	18,93	11,13
23_036	Hv	Phase	OT	11	16,73	1,41	14,50	19,02	8,42
25_002	Hsp	Phase	HT	12	9,64	6,27	2,04	20,23	65,10
25_002	Hsp	Phase	OT	10	16,92	2,08	13,10	21,08	12,28
25_002	Hv	Phase	HT	11	9,01	3,53	3,22	15,50	39,11
25_002	Hv	Phase	OT	12	15,07	3,24	9,60	18,61	21,50
01_122	Hsp	dPeriode		11	0,02	1,99	-4,48	1,91	193,90
01_122	Hv	dPeriode		12	0,00	2,90	-3,71	5,89	686,63
01_123	Hsp	dPeriode		12	1,09	1,97	-1,50	4,56	101,81
01_123	Hv	dPeriode		11	-0,08	1,35	-2,29	2,41	83,82
02_020	Hsp	dPeriode		11	0,13	3,19	-3,69	6,36	124,99
02_020	Hv	dPeriode		12	-1,65	3,56	-6,85	5,11	97,84
03_140	Hsp	dPeriode		12	-0,11	2,15	-3,40	3,35	80,88
03_140	Hv	dPeriode		10	0,42	1,19	-1,41	2,71	102,79
06_116	Hsp	dPeriode		12	1,44	3,54	-4,52	6,49	102,46
06_116	Hv	dPeriode		12	-0,13	2,62	-5,42	4,02	80,25
06_122	Hsp	dPeriode		12	-2,28	3,22	-6,67	3,53	98,59
06_122	Hv	dPeriode		11	-0,68	1,63	-3,04	2,19	97,60
07_020	Hsp	dPeriode		12	-0,83	1,99	-3,28	2,36	97,60
07_020	Hv	dPeriode		9	1,55	1,36	0,57	4,32	100,88
10_003	Hsp	dPeriode		11	1,83	1,55	-0,89	4,96	100,85
10_003	Hv	dPeriode		12	2,10	4,35	-4,62	9,11	102,07
10_190	Hsp	dPeriode		12	2,03	1,91	-1,33	4,70	100,94
10_190	Hv	dPeriode		12	0,49	3,60	-5,27	5,53	107,34
12_001	Hsp	dPeriode		11	1,66	2,23	-2,21	5,24	101,34
12_001	Hv	dPeriode		9	1,97	3,36	-2,51	7,15	101,70
12_154	Hsp	dPeriode		10	-3,06	1,89	-4,71	1,27	99,38
12_154	Hv	dPeriode		12	-2,85	3,34	-8,87	3,04	98,83
14_136	Hsp	dPeriode		12	-2,46	4,36	-8,84	4,57	98,23
14_136	Hv	dPeriode		10	-2,63	1,69	-5,19	0,91	99,36
15_052	Hsp	dPeriode		11	-1,92	2,86	-6,13	3,95	98,51
15_052	Hv	dPeriode		12	-4,73	2,65	-9,76	-0,77	99,44
15_053	Hsp	dPeriode		12	-0,41	3,37	-5,59	6,52	91,75
15_053	Hv	dPeriode		12	-2,56	3,55	-9,54	4,56	98,62
15_082	Hsp	dPeriode		12	-0,10	1,43	-2,92	1,75	84,97
15_082	Hv	dPeriode		10	-4,50	2,22	-8,14	-1,19	99,51
16_105	Hsp	dPeriode		11	0,58	2,21	-3,33	3,78	103,78

HEB Familie	ELF3- Allel	Merkmal	Temp	N	Mittelwert	SD	Min	Max	CV
16_105	Hv	dPeriode		12	-3,04	1,98	-6,64	0,37	99,35
17_041	Hsp	dPeriode		8	-1,44	0,88	-3,07	-0,15	99,39
17_041	Hv	dPeriode		12	-3,74	2,61	-8,45	0,26	99,30
18_062	Hsp	dPeriode		11	-0,24	1,18	-1,94	1,54	95,04
18_062	Hv	dPeriode		11	-3,41	1,43	-5,60	-1,66	99,58
21_040	Hsp	dPeriode		9	-0,57	0,46	-1,31	-0,09	99,19
21_040	Hv	dPeriode		12	-2,02	2,16	-5,85	0,36	98,93
22_040	Hsp	dPeriode		11	-0,73	1,84	-3,98	2,31	97,48
22_040	Hv	dPeriode		11	1,01	2,29	-1,96	5,93	102,26
23_025	Hsp	dPeriode		12	-1,11	3,73	-7,25	4,66	96,64
23_025	Hv	dPeriode		12	-2,47	2,08	-5,63	0,84	99,16
23_036	Hsp	dPeriode		11	-0,75	1,39	-3,46	1,33	98,13
23_036	Hv	dPeriode		12	-4,38	1,23	-6,59	-2,21	99,72
25_002	Hsp	dPeriode		12	-1,11	3,55	-5,91	4,77	96,81
25_002	Hv	dPeriode		11	-3,27	2,82	-7,46	2,32	99,14
01_122	Hsp	dAmplitude		10	-0,003	0,010	-0,021	0,013	-385,29
01_122	Hv	dAmplitude		10	0,003	0,004	-0,003	0,013	139,51
01_123	Hsp	dAmplitude		12	-0,008	0,010	-0,023	0,008	-126,70
01_123	Hv	dAmplitude		11	-0,008	0,010	-0,023	0,005	-124,18
02_020	Hsp	dAmplitude		11	-0,006	0,008	-0,017	0,007	-147,32
02_020	Hv	dAmplitude		10	-0,002	0,008	-0,020	0,010	-354,50
03_140	Hsp	dAmplitude		12	0,000	0,010	-0,018	0,013	3406,03
03_140	Hv	dAmplitude		12	0,000	0,012	-0,018	0,015	2761,28
06_116	Hsp	dAmplitude		12	0,004	0,018	-0,013	0,037	507,22
06_116	Hv	dAmplitude		12	0,002	0,016	-0,020	0,030	652,30
06_122	Hsp	dAmplitude		12	0,011	0,014	-0,007	0,040	120,07
06_122	Hv	dAmplitude		12	0,012	0,019	-0,005	0,052	161,50
07_020	Hsp	dAmplitude		11	0,019	0,022	-0,032	0,053	117,97
07_020	Hv	dAmplitude		12	0,028	0,015	0,007	0,055	52,72
10_003	Hsp	dAmplitude		11	0,013	0,007	0,002	0,023	58,86
10_003	Hv	dAmplitude		11	0,004	0,010	-0,011	0,018	263,24
10_190	Hsp	dAmplitude		11	-0,002	0,015	-0,027	0,026	-925,81
10_190	Hv	dAmplitude		12	-0,007	0,014	-0,028	0,020	-209,55
12_001	Hsp	dAmplitude		11	-0,001	0,011	-0,020	0,018	-807,16
12_001	Hv	dAmplitude		7	0,007	0,006	-0,002	0,016	92,96
12_154	Hsp	dAmplitude		12	-0,007	0,015	-0,027	0,025	-225,75
12_154	Hv	dAmplitude		11	-0,008	0,006	-0,018	0,002	-77,40
14_136	Hsp	dAmplitude		12	0,013	0,013	0,000	0,037	98,50
14_136	Hv	dAmplitude		12	0,011	0,017	-0,016	0,033	147,29
15_052	Hsp	dAmplitude		12	0,008	0,011	-0,011	0,025	130,01
15_052	Hv	dAmplitude		11	0,001	0,009	-0,010	0,018	1002,31
15_053	Hsp	dAmplitude		12	-0,002	0,006	-0,013	0,005	-262,46
15_053	Hv	dAmplitude		12	-0,005	0,013	-0,025	0,020	-259,35
15_082	Hsp	dAmplitude		13	-0,004	0,018	-0,036	0,032	-480,90
15_082	Hv	dAmplitude		10	-0,020	0,023	-0,048	0,017	-113,91
16_105	Hsp	dAmplitude		11	-0,007	0,008	-0,018	0,006	-129,34
16_105	Hv	dAmplitude		11	-0,021	0,009	-0,036	-0,009	-43,51
17_041	Hsp	dAmplitude		9	0,003	0,004	-0,003	0,010	128,48
17_041	Hv	dAmplitude		12	-0,009	0,011	-0,020	0,011	-125,74
18_062	Hsp	dAmplitude		12	-0,020	0,029	-0,085	0,017	-143,49
18_062	Hv	dAmplitude		12	-0,012	0,013	-0,030	0,013	-106,95
21_040	Hsp	dAmplitude		12	-0,013	0,020	-0,038	0,031	-147,57
21_040	Hv	dAmplitude		11	-0,011	0,015	-0,040	0,015	-143,73
22_040	Hsp	dAmplitude		11	-0,001	0,009	-0,015	0,013	-670,38
22_040	Hv	dAmplitude		11	0,011	0,013	-0,015	0,025	114,38
23_025	Hsp	dAmplitude		12	0,002	0,011	-0,010	0,024	520,91
23_025	Hv	dAmplitude		12	-0,005	0,011	-0,017	0,013	-230,80
23_036	Hsp	dAmplitude		11	-0,003	0,013	-0,022	0,017	-397,72
23_036	Hv	dAmplitude		12	-0,002	0,011	-0,018	0,015	-475,66
25_002	Hsp	dAmplitude		12	-0,001	0,014	-0,026	0,027	-1607,03
25_002	Hv	dAmplitude		12	-0,005	0,008	-0,017	0,007	-151,91
01_122	Hsp	dPhase		12	1,85	3,84	-6,15	7,02	207,55
01_122	Hv	dPhase		12	3,95	4,56	-4,84	11,45	115,32
01_123	Hsp	dPhase		11	0,32	1,09	-0,88	2,50	335,69
01_123	Hv	dPhase		12	0,79	2,34	-3,30	4,69	297,38
02_020	Hsp	dPhase		11	2,52	4,26	-3,77	9,29	169,39
02_020	Hv	dPhase		11	1,22	2,85	-3,29	5,71	232,76
03_140	Hsp	dPhase		12	4,85	1,61	2,12	6,98	33,25
03_140	Hv	dPhase		12	2,56	3,41	-2,43	10,02	133,15
06_116	Hsp	dPhase		12	2,05	4,65	-6,52	11,06	226,75
06_116	Hv	dPhase		12	2,65	4,06	-4,72	8,36	153,40
06_122	Hsp	dPhase		10	9,03	3,01	5,67	14,06	33,39
06_122	Hv	dPhase		12	4,40	4,83	-1,41	12,19	109,90
07_020	Hsp	dPhase		11	3,34	3,89	-3,12	9,47	116,26
07_020	Hv	dPhase		12	1,97	3,20	-3,46	6,81	162,43
10_003	Hsp	dPhase		12	2,32	4,20	-4,76	7,49	181,20
10_003	Hv	dPhase		12	0,00	5,32	-9,49	8,54	-133031,04
10_190	Hsp	dPhase		12	1,58	5,81	-2,86	13,06	367,24
10_190	Hv	dPhase		12	2,32	3,91	-5,21	7,19	168,73
12_001	Hsp	dPhase		11	3,58	3,45	-2,35	8,55	96,32
12_001	Hv	dPhase		8	5,97	2,22	1,70	9,18	37,27
12_154	Hsp	dPhase		10	11,40	3,65	7,11	18,12	32,01
12_154	Hv	dPhase		10	-0,37	1,74	-3,06	2,15	-466,12

HEB Familie	ELF3-Allel	Merkmal	Temp	N	Mittelwert	SD	Min	Max	CV
14_136	Hsp	dPhase		11	9,68	2,11	5,96	12,73	21,81
14_136	Hv	dPhase		12	9,67	2,20	6,26	12,96	22,72
15_052	Hsp	dPhase		12	6,13	2,70	2,22	9,88	43,99
15_052	Hv	dPhase		12	6,72	3,13	2,73	11,79	46,61
15_053	Hsp	dPhase		12	9,40	3,37	4,29	15,78	35,88
15_053	Hv	dPhase		9	6,84	1,39	4,20	8,90	20,34
15_082	Hsp	dPhase		13	0,05	3,62	-5,24	5,68	7818,48
15_082	Hv	dPhase		10	1,83	1,48	-0,16	4,77	80,93
16_105	Hsp	dPhase		12	-3,54	2,94	-8,66	0,66	-82,93
16_105	Hv	dPhase		12	-3,82	4,79	-11,18	2,44	-125,40
17_041	Hsp	dPhase		10	1,67	2,93	-4,33	4,33	175,68
17_041	Hv	dPhase		12	-2,66	3,83	-10,56	2,31	-144,02
18_062	Hsp	dPhase		11	-0,24	3,20	-6,04	3,81	-1322,74
18_062	Hv	dPhase		12	-5,56	5,64	-13,18	2,31	-101,58
21_040	Hsp	dPhase		11	-1,70	1,45	-4,11	0,50	-85,18
21_040	Hv	dPhase		12	-0,78	2,11	-4,56	1,79	-268,87
22_040	Hsp	dPhase		12	0,03	3,03	-4,15	4,59	10097,89
22_040	Hv	dPhase		10	1,08	3,43	-5,05	7,95	317,41
23_025	Hsp	dPhase		12	-2,70	5,38	-10,07	4,74	-198,78
23_025	Hv	dPhase		11	1,44	1,93	-2,20	4,76	133,80
23_036	Hsp	dPhase		12	-2,13	2,51	-6,91	1,84	-118,22
23_036	Hv	dPhase		12	-0,14	3,00	-6,41	3,36	-2222,88
25_002	Hsp	dPhase		12	-7,15	7,63	-16,17	3,95	-106,76
25_002	Hv	dPhase		12	-5,23	4,38	-10,43	2,08	-83,77

Tabelle A26 IBD Genotyp-Daten für die Allele der Spindelbrüchigkeit (*btr1/btr2*).

				Linien mit zweijährigen Phänotypdaten																											
SNP Marker Name ^{a)}	Chr refseq2 ^{b)}	Pos refseq2 ^{b)}		03_140_206	03_140_207	07_020_416	07_020_425	10_003_477	10_003_482	10_190_557	10_190_561	12_001_662	12_001_675	12_111_717	12_111_723	12_154_755	12_154_776	16_105_959	16_105_967	17_041_1000	17_041_1006	18_062_1062	18_062_1074	21_040_1084	21_040_1111	25_002_1320	25_002_1336				
SCRI_RS_146425	3	38.675.139		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0				
				Linien mit einjährigen Phänotypdaten																											
SNP Marker Name ^{a)}	Chr refseq2 ^{b)}	Pos refseq2 ^{b)}		01_122_19	01_122_37	01_123_60	01_123_65	02_020_118	02_020_128	06_116_299	06_116_317	06_122_352	06_122_356	11_025_592	11_025_597	12_001_675	12_111_717	14_136_802	14_136_825	15_052_851	15_052_856	15_053_890	15_053_904	15_082_945	15_082_951	22_040_1159	22_040_1166	23_025_1202	23_025_1206	23_036_1218	23_036_1236
SCRI_RS_146425	3	38.675.139		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2

IBD-Matrix. Homozygote Barke-Allele sind mit 0 kodiert, homozygote Wild-Allele mit 2 und heterozygote Linien mit 1. ^{a)} SNP-Marker des Infinium iSelect 50k SNP-Chips (Bayer *et al.*, 2017). ^{b)} Gen-Identifikator für Gerstengene mit Start- und Endposition auf dem jeweiligen Chromosom. ^{c)} SNP-Marker aus Infinium iSelect 50k SNP-Chip (Bayer *et al.* (2017) Front. Plant Sci. 8, 1792) in der Region des jeweiligen Gens.

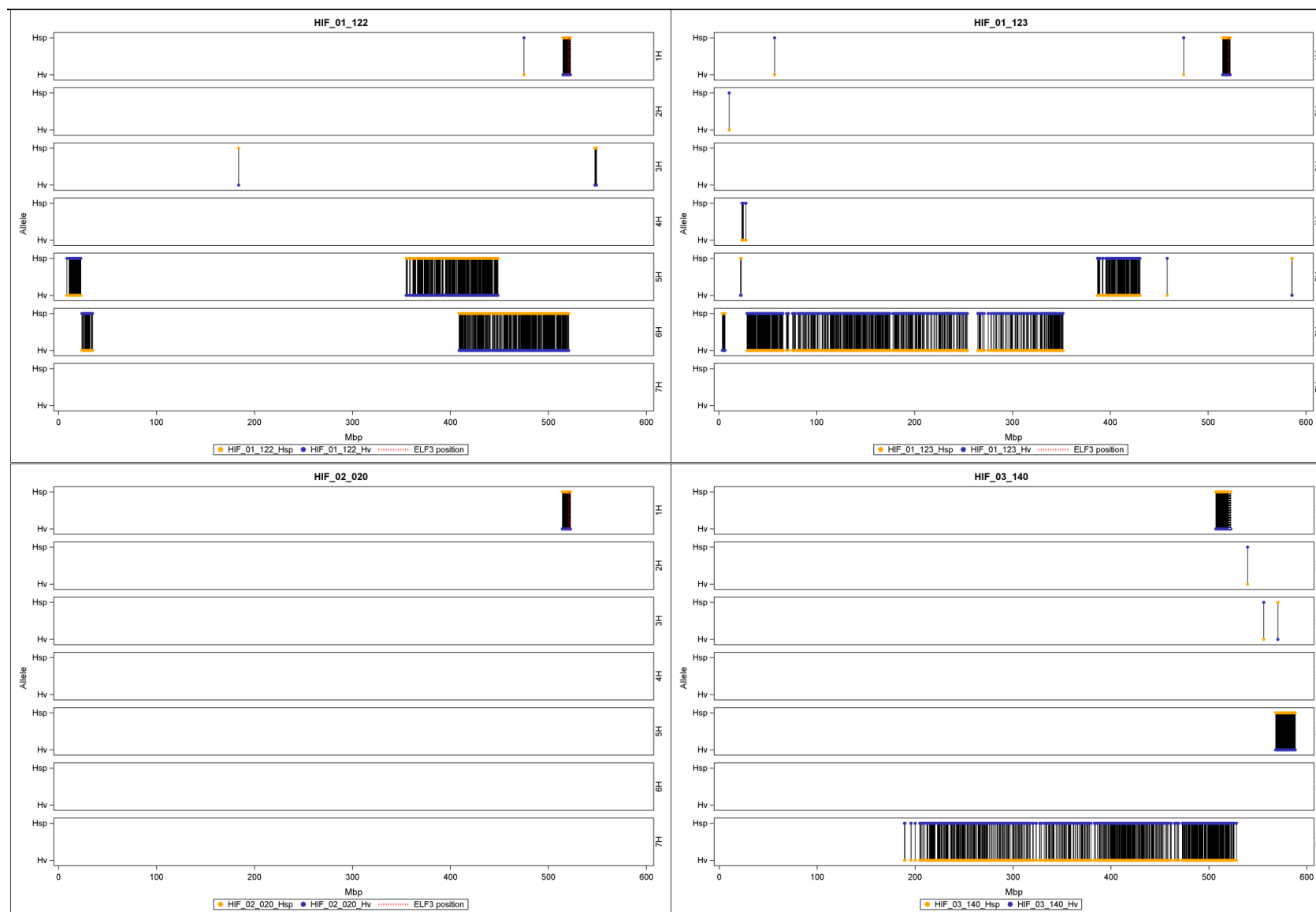


Abbildung A3A Vergleich des gesamten Genoms der HIF-Linien auf Grundlage der Genotypdaten aus dem Infinium iSelect 50k SNP-Chip. Siehe Tabelle S3 in Zahn et al. (2023). Die gestrichelte rote Linie zeigt die ELF3-Position auf Chromosom 1H. Schwarze Balken zeigen Differenzen zwischen den Geschwisterlinien, wobei die obere und untere Linie jedes Chromosoms den Allelstatus am jeweiligen Genort darstellen und orange bzw. blaue Punkte den *ELF3*-Status (*Hsp* bzw. *Hv*) anzeigen.

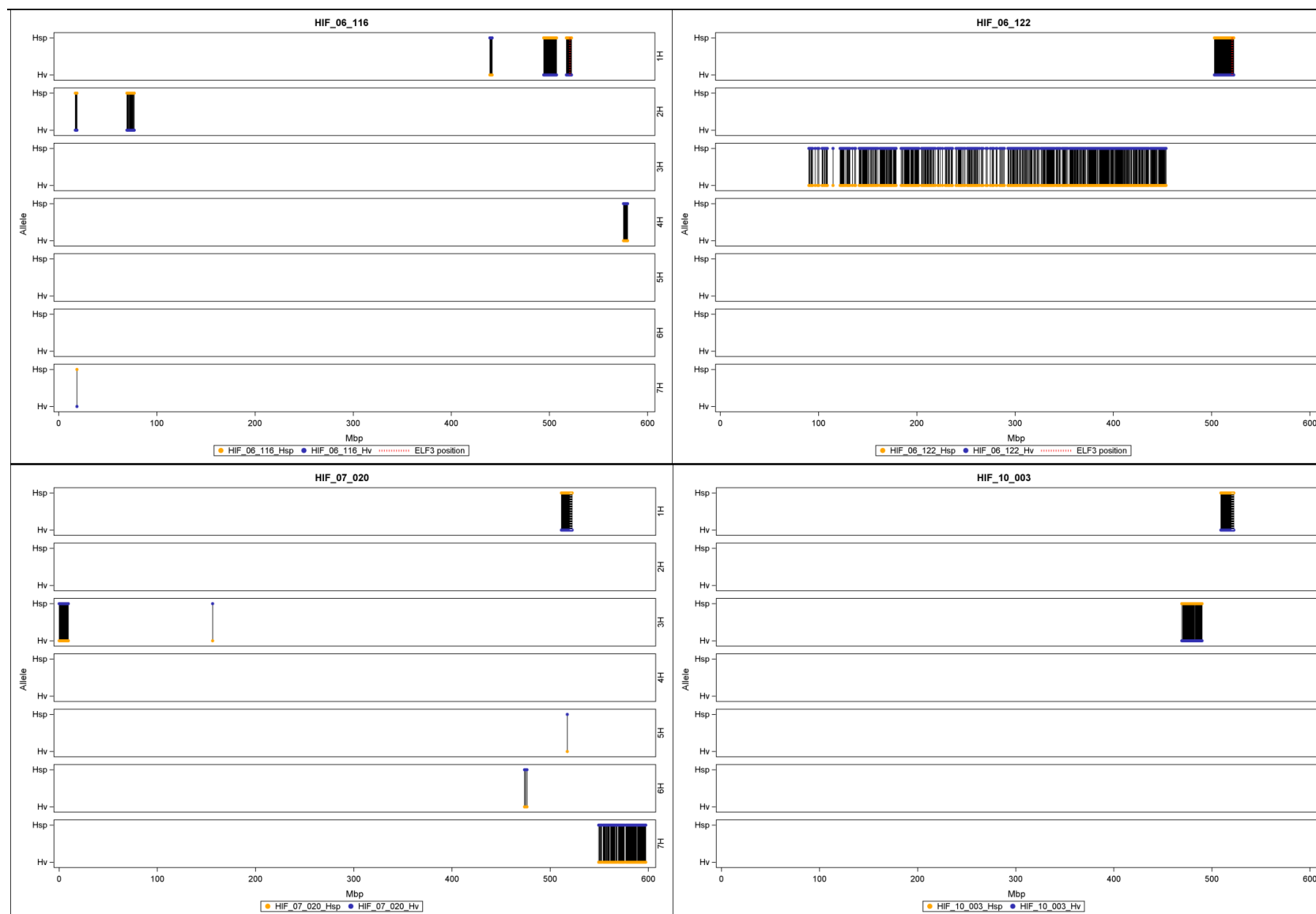


Abbildung A3B Vergleich des gesamten Genoms der HIF-Linien auf Grundlage der Genotypdaten aus dem Infinium iSelect 50k SNP-Chip. Siehe Tabelle S3 in Zahn *et al.* (2023). Die gestrichelte rote Linie zeigt die *ELF3*-Position auf Chromosom 1H. Schwarze Balken zeigen Differenzen zwischen den Geschwisterlinien, wobei die obere und untere Linie jedes Chromosoms den Allelstatus am jeweiligen Genort darstellen und orange bzw. blaue Punkte den *ELF3*-Status (*Hsp* bzw. *Hv*) anzeigen.

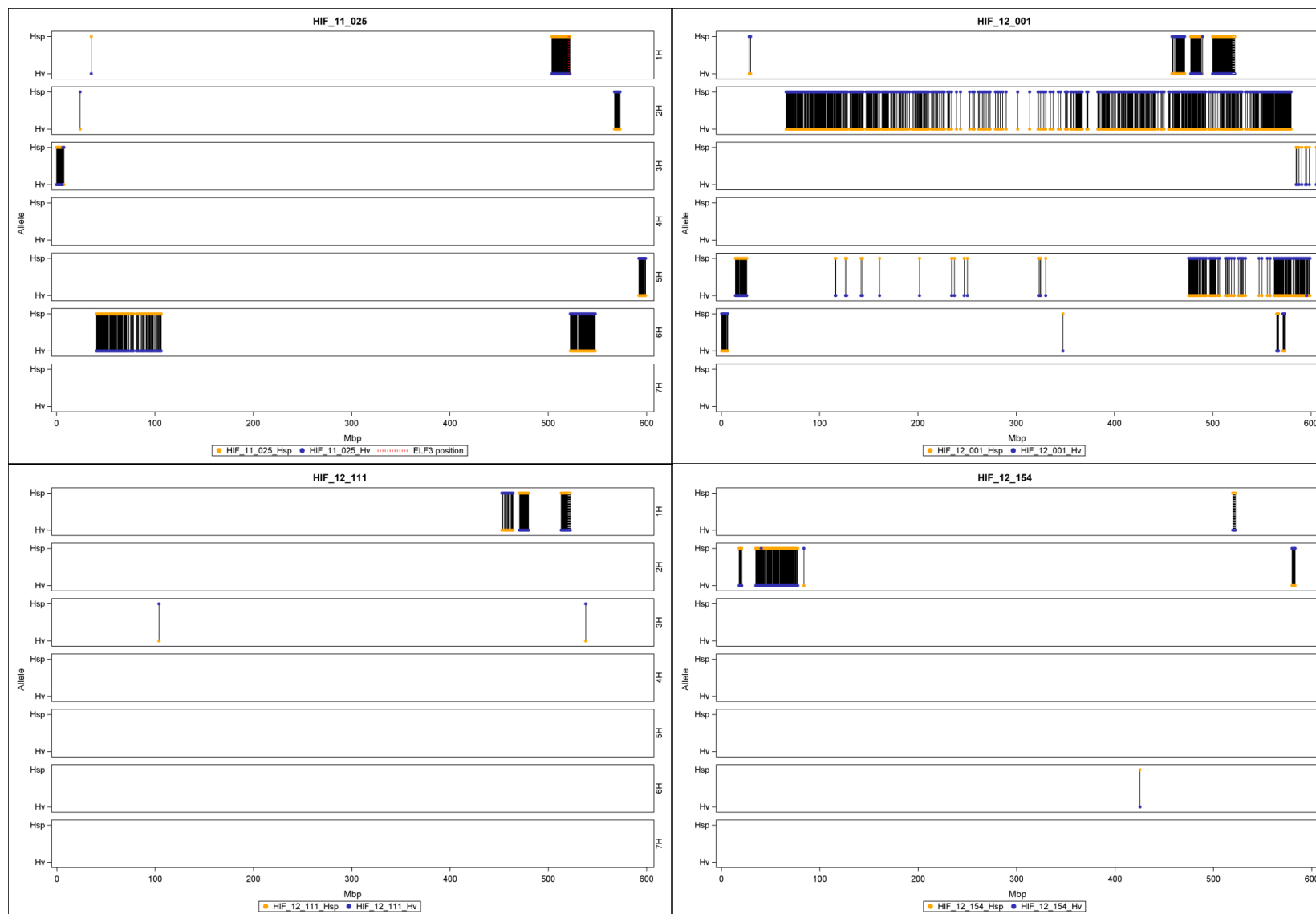


Abbildung A3C Vergleich des gesamten Genoms der HIF-Linien auf Grundlage der Genotypdaten aus dem Infinium iSelect 50k SNP-Chip. Siehe Tabelle S3 in Zahn *et al.* (2023). Die gestrichelte rote Linie zeigt die *ELF3*-Position auf Chromosom 1H. Schwarze Balken zeigen Differenzen zwischen den Geschwisterlinien, wobei die obere und untere Linie jedes Chromosoms den Allelstatus am jeweiligen Genort darstellen und orange bzw. blaue Punkte den *ELF3*-Status (*Hsp* bzw. *Hv*) anzeigen.

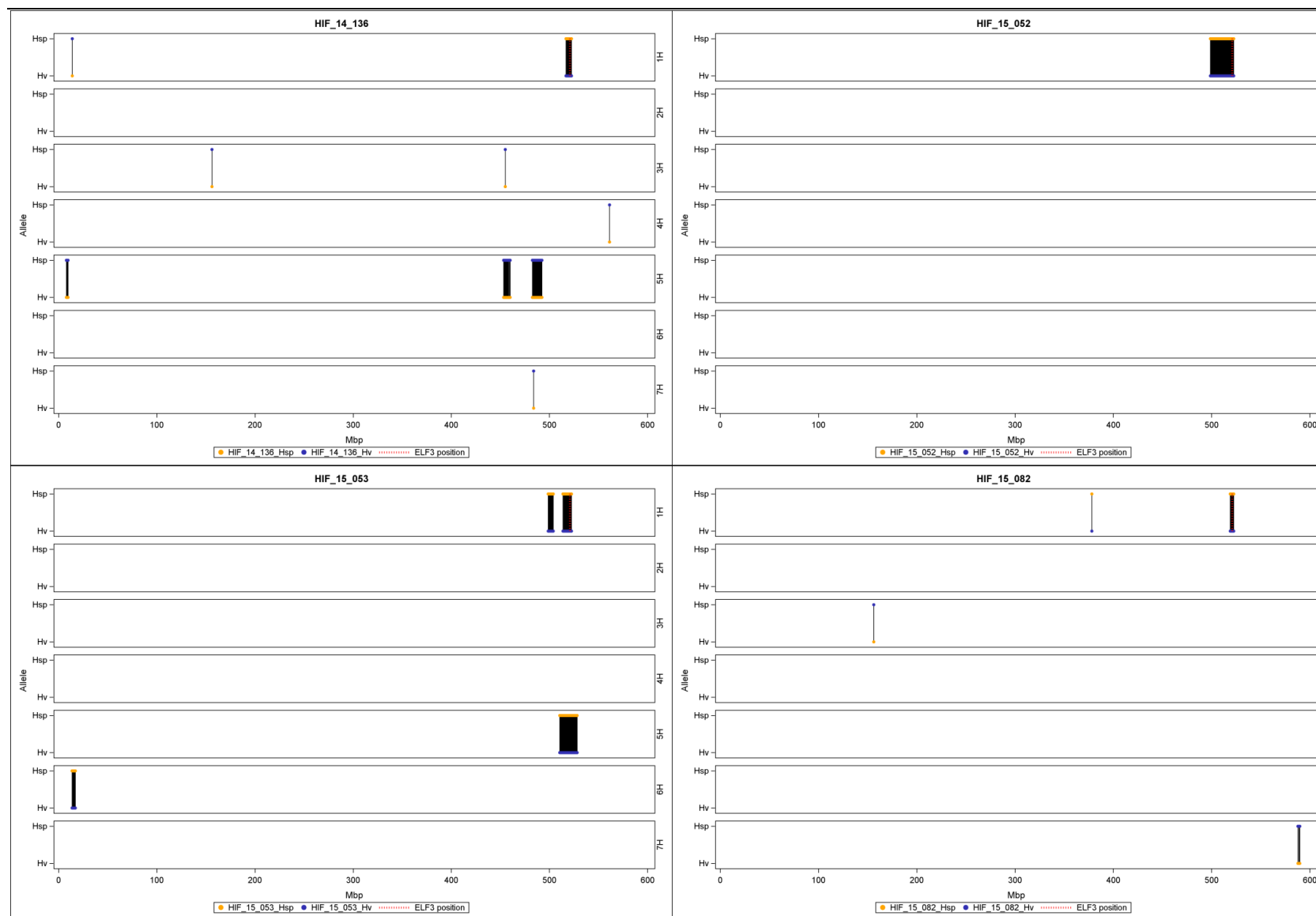


Abbildung A3D Vergleich des gesamten Genoms der HIF-Linien auf Grundlage der Genotypdaten aus dem Infinium iSelect 50k SNP-Chip. Siehe Tabelle S3 in Zahn *et al.* (2023). Die gestrichelte rote Linie zeigt die *ELF3*-Position auf Chromosom 1H. Schwarze Balken zeigen Differenzen zwischen den Geschwisterlinien, wobei die obere und untere Linie jedes Chromosoms den Allelstatus am jeweiligen Genort darstellen und orange bzw. blaue Punkte den *ELF3*-Status (*Hsp* bzw. *Hv*) anzeigen.

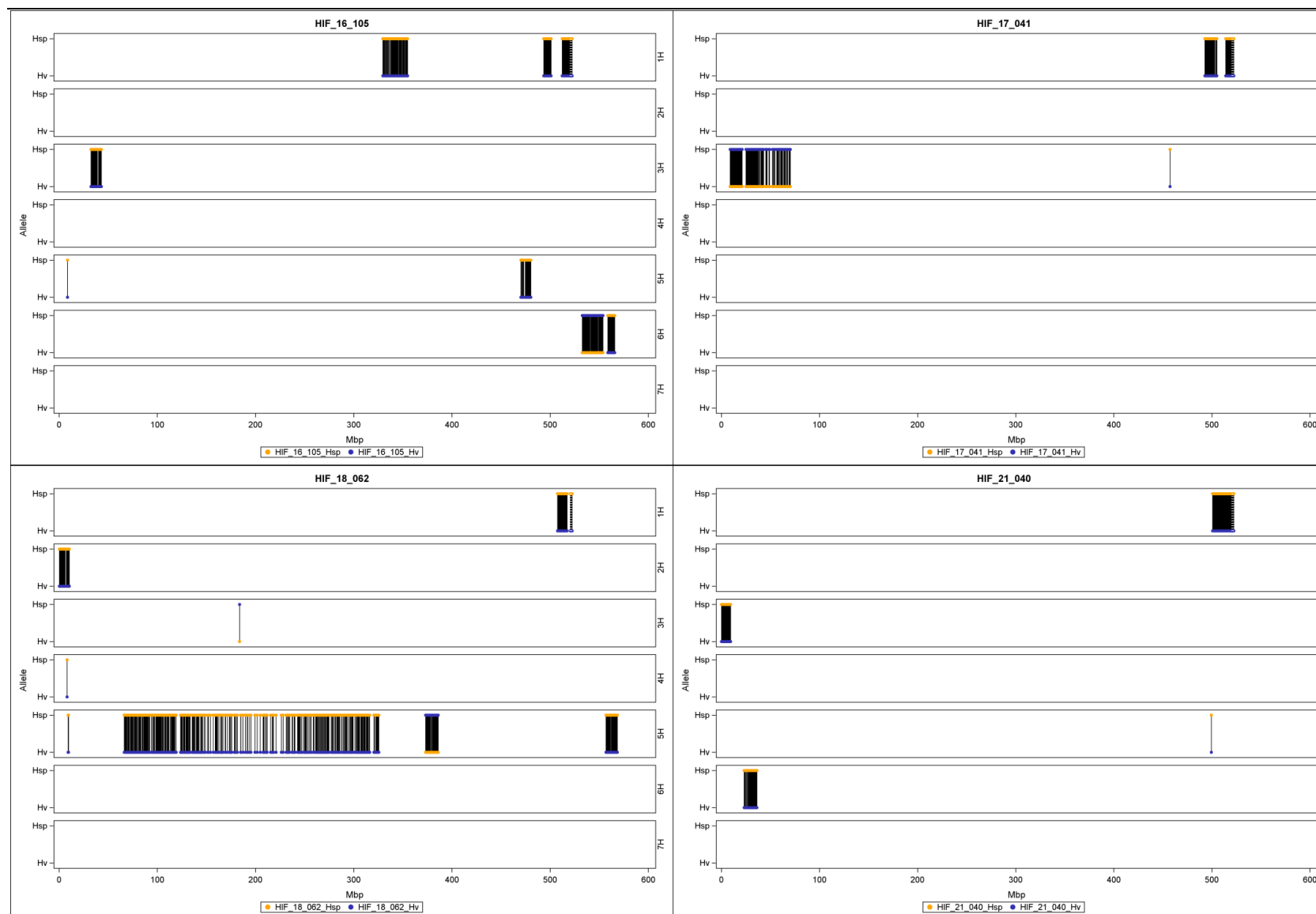


Abbildung A3E Vergleich des gesamten Genoms der HIF-Linien auf Grundlage der Genotypdaten aus dem Infinium iSelect 50k SNP-Chip. Siehe Tabelle S3 in Zahn *et al.* (2023). Die gestrichelte rote Linie zeigt die *ELF3*-Position auf Chromosom 1H. Schwarze Balken zeigen Differenzen zwischen den Geschwisterlinien, wobei die obere und untere Linie jedes Chromosoms den Allelstatus am jeweiligen Genort darstellen und orange bzw. blaue Punkte den *ELF3*-Status (*Hsp* bzw. *Hv*) anzeigen.

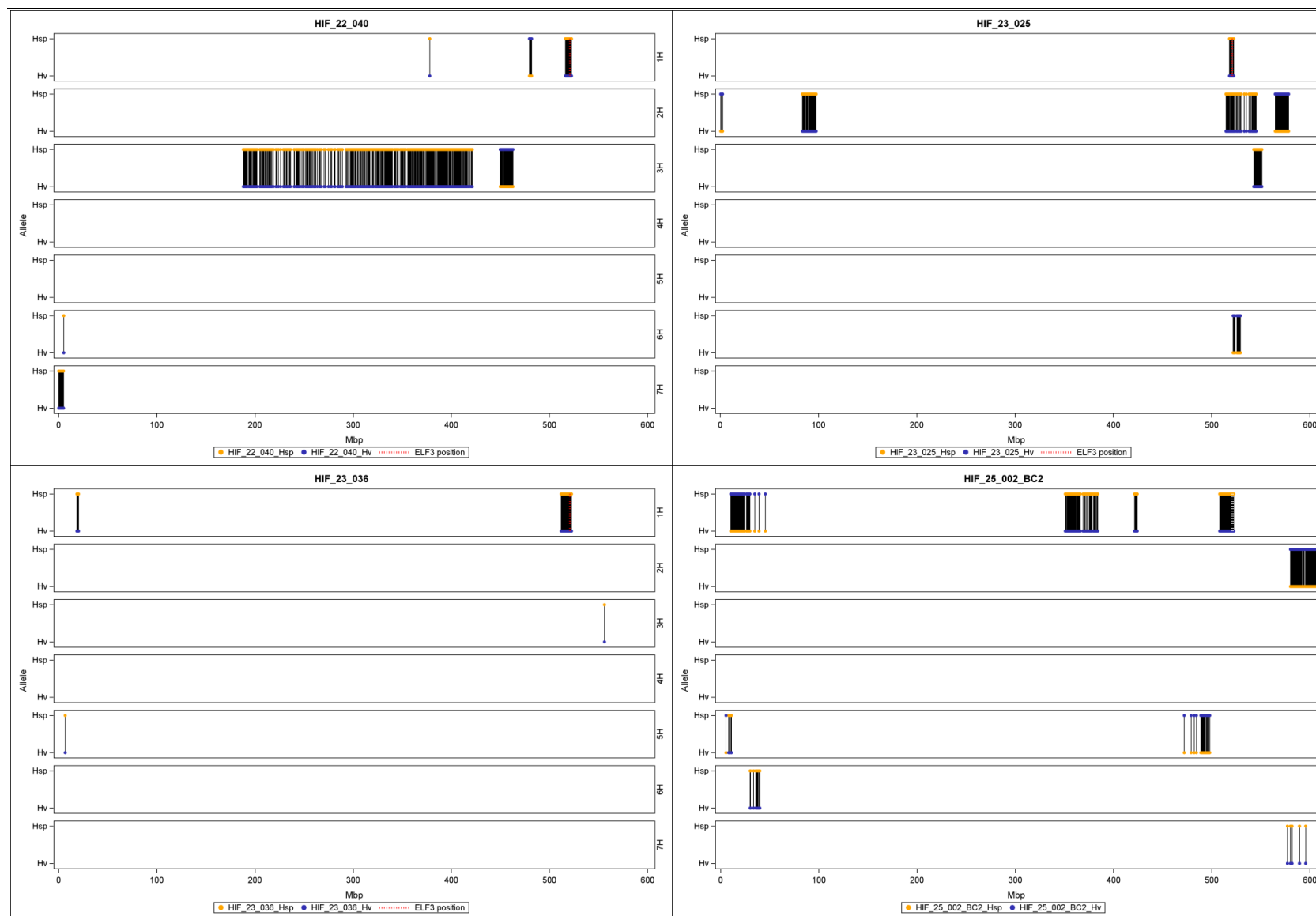


Abbildung A3F Vergleich des gesamten Genoms der HIF-Linien auf Grundlage der Genotypdaten aus dem Infinium iSelect 50k SNP-Chip. Siehe Tabelle S3 in Zahn *et al.* (2023). Die gestrichelte rote Linie zeigt die *ELF3*-Position auf Chromosom 1H. Schwarze Balken zeigen Differenzen zwischen den Geschwisterlinien, wobei die obere und untere Linie jedes Chromosoms den Allelstatus am jeweiligen Genort darstellen und orange bzw. blaue Punkte den *ELF3*-Status (*Hsp* bzw. *Hv*) anzeigen.

LEBENS LAUF

TANJA ZAHN

g e b . H E S P O S

Seit 09/2023	Einkäuferin und Agrar- und Anbaumanagerin TEEKANNE GmbH & Co. KG, Düsseldorf
05/2018 – 12/2022	Wissenschaftliche Mitarbeiterin und Doktorandin in der Pflanzenzüchtung Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg Thema Charakterisierung der phänotypischen Effekte exotischer Allele von <i>EARLY FLOWERING 3</i> in heterogenen Inzuchtfamilien in Gerste sowie die Evaluierung möglicher Ursachen Publikation Zahn T, Zhu Z, Ritoff N, Krapf J, Junker A, Altmann T, Schmutzer T, Tüting C, Kastritis PL, Babben S, Quint M, Pillen K, Maurer A. 2023. Novel exotic alleles of <i>EARLY FLOWERING 3</i> determine plant development in barley. Journal of Experimental Botany. https://doi.org/10.1093/jxb/erad127
04/2017 – 04/2018	Technische Assistentin Molekularbiologie JKI Quedlinburg I Resistenzforschung & Stresstoleranz
10/2013 – 09/2015	Masterstudium Ernährungswissenschaften Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg Masterarbeit Optimierung des Pastillierungsprozesses am Beispiel von Zucker-Xylitolpastillen Student. Hilfskraft Medizinische Grundlagenforschung 01/2014 – 09/2015 Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
10/2009 – 09/2013	Bachelorstudium Ernährungs- und Lebensmittelwissenschaften Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn Bachelorarbeit Einfluss des Trubanteils auf die alkoholische Gärung bei Weinherstellung (Note 1,7) Auslandsstudium Universidad Politècnica de València (Spanien) 09/2011 – 06/2012 Student. Hilfskraft Lebensmitteltechnologie-Labor 02/2012 – 06/2012 Universidad Politècnica de València (Spanien) Student. Hilfskraft Apfel-Versuchsplantage 10/2012 – 12/2012 DLR Rheinland-Pfalz Student. Hilfskraft Tutorin Biochemie 04/2010 – 08/2010 Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn
2008	Abitur