

Aus dem Institut für Agrar- und Ernährungswissenschaften
(Geschäftsführender Direktor: Prof. Dr. Reinhold Jahn)
der Naturwissenschaftlichen Fakultät III
(Dekan: Prof. Dr. Peter Wycisk)
der
Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

Genomweite Assoziationsstudie zur Identifizierung von Loci für juvenile und adulte Trockentoleranz in Gerste

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades
doctor agriculturarum (Dr. agr.)

vorgelegt von

Dipl.-Biologin Kerstin Neumann

geb. am 02.07.1977 in Rathenow

Gutachter:

1. Prof. Dr. W. Eberhard Weber
2. Priv. Doz. Dr. Andreas Börner
3. Prof. Dr. Heinrich Grausgruber

Verteidigung am: 23.05.2011

Halle /Saale 2011

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung	1
1.1 Taxonomie, Domestikation und Züchtung	1
1.2 Klimawandel und Trockenstress	6
1.3 Molekulare Methoden in der Züchtung.....	11
1.3.1 QTL-Analyse.....	14
1.3.2 Genomweite Assoziationsstudien als Alternative zur QTL-Kartierung	15
1.4 Ziele der Arbeit	18
2 Material und Methoden	20
2.1 Zusammensetzung der Gerstenkollektion	20
2.2 Untersuchung der Trockentoleranz - Phänotypisierung der Gerstenkollektion	21
2.2.1 Untersuchungen im Keimlingsstadium	23
2.2.2 Untersuchungen im Sämlingsstadium.....	24
2.2.3 Untersuchungen der Trockentoleranz im adulten Stadium im Folientunnel.....	25
2.2.4 Feldversuch zur Reaktion auf die chemische Desikkation.....	27
2.3 Statistische Auswertungen	30
2.4 Kartierungsgrundlage	30
2.5 Bestimmung der Populationsstruktur	31
2.6 Untersuchung des Linkage Disequilibriums	33
2.7 Berechnung der Assoziationen zwischen Merkmal und Markern	34
3 Ergebnisse	36
3.1 Markerverteilung zur genomweiten Assoziationsstudie	36
3.2 Untersuchung der Populationsstruktur	36
3.3 Untersuchung des intra- und interchromosomalen Kopplungsungleichgewichts	43
3.4 Ergebnisse der Phänotypisierung und der genomweiten Assoziationen	48
3.4.1 Versuch zur osmotischen Toleranz im Keimlingsstadium.....	49
3.4.1.1 Phänotypisierung im Keimlingsstadium	49
3.4.1.2 Assoziationen im Keimlingsstadium.....	51
3.4.2 Versuch zur osmotischen Toleranz im Sämlingsstadium	56
3.4.2.1 Phänotypisierung im Sämlingsstadium	56
3.4.2.2 Assoziationen im Sämlingsstadium	58
3.4.3 Stressexperimente im adulten Stadium	64
3.4.3.1 Stresssimulation im adulten Stadium mittels chemischer Desikkation.....	64
3.4.3.1.1 Phänotypisierung im Feldversuch zur chemischen Desikkation.....	64
3.4.3.1.2 Assoziationen im Feldversuch zur chemischen Desikkation	67
3.4.3.2 Trockenstressversuch im Folientunnel.....	70
3.4.3.1.2 Phänotypisierung im Folientunnelversuch	71
3.5 Vergleich aller Experimente zur Trockentoleranz in den drei Stadien	74
3.5.1 Phänotypische Korrelationen zwischen den Experimenten	74
3.5.2 Assoziationen aller Versuche	75
3.5.2.1 Ertragsloci	76
3.5.2.2 Loci für das Schossen und/oder die Blüte.....	78
3.5.2.3 Loci für Nicht-Ertragskomponenten ohne Assoziation zum Schossen oder der Blüte	78
3.6 Einfluss der gewählten Modelle zur Berechnung der Assoziationen.....	80
4 Diskussion.....	83
4.1 DArT – Marker zur genomweiten Assoziationsstudie	83
4.2 Populationsstruktur.....	84
4.3 Linkage Disequilibrium.....	86

4.4 Modellvergleich der genomweiten Assoziationsberechnung.....	90
4.5 Phänotypische Beobachtungen.....	91
4.6 Assoziationen	95
Zusammenfassung.....	114
Summary	116
Danksagung.....	118
Abkürzungsverzeichnis.....	119
Literaturverzeichnis.....	121
Anhang.....	146

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1 Der fruchtbare Halbmond	3
Abb. 2 Schematische Darstellung der ‚Diversity Array Technology‘	13
Abb. 3 Schematischer Vergleich der genetischen Kartierung in a) einer bi-parentalen Kreuzung und b) einer Kollektion von Genotypen	16
Abb. 4 Keimlingstest mit der Gerstenkollektion	23
Abb. 5 Hydroponischer Test im Sämlingsstadium	25
Abb. 6 Folientunnelversuch im Sommer 2007	26
Abb. 7 Folientunnelversuch Wildgersten	27
Abb. 8 Feldversuch zur chemischen Desikkation	29
Abb. 9 Feldversuch Wildgersten	30
Abb. 10 Mittlere Wahrscheinlichkeit (L(K)) der Anzahl von Subgruppen (K)	37
Abb. 11 Zirkuläres mit PAUP generiertes Dendrogramm der 223 Genotypen	38
Abb. 12 Zirkuläres Dendrogramm der Gerstenkollektion für a) K = 4 und b) K = 5	40
Abb. 13 Scree-Plot des Eigenwertverlaufs für die ersten 40 Hauptkoordinaten der PCoA	42
Abb. 14 Darstellung der ersten zwei Hauptkoordinaten	42
Abb. 15 LD-Parameter r^2 in Abhängigkeit der genetischen Distanz in cM	44
Abb. 16 LD-Abnahme als r^2 in Abhängigkeit der genetischen Distanz (bis 30 cM)	46
Abb. 17 Box-Whisker-Plots im Keimlingstest	50
Abb. 18 Lokalisation der Loci im Keimlingsstadium	54
Abb. 19 Box-Whisker-Plots im Sämlingstest	58
Abb. 20 Lokalisation der Loci im Sämlingsstadium	61
Abb. 21 Lokalisation der Loci im Feldexperiment zur chemischen Desikkation	69
Abb. 22 Box-Whisker-Plot im Folientunnelversuch	73
Abb. 23 Vergleich der Modelle zur Assoziationsberechnung	81

Tabellenverzeichnis

Tab. 1 Übersicht über die Herkünfte der Genotypen der Gerstenkollektion	21
Tab. 2 Übersicht über alle phänotypisierten Merkmale und Abkürzungen in allen Experimenten	22
Tab. 3 Vorversuch zur chemischen Desikkation	28
Tab. 4 Übersicht über das intrachromosomale LD der einzelnen Chromosomen	45
Tab. 5 Übersicht über das interchromosomale LD der Gerstenkollektion und der Q-Gruppen	47
Tab. 6 Übersicht über die Anzahl gefundener Assoziationen in den verschiedenen Modellen	82
Tab. 7 Übersicht der mit der Literatur zu QTL- und Assoziationsstudien mit DArT-Markern übereinstimmenden Loci	104

1 Einleitung

Unter den Getreidesorten rangierte die Gerste (*Hordeum vulgare* L.) 2008 in der weltweiten Produktion mit 333 T Megatonnen an dritter Stelle, nach Weizen und Reis (FAO 2010). Durch ihr diploides Genom ($2n = 14$) und die nur sieben Chromosomen, den relativ kurzen Lebenszyklus und ihre Bandbreite in der Morphologie und Physiologie wurde Gerste neben Reis zur Modellpflanze in der Pflanzengenetik der Kulturpflanzen. Die Wildgerste *Hordeum vulgare* L. subsp. *spontaneum* (C. Koch) Thell., aus der die Kulturgerste (subsp. *vulgare*) entstand, ist eine Quelle für potentiell wertvolle Allele. Während der Züchtung verschwand viel an genetischer Diversität und gerade in Hinsicht auf die neue Herausforderung abiotischer Stresstoleranz kann Wildgerste eine wertvolle Ressource sein (Forster et al. 1997, 2000).

Die Bedeutung der Gerste als Nahrungs- und Genussmittel hat sich im Laufe der Zeit verändert. Zu Anfang wurde Gerste als Nahrungsmittel für den Menschen und als Futterpflanze für die damaligen Nutztiere angebaut. Überall, wo die Anbaubedingungen nicht geeignet waren, Weizen zu kultivieren, wurde aufgrund ihrer hohen Umwelttoleranz Gerste angebaut. So kann sie auf fruchtbaren bis nährstoffarmen Böden gedeihen und unter extremen Bedingungen, wie im Himalaja auf einer Höhe von bis zu 4.500 Metern, in den trockenen Gebieten der Mittelmeerländer und selbst in zeitweise überfluteten Gebieten Südostasiens, angebaut werden (Bothmer et al. 1995). Gerste wurde schon im alten Ägypten zum Bierbrauen genutzt. Noch heute ist Bier weltweit ein beliebtes Getränk. Alkoholfrei hingegen ist der Tee aus Gerste, der in Japan und Korea getrunken wird. In weiten Teilen der Bergregionen Zentralasiens, sowie in Südwestasien und Nordafrika hat Gerste die Stellung eines Grundnahrungsmittels. In Äthiopien stellt man aus ihr Brot, Porridge und „Tsamba“ her, ein Mehl aus gerösteter Gerste mit schwarzem Tee und Yakbutter. Im Gegensatz zur weltweiten Bedeutung als Nahrungsmittel hat die Verwendung als Futterpflanze zugenommen. Heute ist die Gerste eine der wichtigsten Futterpflanzen der gemäßigten Breiten.

1.1 Taxonomie, Domestikation und Züchtung

Taxonomisch ist die Gattung Gerste (*Hordeum*) ein Vertreter der Familie der Süßgräser (*Poaceae*) und bildet zusammen mit Weizen (*Triticum*), Roggen (*Secale*) und 28 weiteren Gattungen die Unterfamilie *Triticeae*. Die *Triticeae* sind eine monophyletisch entstandene Gruppe. Die Gattung *Hordeum* umfasst ca. 32 Arten (Bothmer et al. 1995).

1 Einleitung

Hordeum vulgare ist einjährig, kann als Winter- oder Sommerform vorkommen und ist überwiegend selbstbefruchtend. Sie besteht aus zwei Subspezies, der Kulturgerste (subsp. *vulgare*) und der Wildgerste (subsp. *spontaneum*). Die Ursprungsform der Gerste tritt somit im Unterschied zum Weizen noch natürlich auf. Carl Koch, ein deutscher Botaniker, entdeckte diese als Erster in der Türkei und beschrieb sie als eigenständige Art *H. spontaneum* Koch. Heute wird sie als Unterart der Kulturgerste angesehen. Das Verbreitungszentrum der Wildgerste liegt in Südwestasien, besonders in den Gebieten des Nahen Ostens, im Gebiet des so genannten fruchtbaren Halbmonds (Abb. 1). Natürliche Vorkommen erstrecken sich über die östlichen Mittelmeergebiete, das östliche Griechenland, die Türkei sowie die Gegend der Kyrenaika in Libyen und Ägypten. Der östliche Verbreitungsrand zieht sich bis Afghanistan, Turkmenien und Westpakistan (Giles und Bothmer 1985, Zohary und Hopf 1993). In ihrem zentralen Vorkommensareal bildet die Wildgerste meist dichte Bestände mit großen Populationen, an den Verbreitungsrändern eher lückigere, seltener vorkommende Bestände. Wildgerste hat eine erstaunlich hohe ökologische Amplitude, sie kommt in ariden und semi-ariden Biotopen vor, aber auch in segetalen Habitaten (Zohary und Hopf 1993).

Im Genpool-Konzept von Harlan und de Wet (1971) lässt sich *H. vulgare* nach der Kreuzungsfähigkeit in verschiedene Gruppen einordnen. Den primären Pool bilden alle Sorten, Zuchtlinien und Landrassen, also alle Kulturgersten (subsp. *vulgare*). Weiterhin gehört die Wildgerste (subsp. *spontaneum*) dazu, da sie mit der Kulturgerste kreuzbar ist und zu ihr ein uneingeschränkter Gentransfer möglich ist. Die tetraploide Art *H. bulbosum* L. stellt den sekundären Pool dar. Kreuzungen mit *H. vulgare* sind möglich, produzieren aber viele haploide und dihaploide Pflanzen durch Eliminierung der *H. bulbosum*-Chromosomen. (Bennet et al. 1976). Hauptsächlich werden Kreuzungen mit dieser Art genutzt, um doppelhaploide (DH) Linien zu erhalten, dies kann aber auch über die Antherenkultur erfolgen (Devaux et al. 1993). *H. vulgare* weist zusammen mit *H. bulbosum* das Basisgenom H im Genpool der Gattung auf. Im Gegensatz zur einjährigen Art *H. vulgare* ist *H. bulbosum* jedoch mehrjährig, kommt aber ebenfalls im Mittelmeergebiet vor. Alle restlichen *Hordeum*-Arten bilden dann den tertiären Genpool, mit welchem Kreuzungen kaum möglich sind und somit eine Einkreuzung potentiell wertvoller Allele fast ausgeschlossen ist.

1 Einleitung

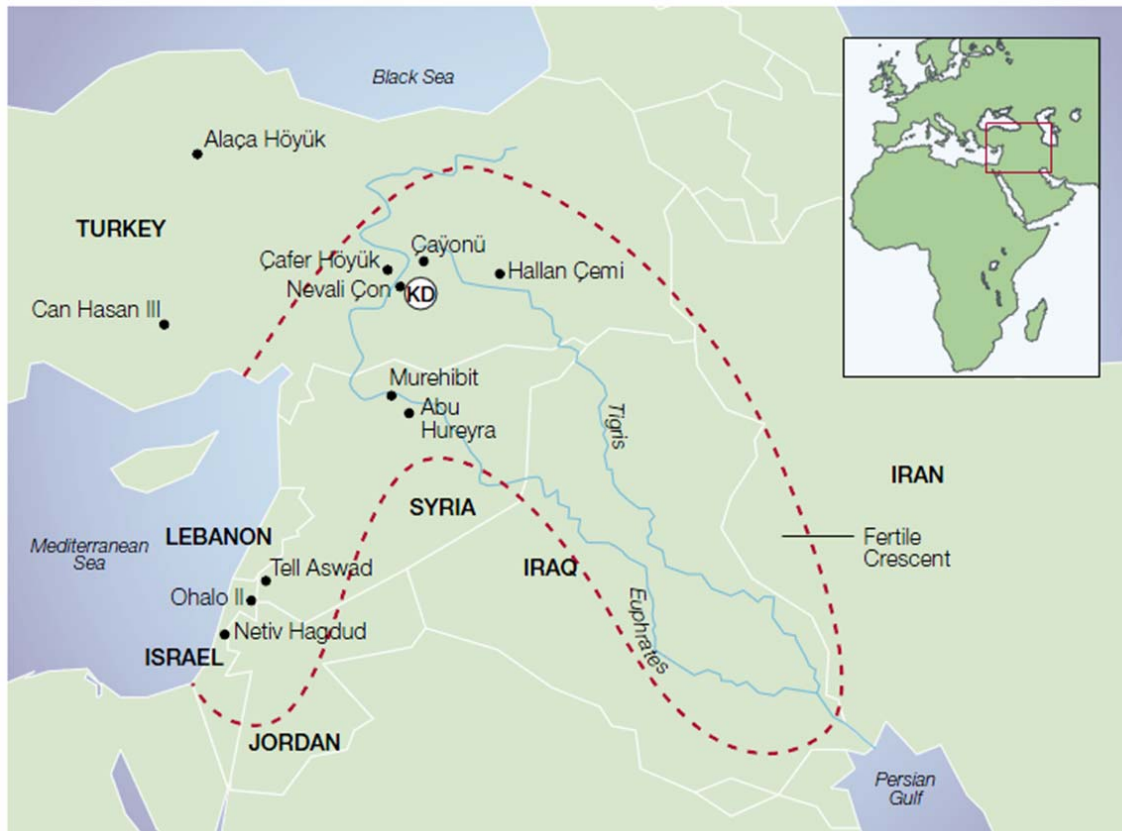


Abb. 1 Der “fruchtbare Halbmond” (rote, gestrichelte Linie), das vorderasiatische Entstehungsgebiet der Landwirtschaft und Inkulturnahme der Gerste (Salamini et al. 2002)

Die heutige Landwirtschaft beruht hauptsächlich auf der Kultivierung (Anbau und Ernte) und Domestikation (Veränderung des Phänotyps zum Vorteil der Menschen) von Emmer, Einkorn und Gerste sowie Linse, Erbse und Flachs und auch in geringerem Maße von Kichererbse und Linsen-Wicke im Gebiet des fruchtbaren Halbmonds vor ca. 10.000 Jahren (Zohary 1999, Lev-Yadun et al. 2000). Nach der letzten Eiszeit herrschte ein trockenwarmes Klima, das zur Entstehung einer Steppenlandschaft führte. Zu den dortigen Steppengräsern gehörten die Vorfahren und Verwandten des Kulturweizens und auch die Wildgerste. Vor ca. 12.000 Jahren erfolgte der Übergang vom Sammeln der Körner zum gezielten Anbau, bekannt als die neolithische Revolution (Salamini et al. 2002). Wegen der langen Kultivierungsgeschichte im Gebiet des fruchtbaren Halbmonds ist dort das Diversitätszentrum der Kulturgerste zu finden (Harlan 1976).

Es wurde immer vermutet, dass es für die Gerste mehrere Domestikationszentren gab. Dafür sprachen die Vorkommen von Wildgerste in verschiedenen voneinander getrennten geographischen Regionen. Die einst populäre These, dass die Himalajaregion eine davon sei (Freisleben 1940, Takahashi 1955) wurde aber wieder verworfen, nachdem sich herausstellte, dass die vermutliche Wildform und vermeintliche Vorfahr der sechszeiligen

1 Einleitung

Gerste (*H. agriocrithon* E. Åberg) ein Hybrid aus Wild- und Kulturgerste ist (Tanno und Takeda 2004, Staudt et al. 1961). In weiteren Studien wurde anhand von AFLP-Daten (Badr et al. 2000) und von Chloroplasten-DNA (Neale et al. 1988, Clegg et al. 1984) auf ein einziges oder nur sehr wenige Domestikationsereignisse geschlossen. Für mehr als eines sprechen die zwei entdeckten Gene für Nicht-Spindelbrüchigkeit (Takahashi 1964, 1972). Das Hauptdomestikationszentrum liegt vermutlich in der israelisch-jordanischen Region. Die domestizierten Formen wanderten dann mit dem Menschen über Asien bis in die Himalajaregion. Dies läßt die Verbreitung verschiedener Haplotypen des *Bkn-3*-Gens, ein KNOX-Homöobox-Gen der Klasse I, stark vermuten (Badr et al. 2000). Somit ist die Himalajaregion lediglich ein Zentrum der Diversifizierung der Kulturgerste. Ein weiteres Domestikationszentrum könnte aber in Marokko bestehen, wie die Arbeiten von Molina-Cano et al. (1999, 2005) mit RFLP-Markern und Chloroplasten-DNA zeigen. Weiterhin legt eine Studie anhand von Chloroplasten-DNA eine unabhängige Domestikation von Wildgerste am Horn von Afrika nahe (Orabi et al. 2007). Dies wurde schon früher anhand der großen phänotypischen Variabilität und eines bestimmten, auf Äthiopien beschränkten, Flavanoidmusters vermutet (Negassa 1985, Fröst et al. 1975). Auch Azhaguel und Komatsuda (2007) favorisieren die mindestens diphyletische Entstehung der Kulturgerste aus zwei verschiedenen spindelbrüchigen Wildpopulationen. Die These des polyphyletischen Ursprungs der Kulturgerste bleibt also weiter bestehen, wobei der größte Teil trotz allem im israelischen Raum domestiziert und von dort aus weltweit verbreitet wurde.

Nach der Inkulturnahme der Wildgerste, begannen die Menschen mit der Selektion günstiger Genotypen. Zuerst wurde auf Genotypen ohne brüchige Ährenspindel selektiert (Zohary 1969, Harlan und Zohary 1966), so dass die reifen Körner nicht mehr ausfallen konnten, was die Ernte erheblich erleichterte. Diese Eigenschaft wird als „nicht spindelbrüchig“ bezeichnet und ist einfach zu selektieren. Schon in den ersten archäologischen Funden zeigt sich ein recht hoher Anteil nicht-spindelbrüchiger Genotypen (10-12 %) (Reetz und Leon 2004). Es gibt in Wildgerste zwei Gene für die Spindelbrüchigkeit (*BTR1* und *BTR2*), die eng gekoppelt auf Chromosom 3H liegen. In Kulturgersten ist entweder das eine oder das andere Gen durch Mutation verändert, was zur Nichtspindelbrüchigkeit führt. In den meisten Kulturgersten aus dem Okzident liegt der Typ *btr1Btr2* vor, in den orientalischen überwiegt hingegen *Btr1btr2* (Takahashi, 1955).

Weitere Veränderungen zur Wildgerste ergaben sich aus dem Auftreten von sechszeiligen Genotypen (seit ca. 9.500 Jahren) in den angebauten frühen Landrassen. Bei diesen entwickeln sich aus allen drei Blüten pro Spindelstufe Körner, bei zweizeiligen ist nur

1 Einleitung

die Mittelblüte fertil. Aufgrund des höheren Ertrages wurden sie bald dominant in den neolithischen Zivilisationen (Harlan 1968). Die Zeiligkeit wird von einem einzigen Locus auf Chromosom 2H kontrolliert, das Allel für die Sechszeiligkeit *vrs1* wird gegenüber dem Allel für die Zweizeiligkeit (*Vrs1*) rezessiv vererbt (Lundqvist et al. 1996). Neue Untersuchungen lassen stark vermuten, dass VRS1 ein Repressorprotein darstellt, das an die DNA von Genen bindet, welche die Entwicklung der lateralen Blüten einer Spindelstufe regulieren. Durch den Verlust des Repressors können sich die seitlichen sterilen Blüten zu fertilen Blüten entwickeln (Komatsuda et al. 2007). Sehr wahrscheinlich ist, dass die sechszeiligen Genotypen nicht alle auf einen einzigen Vorfahr zurückgehen sondern mehrfach entstanden sind, vermutlich aus bereits kultivierten zweizeiligen Formen (Tanno et al. 2002) Es wird angenommen, dass spontane Mutation zu sechszeiliger Gerste auch in Wildgerste vorkommt, nur stellt dies einen evolutionären Nachteil dar, weshalb solche Genotypen aus Wildgerstenpopulationen sehr schnell wieder verschwinden (Zohary 1963).

Eine weitere Variation innerhalb der Kulturgerste stellte das Auftreten von Genotypen mit unbespelzten Körnern vor ca. 8.000 Jahren dar. Das führte zu Gerstensorten, die als „Nacktgerste“ bezeichnet werden und in der Verwendung zur menschlichen Ernährung insbesondere im asiatischen Raum bevorzugt wurden. Der verantwortliche *nud*-Locus liegt auf dem langen Arm von Chromosom 7H, das ursächliche Gen ist höchstwahrscheinlich ein ‚ethylene response factor (ERF) family transcription factor‘ (Taketa et al. 2008). Somit gibt es in Kulturgerste drei Merkmale, die in der Wildgerste nicht vorkommen: eine nicht-brüchige Ährenspindel, Sechszeiligkeit und unbespelzte Körner. Außerdem wurde im Laufe der Domestikation auf ein höheres Korngewicht und eine geringere Dormanz selektiert.

Durch die Domestikation der Wildgerste kam es zu einem Diversitätsverlust. So konnte klar gezeigt werden, dass eine deutlich größere genetische Variation im Wildgerstengenpool als im Kulturgerstengenpool existiert (Nevo 1992). Dies zeigte sich auch bei einer Untersuchung von SSR-Allelen (SSR - ‚Simple Sequence Repeats‘), in der die Wildgerste bei der Zahl einzigartiger Allele deutlich vor dem Zuchtmaterial und Elitesorten rangierte (Matus und Hayes 2002). Seit den 1950er Jahren wurden durch die moderne Züchtung langsam die alten heterogeneren Landrassen im Anbau von ertragreicheren Elitesorten verdrängt. Landrassen sind die Frühformen der modernen Sorten, sind aber weit heterogener als diese, da keine Selektion auf Homogenität bestimmter Merkmale erfolgte (Fernie et al. 2006). Die ersten Sorten sind durch gezielte Selektion von günstigen Einzelpflanzen einer Landrassenpopulation entstanden. Durch diesen oft wiederholten Vorgang, kam es insgesamt zu einem weiteren Verlust an genetischer Vielfalt in der Gerste.

1 Einleitung

Dies zeigt auch das Vorkommen von Allelen in Landrassen und Wildgersten, welche aber nicht in Elitesorten vorkamen (Powell 1997). In Europa gibt es heute kaum noch Gebiete, wo Landrassen angebaut werden. In Ländern der Dritten Welt ist dies noch häufiger der Fall. Dort gibt es Gegenden, wo sich die Bauern kein Saatgut moderner Sorten leisten können oder diese nicht an die extremen Bedingungen angepasst sind. So basiert in Syrien der Gerstenanbau hauptsächlich auf zwei Landrassen: Arabi Abiad und Arabi Aswad, wobei die erstere in etwas besseren Habitaten mit 250 – 400 mm Jahresniederschlag, die zweite in sehr trockenen Gebieten mit einer Niederschlagsmenge von unter 250 mm pro Jahr angebaut wird (Ceccarelli und Grandó 1996).

Der Verlust genetischer Bandbreite fand in vielen Nutzpflanzen statt (Tanksley und McCouch 1997). Wie hoch dieser genau einzuschätzen ist, kann man nicht mehr sagen, das Potential an den genetischen Ressourcen der Wildgersten und alten Landrassen wurde aber schon im frühen 20. Jahrhundert erkannt (Fernie et al. 2006). Mittlerweile weiß man dieses Potential zu schätzen und gerade in Hinsicht auf die Verbesserung der biotischen und abiotischen Resistenz wird dieses Material als Quelle vorteilhafter Allele gesehen und in der Forschung genutzt (Hori et al. 2005, von Korff et al. 2005, Baum et al. 2003). Im Durchschnitt sind nur 40 % der in Wildgerste vorhandenen Allele in der Kulturform enthalten. Somit stellt die Wildgerste einen wichtigen Genpool dar, der für vorteilhafte Allele für agronomische oder physiologische Merkmale, wie z.B. die Wurzelmorphologie, Salz- und Trockentoleranz oder auch den Ertrag untersucht und genutzt werden kann (Ellis et al. 2000). In der QTL-Analyse wurden bei Kreuzungen aus Wild- und Kulturgerste die Effekte der Wildgerstenallele studiert. Oft waren die Effekte der *spontaneum*-Allele bei agronomischen Merkmalen negativ. Es gab jedoch auch Fälle, in denen das vorteilhafte Allel aus der Wildgerste stammte (Matus et al. 2003, Pillen et al. 2003, 2004). Genbanken, wie z.B. die Bundeszentrale *Ex situ* Genbank am Leibniz Institut für Pflanzengenetik und Kulturpflanzenforschung (IPK) als eine der größten Genbanken weltweit (Börner et al. 2006), erhalten diese genetische Vielfalt erhält und machen diese Ressourcen für die züchterische Nutzung verfügbar.

1.2 Klimawandel und Trockenstress

Auch ohne Klimawandel steht die Landwirtschaft vor der Herausforderung, immer mehr Menschen versorgen zu müssen. Die Weltbevölkerung soll im Jahr 2050 neun Milliarden Menschen betragen, allein die prognostizierte monatliche Zuwachsrage liegt bei 6 Millionen. Dieses Wachstum wird hauptsächlich in Asien, aber auch auf dem afrikanischen

1 Einleitung

Kontinent stattfinden (Godfray et al. 2010). Eine Zunahme von extremen Wetterereignissen durch den Klimawandel, könnte die Situation in genau diesen Gebieten noch verschlimmern. Insbesondere Süd- und Nordafrika, sowie weite Teile Asiens müssten demnach mit häufigeren Dürren rechnen. Es könnte zu Ertragsverlusten von 20 bis 30 % bei der Getreide- und Maisernte kommen (Rahmstorf und Schellnhuber 2007). Auch in Europa werden sich wahrscheinlich die Bedingungen für die Landwirtschaft durch den Klimawandel verändern. Besonders die Mittelmeeranrainer könnten davon betroffen sein, wenn häufigere Trockenperioden mit steigenden Temperaturen zusammenfallen. Einen Vorgeschmack lieferte in Europa der Hitzesommer 2003, in dem es außergewöhnlich heiß, sonnig und trocken war und der sich laut Rebetez et al. (2006) auf den Klimawandel zurückführen lässt. Einen weiteren Hinweis für die gegenwärtige Klimaänderung, gibt auch die Tatsache, dass die zehn wärmsten Jahre seit Beginn der Wetteraufzeichnungen, global gesehen, in die Zeit nach 1990 fallen (Parker et al. 2004). In Deutschland ist für die Zukunft insgesamt von einer unveränderten Jahresniederschlagsmenge auszugehen, allerdings sind saisonale und regionale Veränderungen zu erwarten. Für den Winter wird eine Zunahme der Niederschlagsmengen prognostiziert, wohingegen für den Sommer seltenere, dafür aber heftigere Regenereignisse erwartet werden. Insbesondere der Osten Deutschlands mit seinem kontinentaleren Klima soll mit etwa 30 % Einbußen in der Sommerniederschlagsmenge rechnen (Umweltbundesamt 2006). Auch hier werden die Folgen von Trockenperioden durch gleichzeitig steigende Temperaturen verschärft. Ein Teil der Lösung dieses Problems wären neue, Trockenheit tolerierende Sorten. Gerste wurde traditionell dort angebaut, wo die Bedingungen für Weizen nicht optimal sind. Sie ist trockentoleranter als der Weizen und unter den Getreidearten die Art mit dem breitesten Anpassungsspektrum an unterschiedliche klimatische Bedingungen. Gerste ist gut an die mediterranen Bedingungen mit ihren regelmäßigen spätsaisonalen Trockenperioden angepasst (Amri et al. 2005). So wird in Marokko Gerste durch ihre weitere ökologische Amplitude auch in ariden Gebieten angebaut, der Weizen hingegen maximal in semi-ariden (Saidi et al. 2005).

Pflanzen reagieren mit einer Vielzahl von morphologischen, physiologischen und biochemischen Anpassungsprozessen auf Wassermangel. Je nach Zusammenspiel können unterschiedliche Phänotypen Vorteile für den Ertrag unter Stress bieten, was die Züchtung für trockentolerante Typen stark erschwert. Es gibt keine Merkmale, die Trockentoleranz auf einer globalen Ebene definieren, sondern sie müssen auf die entsprechende Umgebung abgestimmt sein. Auch können die Stressbedingungen Jahr für Jahr variieren, so dass die in einem trockenen Jahr erfolgreichen Kultivare in einem anderen Jahr fehlschlagen können

1 Einleitung

(Ceccarelli und Grando 1996). Oft sind die einflussreichsten Trockentoleranzmerkmale solche, die keine direkte Verbindung zum Pflanzenwasserstatus haben (Passioura 1996). So ist z.B. der Zeitpunkt der Blüte ein entscheidender Faktor, denn dies ist die sensibelste Phase für den späteren Ertrag. Hoher Stress während dieser Zeit lässt nur wenig Kornansatz zu. Die Verzögerung der Blüte kann z.B. beim Weizenanbau im Mittelmeergebiet zu einigen Prozenten Ertragsverlust pro Tag Verzögerung führen, da nun weniger Wasser während der Kornfüllungsphase bereitsteht und mehr Evapotranspiration stattfindet (Perry und D'Antuono 1989, Hamblin 1994).

Generell kann man die Mechanismen zur Trockentoleranz in drei Kategorien einteilen: Stressflucht, Stressvermeidung oder Stresstoleranz (Levitt 1972). **Stressflucht** wird dadurch erreicht, dass der Lebenszyklus beendet ist, bevor die Trockenphase einsetzt. Dies beinhaltet somit alle Mechanismen, die ein schnelles Wachstum, frühe Blüte und ein schnelles Abreifen bewirken. **Stressvermeidung** umfasst die Beibehaltung eines relativ hohen Gewebewasserpotentials trotz verringerter Bodenfeuchte. Mechanismen zur Stressvermeidung können die gesamte Pflanze betreffen oder auf dem zellulären Level wirken. Eigenschaften auf der Ebene der Pflanze können einfache Merkmale wie ein niederliegender Wuchstyp, schnelle Bodenbedeckung durch frühe Wachstumskraft oder auch eine generell kurze Kornfüllungsphase sein (Ceccarelli et al. 1991). Ebenso zur Stressvermeidung tragen ein effizientes Wurzelsystem und eine größere Wurzeltiefe bei. Auf zellulärer Ebene wirkt z. B. der Prozess des ‚osmotic adjustments‘ (Bray 1997), der manchmal auch der Stresstoleranz zugeordnet wird (Mitra 2001). Dabei wird das osmotische Potential der Zelle durch die Akkumulation kompatibler Solute (organische Verbindungen mit geringem Molekulargewicht) erhöht, um den Gradienten für das Wasserpotential so zu beeinflussen, dass der Turgor erhalten und weiterhin Wasser aufgenommen werden kann. Da das Ziel des ‚osmotic adjustments‘ die Beibehaltung eines hohen Wasserpotentials ist, trifft aber eher die Kategorie Stressvermeidung zu. **Stresstoleranz** ist die Fähigkeit, ein Wasserdefizit mit geringem Gewebewasserpotential zu überstehen. Dies wird z.B. durch eine bessere Elastizität der Zellen und eine verringerte Zellgröße sowie die Toleranz der Desikkation mit anschließender Rehydrierung bewirkt. Die Photosynthese wird so gut wie möglich aufrechterhalten, um das Pflanzenwachstum weiter zu ermöglichen.

Der endgültige Ertrag kann nicht nur durch Trockenheit während der Kornfüllungsphase, sondern schon durch Dürre in früheren Stadien reduziert werden. Man kann die Dürreperioden deshalb nach dem Zeitpunkt ihres Auftretens einteilen.

1 Einleitung

(I) Frühsaisonale Dürre: Sie geht einher mit späten Regenfällen bei der Aussaat. Eine geringere Keimung und Keimlingsentwicklung der Saat bedingen so ein schlechtes Auflaufen. Die nicht optimale frühe Pflanzenentwicklung reduziert so den finalen Ertrag.

(II) Mittelsaisonale Dürre: Die Dürre tritt während der vegetativen Wachstumsphase auf und kann zu Wachstumshemmung, geringerer Blattflächenentwicklung, schlechterer Bestockung und zu einer reduzierten Bestandsdichte durch das Absterben von Pflanzen führen. Auch dies verringert den finalen Ertrag. Bekannt ist, dass bei Trockenheit zuerst das Blattwachstum negativ beeinflusst wird und erst später die Photosyntheseleistung. Die reduzierte Blattfläche und damit eine geringere finale Biomasse bedingen größere Verluste als die niedrigere Photosyntheserate (Saab und Sharp 1989). Dazu trägt auch die frühzeitige Seneszenz der Blätter bei.

(III) Spätsaisonale oder terminale Dürre: Der Wassermangel tritt während oder nach der Blüte auf und beeinflusst den Ertrag direkt durch weniger Kornansatz oder indirekt durch Verringerung der Blattfläche zur Photosynthese (frühzeitige Seneszenz). Dadurch sinkt die Assimilation, was eine schlechtere Kornfüllung zur Folge hat. Der geringere Ertrag ist vor allem durch eine kleinere Tausendkornmasse bedingt (Araus et al. 2002).

Trockentoleranzmerkmale können für diese drei Perioden und abhängig von der Intensität des Stresses jeweils andere sein. Ebenso kann eine Optimierung in einem Merkmal zu einer ungewollten Verschlechterung in einem anderen führen, da die Eigenschaften interagieren (Passioura 1983). So kann eine frühe Blüte eines Genotyps vorteilhaft beim Auftreten später Dürre sein (Stressflucht), jedoch von Nachteil, wenn die Dürreperiode früher auftritt. Dann haben spätblühende Typen einen Vorteil durch ein besseres Regenerationswachstum der Meristeme von Sprossen und Adventivwurzeln nach Ende der Trockenheit (Blum 1996). Eine gut entwickelte Blattmasse kann günstig während mildem Stress sein, weil so die Evaporation des Bodens gedämmt wird und auch noch genügend Assimilate gebildet werden können. Sie kann aber nachteilig bei schwerer Dürre sein, wenn der Boden komplett austrocknet und über die Blätter zuviel Wasser verdunstet (Araus et al. 2002). Das Rollen der Blätter und ein geringerer Chlorophyllgehalt in den oberen Blättern kann bei großer später Trockenheit ebenfalls von Vorteil sein, wenn gespeicherte Assimilate zur Kornfüllung mobilisiert werden und kein Wasser mehr im Boden zur Verfügung steht (Blum 1998). Um den Ertrag unter Stress zu maximieren, erfordert es eine optimale Balance zwischen Maximierung der Assimilation und der Vermeidung von Schäden durch exzessiven Stress.

1 Einleitung

Merkmale für die Züchtung stresstoleranter Sorten müssten folgende Anforderungen erfüllen: **I)** kausal oder genetisch mit Ertrag unter Stress gekoppelt sein, **II)** eine genetische Variation besitzen, **III)** eine gute Vererbbarkeit aufweisen sowie **IV)** einfach, preiswert und schnell zu untersuchen sein. In der Praxis gestaltet sich das schwierig. Es ist leicht einen geeigneten Genotypen, für ein bestimmtes Jahr und eine bestimmte Umgebung zu selektieren. Sehr viel komplizierter wird es, sucht man Genotypen, die über die Jahre konstant besser abschneiden, selbst wenn man sich nur auf eine Umgebung bezieht (Ceccarelli et al. 1991). Laut Passioura (1996) lässt sich Wasser durch die Pflanze agronomisch am effektivsten nutzen, wenn sie **a)** soviel wie möglich davon versucht zu bekommen, **b)** das erhaltene Wasser so effektiv wie möglich nutzt und **c)** soviel wie möglich davon in den Ertrag konvertiert. Dafür ist ein effizientes Wurzelsystem entscheidend - tief, um Wasser nur in tieferen Schichten zu erreichen oder flach und dicht, wenn fast ausschließlich oberflächennahes Regenwasser zur Wasserversorgung zur Verfügung steht. Die Transpiration und die Wassernutzungseffizienz können durch die Ausprägung der Wachsschicht auf den Blättern, Blattbehaarung, Osmoregulation oder auch durch eine gute Bodendeckung, bedingt durch ein gutes frühes Wachstum („early vigour“), verbessert werden. Der Ernteindex, ‚Harvest Index‘ (HI), also das Verhältnis aus Kornertrag zu oberirdischer Biomasse, wurde in der Züchtung größtenteils durch die Umleitung der Assimilate in die körnertragenden Ähren verbessert. Früher wurden diese Assimilate für das Wachstum langer Halme genutzt, und somit war die Erhöhung des HI mit einer Verkürzung des Halmes verbunden. Dies kann aber bei Dürre negative Konsequenzen haben, da so bei Wassermangel die Kornfüllung durch Mobilisierung zuvor im Halm gespeicherter Assimilate beeinträchtigt ist (Araus et al. 2002). Ein Hinweis darauf ist die fehlende, negative (bei optimalen Bedingungen bestehende) Beziehung zwischen Halmlänge und Ertrag unter Trockenstress in Durum-Weizen (Villegas et al. 2000). Der HI kann aber auch durch die Reduzierung zu vieler, kräfteraubender Triebe pro Pflanze oder die Verlängerung der Wachstumsphase der Ähren verbessert werden. So bleibt mehr Zeit, um Assimilate zu den Körnern zu transportieren. Ein Züchtungsziel kann aber ein schneller Lebenszyklus sein, der eine Stressflucht ermöglicht. Diese Strategie ist in den mediterranen Ländern, vor allem in den sehr schlechten Lagen, bereits erfolgreich (Araus et al 2002).

In der jüngeren Vergangenheit sind eine Reihe von potentiellen Proteinen für die Trockentoleranz identifiziert und beschrieben worden. LEA ‘late embryogenesis abundant’ – Proteine sind eine wichtige Proteingruppe, welche in den letzten Stadien der Embryogenese oder als Reaktion auf Dehydrierung, Kälte, Salz oder bei der Behandlung mit Abscisinsäure

1 Einleitung

(ABA) akkumuliert werden (Choi et al. 1999). Sie sind sowohl in Monokotylen als auch in Dikotylen verbreitet und es gibt viele verschiedene Formen. Das Phytohormon ABA reguliert die Antwort auf abiotischen Stress wie Trockenheit, Kälte oder Salz und es wurde in vielen physiologischen Studien eine erhöhte ABA-Konzentration als Reaktion auf Dehydrierung gefunden (Ramanjulu und Bartels 2002). Dehydrine (LEA D11 Proteine), sind eine weitverbreitete Proteinfamilie. Ihre biochemische Aufgabe ist noch nicht vollständig geklärt. Vermutet wird, dass sie als eine Art Chaperone in den Zellen wirken, indem sie Proteine und Membranen gegen unvorteilhafte Strukturveränderungen, verursacht durch Dehydrierung, schützen (Kosova et al. 2007).

Eine weitere potentiell bedeutsame Proteinfamilie sind die Aquaporine, welche eine Rolle in Nicht-Stressbedingungen für die Wasserbalance in den Geweben spielen. Es sind Tunnelproteine, die für den zellulären Wassertransport wichtig sind, indem sie den Wassertransport entlang eines transmembralen Wasserpotentialgradienten unterstützen. Sie haben potentiell eine Rolle in den Wasserbeziehungen, denn die Regulation ihrer Expression und Aktivität werden durch Dehydrierung moduliert (Maurel und Chrispeels 2001).

Auch gibt es Transkriptionsfaktoren, die bei Dehydrierung eine Rolle spielen können. Hv-WRKY38 ist einer davon, ein Gen in Gerste, das für ein WRKY-Protein kodiert, dessen Expression in die Antwort auf Kälte- und Trockenstress involviert ist und zwar unabhängig von ABA. Es wurde auf Chromosom 6H kartiert. Die WRKY-Genfamilie ist eine der Hauptgruppen der pflanzenspezifischen Transkriptionsregulatoren (Mare et al. 2004).

1.3 Molekulare Methoden in der Züchtung

Der Ertragszuwachs pro Flächeneinheit bei allen Getreidearten während der letzten fünf Jahrzehnte ist vor allem dem Züchtungsfortschritt zu verdanken. In nicht optimalen Anbaugebieten ist dieser Erfolg allerdings geringer (Richards 1996). Um Sorten zu züchten, die einen guten Ertrag unter nicht-optimalen Bedingungen aufweisen, muss die Züchtung toleranter Sorten unter Stressbedingungen stattfinden, was aufwendige Versuche erfordert (Ceccarelli 1989). Konventionelle Züchtung ist sehr zeitintensiv. Durch den fortschreitenden Klimawandel werden aber schnellere Züchtungsmethoden benötigt, um neue, angepasste Sorten zu erzeugen.

Die Entwicklung molekularer Markertechniken in den 1980ern, ermöglichte einen neuen Zweig in der Züchtung, die sogenannte markergestützte Selektion (MAS). Bei dieser werden molekulare Marker zur Identifizierung geeigneter Genotypen genutzt (Francia et al. 2005, Forster et al. 2000, Ribaut und Hoisington 1998). Züchter können so erheblichen

1 Einleitung

zeitlichen und logistischen Aufwand der Evaluierung im Feld sparen, denn die Marker sind umweltunabhängig und definieren nur die genetischen Effekte auf ein Merkmal. Züchter haben durch sie eine viel höhere Sicherheit, dass der selektierte Genotyp wirklich Träger des vorteilhaften Allels ist, als bei rein phänotypischer Selektion. Es gibt sehr viele verschiedene molekulare Markertypen. Zu ihnen zählen die AFLPs („Amplified fragment length polymorphism“), RFLPs („Restriction fragment length polymorphism“), RAPDs („Random amplified polymorphic DNA“), SSRs („Simple sequence repeats“), STSs (Sequence Tagged Site“) oder SNPs („Single nucleotide polymorphism“) (Agarwal et al. 2008).

Die „Diversity Arrays Technology“ (DArT) ist eine relativ neue molekulare Markertechnik, die keine Sequenzinformationen erfordert und für alle Spezies geeignet ist. Als erstes kamen DArT-Marker in Reis auf (Jaccoud et al. 2001), wurden aber auf viele andere Pflanzenarten wie z.B. *Arabidopsis* (Wittenberg et al. 2005), Weizen (Akbari et al. 2006), Gerste (Wenzl et al. 2004a) oder Hirse (Mace et al. 2008) ausgeweitet. Die Technik basiert auf einer DNA-DNA-Hybridisierung und kann über Mikroarrays tausende Loci parallel untersuchen, ist also ein geeignetes Hochdurchsatzverfahren für eine schnelle Genotypisierung. Hierzu wird für jede Spezies eine Auswahl an Genotypen getroffen (genomische Repräsentation), die möglichst viel von der vorhandenen intraspezifischen Biodiversität abdeckt (Abb. 2). Es wird dann ein genetischer Fingerabdruck in Form des Vorhandenseins bzw. Nichtvorhandenseins einer Hybridisierung mit den polymorphen DNA-Fragmenten der genomischen Repräsentation erstellt (Jaccoud et al. 2001). Somit sind DArT-Marker biallelisch und dominant. Hinter den Polymorphismen der DArT-Marker können sich SNPs, InDels („insertions-deletions“) sowie vererbare Veränderungen in der Methylierung verbergen (Jaccoud et al. 2001). Der Vorteil der DArT-Marker ist eine schnelle und kostengünstige Abdeckung des Genoms. Trotzdem diese Markerform keine Sequenzinformationen erfordert, sind DArT-Marker sequenzierfähig. Seit 2010 sind die Ergebnisse der Sequenzierungen der DArT-Marker verfügbar (<http://www.triticarte.com.au/>).

1 Einleitung

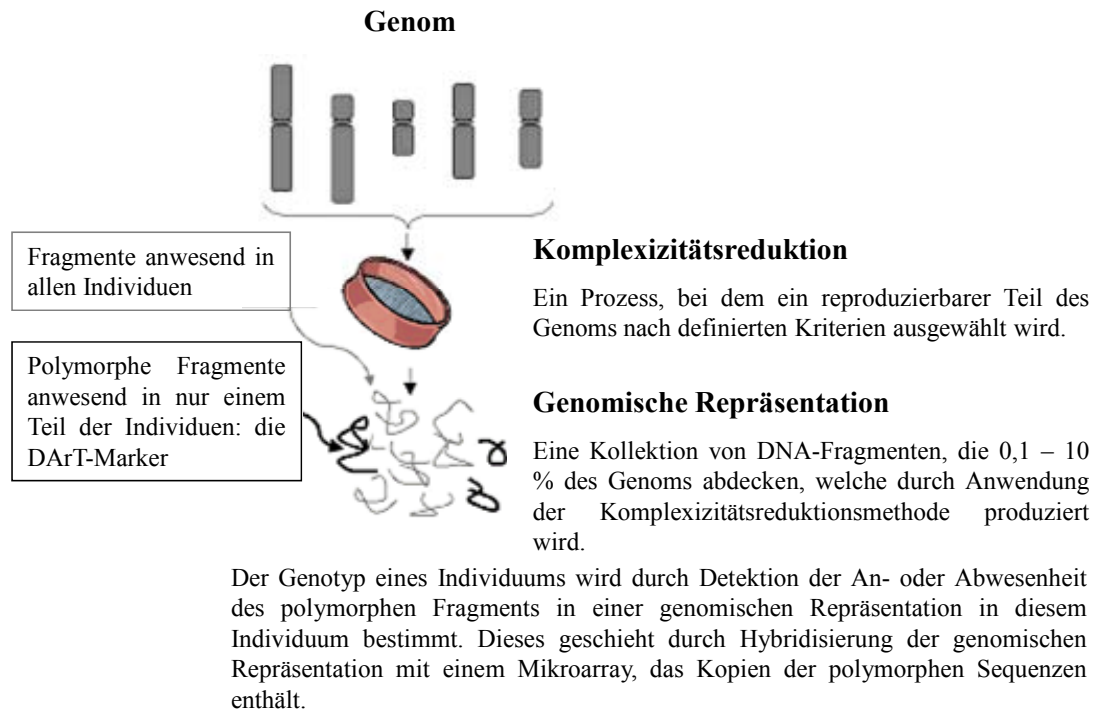


Abb. 2 Schematische Darstellung der ‚Diversity Array Technology‘ modifiziert nach Wenzl et al. (2004b)

Die Marker zur MAS können in der „quantitative trait locus“ (QTL) – Analyse mittels Segregationskartierung oder mit dem neueren Ansatz der genomweiten Assoziationsstudien identifiziert werden. In beiden Ansätzen werden Merkmalsorte (Loci) im Genom gesucht, die auf ein quantitatives Merkmal (Trait) einen positiven Einfluss haben. Quantitativ bedeutet, dass das Merkmal durch viele Gene kontrolliert wird (Collard et al. 2005). Bei beiden Methoden ist das Kopplungsungleichgewicht („linkage disequilibrium“ – LD) innerhalb der Population der entscheidende Faktor, der auch für die Auflösung der genetischen Karte eine entscheidende Rolle spielt. In der jüngsten Zeit werden auch kombinierte Ansätze aus Segregationskartierung und Assoziationsstudien genutzt. Zum einen die genestete Assoziationskartierung („nested association mapping“ – NAM), die multiple Familien zur Kartierung nutzt (meistens RILs), die durch Kreuzungen diverser Genotypen mit einem Referenzelter entstanden sind (Yu et al. 2008). Die erste solche Studie wurde in Mais durchgeführt (Buckler et al. 2009), mittlerweile werden aber auch in anderen Pflanzenarten, wie Hirse, Soja, Arabidopsis und auch Gerste, solche Populationen aufgebaut (Guo et al. 2010). Die zweite Variante ist die MAGIC - Methode: ‚Multi-parent Advanced Generation Inter-Cross‘, welche eine Population zur Kartierung nutzt, die entstanden ist aus multiplen Kreuzungen diverser Eltern, die dann mehrfach selbstet wurden (Cavanagh 2008).

1.3.1 QTL-Analyse

Zur QTL-Analyse ist eine Kreuzung geeigneter Eltern (unterschiedlich für das interessierende Merkmal) notwendig. Die Kartierungspopulation wird auf polymorphe Marker getestet. Es wird eine genetische Karte erstellt, in der die Reihenfolge der Marker und der Abstand (basierend auf den Rekombinationsschritten in Centimorgan – cM) zueinander festgehalten sind. Kartierungspopulationen sind oft DH-Populationen. Durch ihre Homozygotie kann man sie beliebig vermehren, ohne sie genetisch zu verändern. Weiterhin werden rekombinante Inzuchtlinien (RILs; die F_2 und nachfolgende Generationen durchlaufen mehrere Selbstungszyklen, so dass RILs nahezu homozygot sind), nahe isogene Linien (NILs; Linien, von denen jede ein definiertes Chromosomensegment des interessierenden Genoms im Hintergrund trägt), ‚Backcross‘-Populationen (BC; bei der die F_1 -Generation mit einem Elter rückgekreuzt wird), oder die F_2 -Generation (entstanden durch Selbstung der F_1) genutzt (Collard et al. 2005). Die Kartierungspopulation wird phänotypisiert und diese Daten mit der genetischen Karte verrechnet, so dass man schließlich die Marker erhält, die signifikant mit dem untersuchten Phänotyp korreliert sind. Es gibt unzählige QTL-Studien in Nutzpflanzen wie Hirse (Tuinstra et al. 1998), Mais (Reymond et al. 2003, Tuberosa et al. 1998), Reis (Cui et al. 2008, Zhao et al. 2008, Presterl et al. 2007), Weizen (Quarrie et al. 2003, Börner et al. 2002, Sourdille et al. 2000) und auch in Gerste (Yin et al. 2005, Kicherer et al. 2000). Sie alle haben dazu beigetragen, das Verständnis über die genetische Grundlage agronomisch bedeutsamer Merkmale zu erhöhen.

Trotzdem gibt es Nachteile bei der QTL-Analyse. Die Wahrscheinlichkeit, alle bedeutenden QTLs für ein Merkmal zu finden, und die Präzision bei der Kartierung (Auflösung der Loci) sind abhängig von a) der Dichte und der Verteilung der Marker auf der genetischen Karte, b) der Größe und Verteilung der QTLs und c) der Größe und des Typs der Kartierungspopulation (Quarrie 1996). Aufgrund der geringen Rekombinationsrate und somit des LD sind die Marker in einer bi-parentalen Population noch über sehr weite genetische Distanzen mit dem QTL gekoppelt (Oraguzie und Wilcox 2007). Daher ergeben sich die manchmal sehr großen Vertrauensintervalle (z.T. 20 – 30 cM) für ein QTL, die dann genomische Regionen umfassen, die bis zu 2.000 potentielle Kandidatengene enthalten können (Price 2006). Deshalb müssen die gefundenen QTLs einer Feinkartierung unterzogen werden, um einen wirklich eng gekoppelten Marker für die MAS zu finden. Außerdem müssen die Loci vor der MAS noch aufwändig in einem anderen genetischen Hintergrund verifiziert werden (Igartua et al. 2000, Romagosa et al. 1999, Snape et al. 1996). Die

1 Einleitung

herkömmliche QTL-Kartierung über eine Kreuzungspopulation hat noch weitere Grenzen. **(1)** Die gefundenen Loci sind populationspezifisch. Die Eltern verschiedener Kreuzungspopulationen sind nicht für alle im Genpool existierenden Merkmalsloci polymorph, so dass viele Populationen getestet werden müssen, um gemeinsame, einflussreiche QTL zu detektieren. **(2)** Unterschiedliche Merkmale (z.B. auch Trockentoleranz in verschiedenen Entwicklungsstadien) können nur selten in einer einzigen Population untersucht werden, da die Eltern sich meist nicht für alle Merkmale unterscheiden. **(3)** Da die Auflösung der Loci meist nur sehr grob ist, ist es oft schwierig bis unmöglich, nahe beieinander liegende als getrennte QTLs zu identifizieren. **(4)** Die Suche nach geeigneten Eltern und die nötigen Kreuzungen zur Erzeugung der Kartierungspopulation sind sehr zeitintensiv. Deshalb ist der Einfluss der MAS in der Züchtung bisher eher marginal (Köbner 2004). Auch der Erfolg der MAS für die Züchtung trockenoleranter Sorten ist dadurch noch sehr schwach (Tuberosa und Salvi 2004).

1.3.2 Genomweite Assoziationsstudien als Alternative zur QTL-Kartierung

Die Assoziationskartierung wurde speziell in der Humangenetik entwickelt und angewandt. Da bei Menschen keine bi-parentalen Populationen erzeugt werden können, wird dort zur Kartierung von Genen auf eine Population nicht verwandter Individuen zurückgegriffen. In der Pflanzengenetik wird dieser Ansatz seit wenigen Jahren ebenfalls genutzt und entwickelt sich zunehmend. Studien gibt es mittlerweile neben *Arabidopsis* (Aranzana et al. 2005, Kim et al. 2006) und *Lolium* (Sköt et al. 2004) in vielen Nutzpflanzenarten. So existieren entsprechende Untersuchungen in Mais (Remington et al. 2001, Thornsberry et al. 2001), Reis (Agrama et al. 2007), Weizen (Crossa et al. 2007, Roy et al. 2006, Breseghello und Sorrels 2006b) und Gerste (Rostoks et al. 2005, Kraakmann et al. 2004, 2006, Ivandic et al. 2002,). Neben dem genomweiten Ansatz gibt es auch den Kandidatengenansatz (Matthies et al. 2009a, 2009b, Tommasini et al. 2007, Malysheva-Otto und Röder 2006).

Die Assoziationskartierung bietet wesentliche Vorteile im Vergleich zur klassischen QTL-Kartierung. Beide Ansätze haben dasselbe Ziel, das Auffinden von Markern, die an Gene gekoppelt sind, welche für die Unterschiede in einer Merkmalsausprägung verantwortlich sind. Einer der wesentlichen Vorteile ist die Zeitersparnis, da langwierige Kreuzungen zur Erzeugung einer Kartierungspopulation unnötig sind. Außerdem erhält man durch die Vielzahl an Genotypen einen weitaus repräsentativeren genetischen Hintergrund.

1 Einleitung

Wie vielfältig eine Population hinsichtlich ihrer Allele sein kann, zeigt ein Beispiel in Gerste. Malysheva-Otto et al. (2006) untersuchten 953 Gerstensorten mit nur 48 SSR-Markern, insgesamt ergaben sich 799 verschiedene Allele. Durch den hohen Grad an Polymorphismus in einer Sammlung von Genotypen, ist davon auszugehen, dass eine hohe Anzahl an Loci für verschiedenste Merkmale in nur einer Population gefunden werden kann. Im Gegensatz zur QTL-Analyse sind die Loci wesentlich feiner aufgelöst, bedingt durch die höhere Rekombination im Laufe der Populationsgeschichte (Zhu et al. 2008). So wurde jede Verbindung zwischen einem QTL und allen, nicht wirklich eng gekoppelten Markern entfernt (Abb. 3).

Das LD ist aufgrund der unterschiedlichen Rekombinationsrate nicht gleichmäßig über das Genom verteilt, und kann so je nach Locus sehr variieren (Varshney et al. 2006). Einfluss auf das Ausmaß des LD's haben **(1)** die Rekombinationsrate, je höher, desto geringer das LD, **(2)** der Reproduktionsmechanismus, Selbstbefruchter haben ein höheres LD als Fremdbefruchter. Ein erhöhtes LD verursacht **(3)** genetische Isolation, genauso wie die Teilung von Populationen oder Admixture (neue Population basierend auf Kreuzung von Mitgliedern noch kürzlich getrennter Populationen) sowie **(4)** menschliche oder natürliche Selektion **(5)** kann das LD kann verringert werden durch eine hohe Mutationsrate, während das Neuarrangement des Genoms die Rekombination lokal unterdrücken und somit dort das LD erhöhen kann (Rafalski und Morgante 2004)

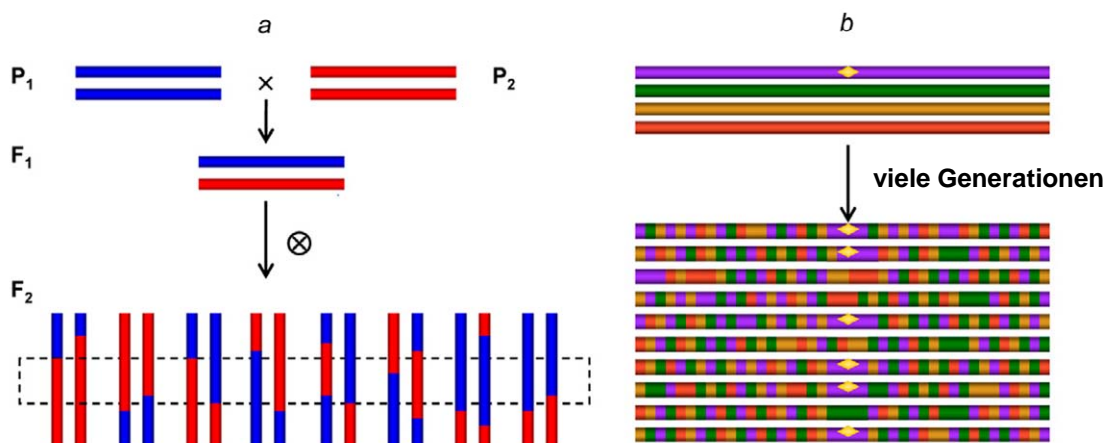


Abb. 3 Schematischer Vergleich der genetischen Kartierung von Zhu et al. (2008) in (a) einer bi-parentalen Kreuzungspopulation mit den Allelen zweier Eltern (blau und rot) und (b) in einer Kollektion diverser Genotypen (lila, grün, gelb, rot)

1 Einleitung

Unerlässlich bei der Assoziationskartierung ist die Untersuchung der Populationsstruktur. Durch sie kann ein LD zwischen nur schwach gekoppelten oder ganz ungekoppelten Loci entstehen und so eine falsch-positive Assoziation bedingen (Bresgello und Sorrels 2006a). Besteht ein Ungleichgewicht in der Verteilung der Marker innerhalb der Subpopulationen und sind die Subpopulationen phänotypisch verschieden, ist die Grundannahme der Nullhypothese bei konventionellen statistischen Methoden verletzt. Diese gehen in der Nullhypothese von einer Unabhängigkeit zwischen Marker und Phänotyp aus (Kang et al. 2008). Diese Unabhängigkeit ist eben durch das Vorhandensein einer Populationsstruktur oft nicht gegeben, so dass es zu vielen falsch-positiven Assoziationen („spurious associations“) kommen kann. Ein solcher falsch assoziierter Marker wäre für die Verwendung zur MAS völlig unbrauchbar. Deshalb ist es in der Assoziationsgenetik unerlässlich, die Populationsstruktur zu untersuchen und deren Einfluss statistisch festzustellen (Yu und Buckler 2006). Falsch-Positive Assoziationen gehören zur Fehlerkategorie Typ I. Daneben gibt es auch das Risiko von Falsch-negativen Assoziationen, die in Fehlerkategorie Typ II fallen. D.h. eine real vorhandene Assoziation wird als nicht signifikant eingestuft. Dies kann an einer schnellen LD-Abnahme liegen, so dass Marker und Gen nur noch schwach oder gar nicht korreliert sind. Auch eine ungleichmäßige Allelhäufigkeit sowie die multivariaten Teststatistiken können zu Falsch-Negativen führen (Carlson et al. 2004).

Für die Untersuchung der Populationsstruktur gibt es im Wesentlichen drei Möglichkeiten. „Genomic control“ (GC) (Devlin und Röder 1999), „Structured Association“ (SA) (Pritchard et al. 2000b) sowie die Hauptkomponentenanalyse - „Principal Component Analysis“ – PCA - (Price et al. 2006).

Für **GC** wird eine große Anzahl an neutralen Markern verwendet, die unabhängig vom untersuchten Merkmal sind. Die Teststatistik der Assoziation zwischen diesen Markern und dem Merkmal wird dann genutzt, einen kritischen Wert für die anderen, von Populationsstruktur beeinflussten, wahren Assoziationen zu ermitteln. Nachteile sind die nötige hohe Anzahl neutraler Marker, sowie die Wahrscheinlichkeit der Überkorrektur, was die statistische Genauigkeit („Power“) verringert (Hall et al. 2010).

Die am weitesten verbreitete Methode zum Umgang mit Populationsstruktur in der Assoziationskartierung ist der Ansatz der **SA** (Pritchard et al. 2000b). Diese testet eine vorgegebene Anzahl an Subpopulationen und teilt die Genotypen in Subgruppen ein, wobei es eine Zugehörigkeitswahrscheinlichkeit für jeden Genotypen für jede Gruppe gibt (Q-Matrix). Die Grundannahme bei SA ist, dass ein LD zwischen genetisch ungekoppelten Markern das

1 Einleitung

Ergebnis von Populationsstruktur ist. Deshalb ist es notwendig, Marker zu wählen, deren Abstand mindestens ~ 5 cM beträgt. Sonst sind Paare enthalten, die sich aufgrund genetischer Kopplung in LD befinden und die Grundannahme wird verletzt. Die entsprechende Q-Matrix wird dann im mathematischen Modell als Korrekturfaktor eingesetzt.

Die **PCA** wird mit zufälligen Markern durchgeführt und die entsprechende Anzahl an Hauptkomponenten ermittelt. Diese Matrix wird dann ebenfalls als Korrekturfaktor ins Modell einbezogen (Price et al. 2006). Der Vorteil liegt im wesentlich geringeren Aufwand der Berechnung im Vergleich zur Q-Matrix.

An mathematischen Modellen zur Assoziationsberechnung gibt es zum einen das generalisierte lineare Modell (GLM), in dem die Populationsstruktur in Form einer Matrix als Korrekturfaktor einbezogen wird. Eine solche Matrix ist die Q-Matrix aus dem SA-Ansatz. Oder die Hauptkomponentenmatrix der PCA. Eine Erweiterung des GLM stellt das gemischte lineare Modell (MLM) dar. Zusätzlich zu den Kovariaten (die auch weggelassen werden können), werden hier die Verwandtschaftsbeziehungen („Kinship“) der Genotypen zueinander als Matrix ins mathematische Modell als zufällige Effekte einbezogen (Yu et al. 2006). Diese Beziehungen können anhand von bekannten Abstammungsinformationen oder, wenn diese unbekannt oder nur unzureichend bekannt sind, mittels der Markerinformationen geschätzt werden (Hall et al. 2010). Genetisch näher verwandte Individuen weisen auch einen ähnlicheren Phänotyp auf als weniger miteinander verwandte Genotypen. Der Vorteil der Kinship-Matrix ist, dass sie auch eine versteckte Populationsstruktur handhaben kann und sehr effizient die Falsch-Positiven kontrolliert. Genau dieser Fakt kann aber auch bei kleineren Populationen zu einer Verringerung der Möglichkeit der Detektion der wahren Assoziationen führen (Stich et al. 2008). Auch markerunabhängige Informationen, wie die Zugehörigkeit zu Winter- und Sommertypen oder die Zeiligkeit der Genotypen, können ebenfalls als Faktoren in das GLM oder MLM einbezogen werden.

1.4 Ziele der Arbeit

In der vorliegenden Arbeit wurden DArT-Marker in einer genomweiten Assoziationsstudie für die Kartierung von Trockentoleranzmerkmalen in einer hoch diversen Sommergerstenpopulation aus Wildgersten, Landrassen und Sorten genutzt. Auch Kreuzungen zwischen Wild- und Kulturgerste waren enthalten. Ziel war die Detektion von Markern, die mit Trockentoleranz korreliert sind und in der praktischen Pflanzenzüchtung Verwendung bei der MAS finden können. Außerdem sollte die Interaktion unterschiedlicher Toleranzmerkmale in verschiedenen Entwicklungsstadien sowohl auf phänotypischer, als

1 Einleitung

auch auf genetischer Ebene untersucht werden. Die Phänotypisierung erfolgte in drei verschiedenen Entwicklungsstadien, dem Keimlingsstadium, dem Sämlingsstadium bis hin zu zwei verschiedenen Tests im adulten Stadium, einem Topfversuch in einem Folientunnel und einem Feldversuch zur chemischen Desikkation.

2 Material und Methoden

Zur Ermittlung von signifikanten Beziehungen zwischen Trockentoleranzmerkmalen und DArT-Markern wurde eine diverse Gerstensammlung in verschiedenen Entwicklungsstadien phänotypisiert.

2.1 Zusammensetzung der Gerstenkollektion

Für die Assoziationskartierung wurde eine taxonomisch und geographisch diverse Gerstenkollektion vom International Centre for Agricultural Research for the Dry Areas (ICARDA) in Syrien zusammengestellt, wobei die Genotypen hinsichtlich ihrer Variation für Trockentoleranz ausgesucht wurden. Die Kollektion beinhaltet 38 Wildgersten (*H. vulgare* subsp. *spontaneum*), 122 Landrassen sowie 63 Sorten (*H. vulgare* subsp. *vulgare*), also insgesamt 223 verschiedene Gerstengenotypen. Diese stammen aus insgesamt 30 verschiedenen Ländern (Tab. 1), die sich auf vier verschiedene Kontinente, Afrika, Asien, Australien und Europa, verteilen, wobei der Schwerpunkt der Herkünfte auf Nordafrika, dem Vorderen Orient und Zentralasien liegt. Eine genaue Übersicht über alle enthaltenen Genotypen und deren Herkünfte gibt Tab. A1. Innerhalb der 63 Sorten sind zehn ICARDA-eigene Züchtungen enthalten, die aus Kreuzungen zwischen Wild- und Kulturgerste entstanden. Somit bleiben insgesamt 175 reine Kulturgersten in der Kollektion. Zu den Wildgersten zählen außerdem drei ‚Wildgerstenkultivare‘, auch sie gezüchtet von ICARDA, die durch Selektion ihre Heterogenität verloren haben.

Die Genotypen dieser Kollektion zeigen neben der Unterteilung in Wild- und Kulturgerste auch eine große morphologische Diversität. So sind zweizeilige und sechszeilige Gersten enthalten. Bei der Kornfarbe gibt es ebenfalls eine große Vielfalt, die Mehrzahl der Genotypen weist zwar helle Körner auf, es sind aber auch Linien mit schwarzer, brauner und violetter Kornfarbe vertreten. Außerdem sind vier Nacktgersten enthalten.

2 Matrial und Methoden

Tab. 1 Übersicht über die Herkünfte der Genotypen der Gerstenkollektion, (UN-Ländercode 2009 von der Webseite der UN)

Herkunft	UN-Ländercode	Anzahl Gesamt	Anzahl Sorten	Anzahl Landrassen	Anzahl Wildgerste
ICARDA	-	38	35*	-	3**
Syrien	SYR	22	3	13	6
Iran	IRN	20	-	18	2
Jordanien	JOR	18	1	5	12
Ägypten	EGY	14	3	10	1
Libyen	LBY	12	3	9	-
Pakistan	PAK	11	-	8	3
Turkmenistan	TKM	10	-	4	6
Afghanistan	AFG	9	-	7	2
Algerien	DZA	9	2	7	-
Oman	OMN	7	-	7	-
Tunesien	TUN	6	2	4	-
Türkei	TUR	6	2	3	1
Marokko	MAR	5	1	4	-
Aserbaidschan	AZE	4	-	3	1
Irak	IRQ	4	1	2	1
Saudi-Arabien	SAU	4	-	4	-
China	CHN	3	-	3	-
Äthiopien	ETH	3	1	2	-
Jemen	YEM	3	-	3	-
Australien	AUS	2	2	-	-
Eritrea	ERI	2	2	-	-
Indien	IND	2	-	2	-
Tadschikistan	TJK	2	-	2	-
Usbekistan	UZB	2	-	2	-
Zypern	CYP	1	1	-	-
Frankreich	FRA	1	1	-	-
Griechenland	GRC	1	1	-	-
Libanon	LBN	1	1	-	-
Russland	RUS	1	1	-	-

* inklusive der 10 Kreuzungen aus Wild- und Kulturgerste, **Wildgerstenkultivare

2.2 Untersuchung der Trockentoleranz - Phänotypisierung der Gerstenkollektion

Es wurden verschiedene Experimente zur Trockentoleranz in drei verschiedenen Entwicklungsstadien durchgeführt, angefangen vom Keimlingsstadium, über das Sämlingsstadium, bis hin zur Toleranz im adulten Stadium nach der Blüte. Die Untersuchungen fanden in Klimakammern, in einem Folientunnel sowie auf dem Feld statt. Tabelle 2 gibt einen Überblick über alle untersuchten Merkmale.

2 Material und Methoden

Tab. 2 Übersicht über alle phänotypisierten Merkmale und Abkürzungen in allen Experimenten

Abk.	Merkmal	Experiment	Erklärung / Bonitur
WL	Wurzellänge in cm	Keim- und Sämlingstest	Maximale Länge der Wurzeln
KL	Koleoptilnlänge in cm	Keimlingstest	Maximale Länge der Koleoptile
SL	Sprosslänge in cm	Keim- und Sämlingstest	Maximale Länge des Sprosses
KR	Keimrate in %	Keimlingstest	Prozentualer Anteil, wie viele der ausgelegten Samen am Ende des Experiments gekeimt waren
WFG	Wurzelfrischgewicht in mg	Sämlingstest	Wurzelmasse aller Pflanzen eines Genotypen einer Variante (Kontrolle oder Stress), anschließend geteilt durch die Pflanzenanzahl
WTG	Wurzelrockengewicht in mg	Sämlingstest	Getrocknete Wurzelmasse aller Pflanzen eines Genotypen einer Variante (Kontrolle oder Stress), anschließend geteilt durch die Pflanzenanzahl
SFG	Sprossfrischgewicht in mg	Sämlingstest	Sprossmasse aller Pflanzen eines Genotypen einer Variante (Kontrolle oder Stress), anschließend geteilt durch die Pflanzenanzahl
STG	Sprossrockengewicht in mg	Sämlingstest	Getrocknete Sprossmasse aller Pflanzen eines Genotypen einer Variante (Kontrolle oder Stress), anschließend geteilt durch die Pflanzenanzahl
Ägw	Ährgewicht in g	Folientunnel, Feld	Gewicht aller Körner einer Ähre
KgwPf	Korngewicht in g	Folientunnel	Gewicht aller Körner einer Pflanze
Äl	Ährenlänge in cm	Feld	Länge der Ähre ohne Grannen
Kz	Kornzahl	Folientunnel, Feld	Kornzahl einer Ähre
KzPf	Kornzahl pro Pflanze	Folientunnel	Kornzahl aller Ähren einer Pflanze
TKM	Tausendkornmasse in g	Folientunnel, Feld	TKM einer Einzelähre
TKMPf	Tausendkornmasse in g	Folientunnel	TKM basierend auf allen Ähren einer Pflanze
HA	Halmanzahl	Folientunnel	Anzahl aller Halme pro Pflanze
Hö	Pflanzenhöhe in cm	Folientunnel, Feld	Maximale Höhe (ohne Grannen) der Pflanze (FT) oder des Plots (Feld)
Sh	Tage bis zum Schossen	Feld	Zeit von Aussaat bis zum Schossen
Bl	Tage bis zur Blüte	Folientunnel, Feld	Zeit von Aussaat bis zur Blüte
Wt	Wuchstyp	Folientunnel, Feld	Vegetativer Wuchstyp: 1- aufrechter Wuchstyp, 2- nahezu aufrecht, 3- mittel aufrecht/niederliegend, 4- nahezu niederliegend, 5- niederliegend
Wax	Wachsschicht	Feld	Beurteilung der Wachsschichtausprägung am Stängel: 1- keine sichtbare Wachsschicht, 2- sichtbare Wachsschicht, 3- stark sichtbare Wachsschicht
An	Anthocyan	Feld	Beurteilung des Anthocyangehalts an den Nodien: 1- Nodien grün, kein An sichtbar, 2- Nodien leicht rot überlaufen, 3- starke Rotfärbung an den Nodien
Lg	Lagerungsneigung	Feld	Beurteilung der Lagerungsneigung des Genotypen: 1- keine Lagerung, 2- schwache Lagerung, 3- ausgeprägte Lagerung, 4- stark ausgeprägte Lagerung

2.2.1 Untersuchungen im Keimlingsstadium

Im Keimlingsstadium wurde ein Experiment mit drei aufeinander folgenden Wiederholungen durchgeführt, in dem die Genotypen auf ihre osmotische Toleranz untersucht wurden (Abb. 4). Die Samen wurden direkt auf Filterpapier ausgelegt, das in einer Kontrollvariante mit destilliertem Wasser (Aqua dest.) befeuchtet war und in der Stressvariante mit 15 % Polyethylenglycol (PEG 6000) in Aqua dest. PEG mit einem Molekulargewicht von 6000 g mol⁻¹ ist wasserlöslich, dringt aber nicht in die Pflanze ein und ist ein nicht-ionisches Polymer (Lawlor 1970). Es wird osmotischer Stress induziert. Insgesamt wurden pro Linie zehn Samen in der jeweiligen Variante ausgelegt. Das Filterpapier mit den ausgelegten Samen war in einer transparenten flachen Plastischale mit Deckel (29 x 3,3 x 22,5 cm) platziert. In einer solchen Schale befanden sich je sieben Linien. Der Test hatte eine Dauer von acht Tagen und fand in einem Keimschrank der Marke Percival statt. Es herrschte eine konstante Temperatur von 20 °C bei einem Wechsel von zwölf Stunden Licht und zwölf Stunden Dunkelheit. Am Ende des Experiments wurde erfasst, wie viele der zehn ausgelegten Samen nach den acht Tagen gekeimt waren. An sechs Keimlingen wurden die Wurzel- und Sprosslängen sowie die Länge der Koleoptilen gemessen. Anschließend wurde der Toleranzindex (TI) für die Mittelwerte der untersuchten Merkmale nach folgender Formel berechnet:

$$TI = (\text{Merkmal unter Stress} * 100) / \text{Merkmal in Kontrolle.}$$



Abb. 4 Keimlingstest mit der Gerstenkollektion ausgelegt auf Filterpapier befeuchtet mit Aqua dest. als Kontrollvariante (links) und mit 15 % Polyethylenglycol als Stressvariante (rechts)

2.2.2 Untersuchungen im Sämlingsstadium

Wegen geringer Saatgutmengen konnte im Rahmen dieser Arbeit nur ein einzelnes Experiment im Sämlingsstadium durchgeführt werden. Die Sämlinge wurden in hydroponischen Gefäßen auf ihre osmotische Toleranz getestet. Hierzu wurden rund 50 Samen zuerst im Klimaschrank (Percival) bei 20 °C im Dunkeln auf Filterpapierrollen angekeimt und dann drei Tage alte Keimlinge mit einer möglichst ähnlichen Größe in die hydroponischen Gefäße (28,5 x 9 x 14 cm) mit einer Abdeckung aus Aluminiumfolie überführt (Abb. 5). Pro Genotyp und Variante (Kontrolle und Stress) wurden 15 Keimlinge in fünf Reihen mit je drei Keimlingen platziert. In einem Gefäß befanden sich nebeneinander je vier Genotypen. Zur Etablierung in diesen Gefäßen wurden die Keimlinge zunächst fünf Tage lang in einer 50 % Hoagland-Nährlösung (Kerepesi und Galiba 2000) kultiviert. Danach wurde die Kontrollvariante auf eine hundertprozentige Hoaglandlösung gesetzt, die Stressvariante enthielt in dieser Lösung wie schon im Keimlingstest 15 % PEG. Die Zusammensetzung der Hoaglandlösung ist in der Tab. A2 aufgeführt. Unter diesen Bedingungen wuchsen die Pflanzen 14 Tage heran. Die entsprechenden Lösungen wurden pro Gefäß je nach Bedarf nachgefüllt. Der pH-Wert wurde in einem Bereich von 5,75 bis 5,85 eingestellt. Für dieses Experiment wurde eine Klimakammer der Firma TIRA Umweltsimulation GmbH (Typ: TB11624.3) genutzt. Während der Dunkelphase (8 Stunden) betrug die Temperatur 17 °C, während der 16 Stunden Licht hingegen 21 °C. Aufgrund der hohen Anzahl an Genotypen war es zeitlich und räumlich nicht möglich, die Population in einem Durchlauf zu untersuchen. Die Gerstenkollektion wurde zweigeteilt und das Experiment aus räumlichen Gründen erst mit einer Hälfte der Genotypen, dann mit der anderen Hälfte in derselben Klimakammer unter denselben Bedingungen durchgeführt. Weiterhin wurde aufgrund des hohen zeitlichen Aufwands bei der Platzierung der Keimlinge in die hydroponischen Gefäße der Ablauf für die Hälfte der Linien in jedem der beiden Durchläufe des Experiments um einen Tag zeitversetzt. Nach 14 Tagen in der Stress- oder Kontrolllösung endete das Sämlingsexperiment. Zur Vermessung wurden die Pflanzen eines Genotyps vorsichtig entnommen. Es wurde die Pflanzenanzahl erfasst, da nicht immer alle 15 Keimlinge überlebt hatten und die jeweils fünf größten einer Linie ausgesucht. An diesen fünf Pflanzen wurde die maximale Wurzel- und Sprosslänge ermittelt. Anschließend wurden bei allen Pflanzen einer Linie die Wurzeln vom Spross getrennt und das Frischgewicht der Wurzeln und des Sprosses von allen Pflanzen einer Linie zusammen gemessen. Die gemessenen Wurzeln und Sprosse wurden getrennt voneinander in separaten Papiertütchen im

2 Matrial und Methoden

Trockenschrank für 24 Stunden bei 90 °C getrocknet. Abschließend wurde mit einer Feinwaage das Trockengewicht bestimmt. Die Frisch- und Trockengewichte wurden dann durch die Gesamtanzahl der Pflanzen der entsprechenden Linie geteilt, um das mittlere Gewicht pro Pflanze zu ermitteln. Wie im Keimlingsstadium wurden die Toleranzindices für alle untersuchten Merkmale (Längen, Frisch- und Trockengewichte) berechnet.



Abb. 5 Hydroponischer Test im Sämlingsstadium links: hydroponisches Gefäß im Sämlingstest, rechts: hydroponische Gefäße mit den Genotypen gegen Ende des Experiments (links unter Kontroll-, rechts unter Stressbedingungen)

2.2.3 Untersuchungen der Trockentoleranz im adulten Stadium im Folientunnel

Im Jahr 2007 wurde ein Topfexperiment zur adulten Trockentoleranz im Folientunnel durchgeführt. Er ist an beiden Seiten mit einer Vorrichtung zum Aufrollen der Folie versehen, so dass bei Hitze die Temperatur im Innenraum verringert werden kann (Abb. 6). Die Kontroll- und Stressvariante bestanden aus je 12 Blöcken à 90 Töpfen, die Blöcke hatten eine Breite von 6 und eine Länge von 15 Töpfen. Der Durchmesser der Töpfe betrug 14 cm. Die Pflanzen der Genotypen waren über die zwölf Blöcke einer Variante zufällig verteilt, beide Varianten waren nacheinander angeordnet. Dies entspricht einem teilweise randomisierten Blockdesign. Es wurden pro Genotyp und Variante 5 Töpfe untersucht, in die Ende März 2007 je drei Samen ausgelegt und die später auf eine Pflanze pro Topf vereinzelt wurden. Als Erde wurde eigenhergestellte Kulturerde des IPK verwendet. Noch vor der Blüte der Pflanzen wurde für jede Pflanze eine Bonitur des Wuchstyps vorgenommen (siehe Tab. 2). Das Blühdatum wurde für jede Pflanze jeder Linie in beiden Varianten einzeln erfasst und die Wasserzugabe in der Stressvariante sieben Tage nach der Blüte der Pflanze Topf für Topf einzeln gestoppt. Die Ähre, an der das Blühdatum bestimmt wurde, wurde mit rotem Klebeband markiert. Bei den Wildgersten war ein Eintüten der Ähren notwendig, da die Körner nach der Reife durch die Spindelbrüchigkeit ausfallen (Abb. 7). Nach der Abreife der

2 Matrial und Methoden

Pflanzen wurde die Pflanzenhöhe gemessen, die Anzahl der Halme erfasst und die Ähren geerntet. Die markierte Hauptähre jeder Pflanze wurde einzeln geerntet, so dass zusätzlich zur Tausendkornmasse (TKM) für diese Ähre das Ährgewicht (Ägw) und die Anzahl der Körner (Kz) einer Ähre ermittelt werden konnten. Für die restlichen reifen Ähren der Pflanze wurde die TKM von allen zusammen ermittelt sowie das Gesamtgewicht aller geernteten Körner dieser Pflanze. Das Saatgut wurde mittels MARVIN (GTA Sensorik GmbH) vermessen, ein System zur Saatgutanalyse, das über eine Kamera die Länge, Breite und Fläche der Körner erfasst sowie die Kornanzahl ermittelt. Eine angeschlossene Waage ermittelt anschließend das Gewicht der Körner und die TKM jeder Probe wird danach automatisch berechnet.



Abb. 6 Folientunnelversuch im Sommer 2007

2 Matrial und Methoden



Abb. 7 Folientunnelversuch Wildgersten: Wildgerstenähren umhüllt mit transparenten Tüten; Hauptähren sind mit rotem Klebeband markiert

2.2.4 Feldversuch zur Reaktion auf die chemische Desikkation

Mit der chemischen Desikkation wird Stress simuliert. Dafür wird nach der Blüte eine Chemikalie gespritzt, die die Photosynthese unterbindet, so dass keine neu gebildeten Assimilate zur Kornfüllung genutzt werden können. Die Methode wurde erstmals mit einer Spritzlösung aus 4 % Magnesiumchlorat bei Weizen angewandt und zeigte gute Korrelationen zum Ertrag unter natürlichen Trockenbedingungen (Blum et al. 1983a, 1983b). Die Toleranz gegenüber dieser Stresssimulation, liegt in der Fähigkeit einiger Genotypen ihre Körner durch die Mobilisierung der zuvor im Halm gespeicherten Assimilate zu füllen. Die Genotypen mit dem geringsten Verlust in der Tausendkornmasse hatten so auch den größten Verlust im Halm Trockengewicht zu verzeichnen. Nicolas und Turner (1993) verglichen mehrere Chemikalien zur chemischen Desikkation und befanden das Besprühen mit Kaliumiodid (KI) als die beste Methode für Feldversuche. Da in dieser Arbeit nicht mit Weizen, sondern Gerste gearbeitet wurde, es aber noch keine veröffentlichten Daten zur chemischen Desikkation mit KI in Gerste gibt, wurde im Jahr 2006 während eines Feldversuches mit KI in Weizen (Zaynali-Nezhad 2010) ein Vorversuch mit den Gerstensorten Steptoe und Morex durchgeführt. Es wurden drei verschiedene KI-Konzentrationen (0,5 %, 0,75 %, 1,0 %) zu verschiedenen Zeitpunkten nach der Blüte (7, 10 und 14 Tage) getestet. Die besten Ergebnisse

2 Matrial und Methoden

brachte der Spritztermin 10 Tage nach der Blüte, 14 Tage zeigten so gut wie keinen Effekt und 7 Tage eine zu hohe Sterilität. Für den ausgewählten Spritztermin 10 Tage nach der Blüte hatte nur die höchste Konzentration von 1,0 % einen erkennbaren Einfluss auf die TKM. Mit einer Auswahl von 44 Genotypen der Gerstenkollektion (11 Wildgersten und 33 Kultivaren) wurde auf dem Feld 2007 ein weiterer Vorversuch durchgeführt. Da zu erwarten war, dass die von ICARDA ausgewählten Genotypen toleranter als Steptoe und Morex sein würden, wurde eine Konzentration von 1,5 % KI gewählt und die Pflanzen zehn Tage nach der Blüte damit behandelt. Bei dieser Konzentration zeigte sich eine deutliche Reduktion der TKM im Vergleich zur unbehandelten Kontrolle. Ebenso gut ersichtlich waren die deutlichen Unterschiede zwischen den Genotypen, so bewegte sich die TKM der mit KI behandelten Pflanzen zwischen 19 und 50 g (Tab. 3).

Tab. 3 Vorversuch zur chemischen Desikkation

	N	Minimum	Maximum	Mittelwert	Standardabweichung
TKM K in g	44	21,1	61,3	46,0	7,9
TKM KI in g	44	19,4	50,0	38,7	6,6

TKM der unbehandelten Kontrolle (K) und der mit 1,5 %- Kaliumiodid behandelten (KI) Genotypen, N- Anzahl der Genotypen

Für den Versuch mit der gesamten Gerstenkollektion wurden 2008 innerhalb des IPK-Geländes zwei möglichst verschiedene Standorte hinsichtlich des Bodens ausgesucht (Lageplan innerhalb des IPK in Abb. A1). Die Bodenanalysen für die ausgewählten Standorte wurden von der AGROLAB Boden- und Pflanzenberatungsdienst GmbH durchgeführt. Der erste Standort, die ehemalige „Kirschplantage“ (weiterhin als KP bezeichnet), besteht aus humosem tonigem Lehm, der zweite Standort, die „Selkenbreite 4“ (weiter als SB bezeichnet), aus reinem tonigem Lehm. Die KP enthält weniger pflanzenverfügbaren Stickstoff (40 kg N / ha im Vergleich zu 55 kg N / ha auf der SB). Beide unterscheiden sich außerdem im pH-Wert (KP 7,3; SB 7,6), im Kaliumgehalt (KP 23,2 mg / 100 g; SB 20,2 mg / 100g) und im Magnesiumgehalt (KP 17,1 mg / 100 g; SB 10,2 mg / 100 g) sowie im Anteil an organischer Substanz, der auf der KP mit 4 % höher liegt als auf der SB mit nur 2,6 %. Da das IPK in einem Bereich mit landwirtschaftlich sehr guten Böden liegt, sind beide Standorte den nährstoffreichen Böden zuzuordnen. Die Aussaat erfolgte Ende Februar 2008. Für jeden Genotyp der Gerstenkollektion wurden in einer Parzelle von 1 m², die aus vier Reihen à 1 m Länge mit einem Abstand von 25 cm bestand, 100 Samen ausgesät. Zwischen den einzelnen Parzellen betrug der Abstand 50 cm. Im Verlauf der Vegetationsperiode wurden für jede Parzelle der Zeitpunkt des Schossens sowie das Blühdatum bestimmt. Die blühenden Ähren

2 Material und Methoden

wurden mit farbigem Klebeband markiert. Die Spritzung mit 1,5 % KI erfolgte zehn Tage nach der Blüte für zwei der insgesamt vier Reihen einer Parzelle. Die beiden ungespritzten Reihen jeder Parzelle dienten als Kontrolle. Die zu spritzenden Reihen wurden mit einer großen tragbaren Folie von den anderen abgeschirmt, so dass die Chemikalie nicht an die Reihen der Kontrolle gelangen konnte (Abb. 8). Die markierten Ähren der Wildgerstengenotypen wurden aufgrund der Spindelbrüchigkeit nach dem Spritzen eingetütet (Abb. 9). Nach der Abreife der Pflanzen wurden die zum Blütezeitpunkt markierten Ähren jeder Parzelle per Hand geerntet. Es wurden jeweils 10 Ähren der Kontrollreihen und der behandelten Reihen untersucht. Die Ährenlänge wurde gemessen, sowie mittels MARVIN die Kornertragsparameter jeder einzelnen Ähre analysiert. Während der Wachstumsphase wurden außerdem morphologische Merkmale aufgenommen. Dies waren neben dem für den Versuch wichtigem Blühdatum, der Zeitpunkt des Schossens, der Wuchstyp, die Anthocyanbildung an den Nodien und die Ausprägung der Wachsschicht. Die drei letztgenannten Merkmale wurden mit Hilfe einer Skala bonitiert (siehe Tab. 2). Während der Reifezeit wurde außerdem die Pflanzenhöhe pro Parzelle an beiden Standorten gemessen sowie die Lagerungsneigung der einzelnen Genotypen bonitiert (Tab. 2).



Abb. 8 Feldversuch zur chemischen Desikkation: Zwei Reihen einer Linie werden mit einer tragbaren Folie von den anderen abgeschirmt und anschließend mit Kaliumiodid gespritzt.

2 Matrial und Methoden



Abb. 9 Feldversuch Wildgersten: Wildgerstengenotyp auf der Kirschplantage mit den in Tüten gesicherten Ähren

2.3 Statistische Auswertungen

Statistische Berechnungen wie Mittelwerte, Spannweiten, Standardabweichungen oder Korrelationen und ANOVAs wurden mit SPSS 16.0 durchgeführt. Für alle phänotypischen Merkmale wurde ein Varianzkoeffizient berechnet. Dieser gibt ein Verhältnis der Varianz zum arithmetischen Mittel wieder. Er berechnet sich folgendermaßen:

$$(\sigma / \bar{x}) * 100$$

Dabei steht σ für die Standardabweichung und \bar{x} für den arithmetischen Mittelwert.

Grafiken wurden mit SPSS16, Powerpoint 2003 und Excel 2003 erstellt. Die genetischen Karten wurden mit Qgene für Windows 4.0 (Joehanes und Nelson 2008) erhalten und in Powerpoint bearbeitet.

2.4 Kartierungsgrundlage

Für die Assoziationsstudie wurden DArT-Marker als genetische Marker zur Charakterisierung der Gerstenkollektion eingesetzt. Diese wurden als Serviceleistung von der Firma Triticarte Pty. Ltd. (Canberra, Australien; <http://www.triticarte.com.au/>) generiert.

2 Material und Methoden

DArTs können die Bezeichnung „bPb“ oder „bPt“ tragen. Darauf folgt eine vierstellige einmalige Identifikationsnummer. Die Kennzeichnung „bPb“ steht für „Barley *PstI*(*BstNI*)“, d.h. die DNA-Extraktion erfolgte mit dem Restriktionsenzym *PstI* und der Restriktionsendonuklease *BstNI*. Bei den „bPt“-DArTs wurde mit *TagI* anstelle von *BstNI* gearbeitet. Die bPb-DArTs sind mehrheitlich aus dem Gen - Raum (Wenzl et al. 2006). DArT-Marker können in seltenen Fällen zu mehr als einer Position kartiert (Multilocus-Marker). Insgesamt wurden 758 polymorphe DArT-Marker für diese Population bereitgestellt. Wenzl et al. (2006) erstellte für Gerste eine Konsenskarte anhand von 10 Kartierungspopulationen aus über 2.000 DArT-Markern sowie mit mehr als 800 anderen Markertypen (SSRs, RFLPs und STSs). Diese haben einen durchschnittlichen Markerabstand von 0,7 bis 1,0 cM. Von den 758 DArTs finden sich 703 Marker in dieser Karte. Über die Position im Genom der übrigen 55 ist bisher nichts bekannt, sie wurden von den weiteren Analysen ausgeschlossen. Centromerpositionen wurden ermittelt, indem für die flankierenden Marker der Centromere aus der Steptoe x Morex- Karte (Wenzl et al. 2004a) in der Konsenskarte bei Alsop et al. (2010) die in diesem Bereich liegenden DArT-Marker ermittelt wurden. Alle 703 kartierten DArTs sind bPb-Marker und zu einer Genomposition kartiert, es gibt in diesem Datensatz also keine Multilocus-Marker. Es wurde für alle kartierten Marker die minimale Allelhäufigkeit, die ‚minor allele frequency‘ (MAF), ermittelt, d.h. welche Häufigkeit die beiden verschiedenen Allele im Verhältnis zur Gesamtanzahl der Genotypen besitzen. Marker mit einer sehr kleinen MAF sollten nicht zu Assoziationsstudien herangezogen werden, da ihre Effekte zu klein sind, um detektiert zu werden (Myles et al. 2009). Meist Marker, die eine MAF < 5 % aufweisen, in Assoziationsstudien ausgeschlossen (Haseneyer et al. 2009, Kraakman et al. 2006, Aranzana 2005). Manche Studien verwenden auch eine MAF von < 10 % als Grenzwert (Beattie et al. 2010, Comadran et al. 2009). Der Polymorphismusinformationsgehalt wurde mit Powermarker 3.25 (Liu and Muse 2005) nach der Formel $PIC = 1 - \sum(P_i)^2$ berechnet (Botstein et al. 1980), wobei P_i der Anteil der Genotypen ist, die das *i*te Allel tragen.

2.5 Bestimmung der Populationsstruktur

Zur Vermeidung von ‚spurious associations‘ ist die Untersuchung der Populationsstruktur unerlässlich. Sie wurde für die Gerstenkollektion mit verschiedenen Methoden untersucht und in der späteren Assoziationsberechnung berücksichtigt.

2 Matrial und Methoden

Bestimmung der Q-Matrix

Zur Untersuchung der Populationsstruktur wurde die Software STRUCTURE verwendet (Pritchard et al. 2000a). Mit dem ‘Markov Chain Monte Carlo’ Algorithmus (MCMC) werden die Genotypen so gruppiert, dass die Loci innerhalb jeder Gruppe im Kopplungsgleichgewicht (Linkage Equilibrium = LE) sind und LD nur zwischen den Subgruppen auftritt. Man erhält eine Wahrscheinlichkeit für jede getestete Anzahl von K, die als $L(K)$ bezeichnet wird. Die wahre Anzahl der Subpopulationen muss anschließend selbst bestimmt werden. Für die Berechnung mit STRUCTURE wurde ein Satz von 217 genomweit kartierten Markern ausgewählt, die einen Mindestabstand von 5 cM zueinander haben. Es wurden $K = 1 - 16$ Gruppen angenommen. Für die Berechnung wurden das Admixture-Modell, eine burnin-Periode von 10.000 sowie eine Anzahl von 10.000 MCMC-Iterationen ausgewählt. Es wurden pro K 20 Wiederholungen durchgeführt. Für jede erhält man eine Zuordnung der einzelnen Genotypen zu den gebildeten Q-Gruppen mit einem Zugehörigkeitswert zu diesen Gruppen (Q-Matrix). Man erhält somit pro Replikation eines jeden K eine eigene Q-Matrix und eine Wahrscheinlichkeit für diese Gruppierung (Likelihood = $L(K)$). Zur Bestimmung der tatsächlich wahrscheinlichen Anzahl von Gruppen, wurde die mittlere Wahrscheinlichkeit ($L(K)$) aus den 20 Wiederholungen für jedes K sowie die dazugehörige Standardabweichung graphisch aufgetragen. Dann wurde abgeschätzt, ab welchem K die Kurve in ein Plateau übergeht. Zusätzlich wurde die Methode von Evanno et al. (2005) angewandt. Die Ermittlung des ΔK -Wertes erfolgte mit folgender Formel:

$$\Delta K = |L''(K)| / \sigma(K)$$

Es wird also der Betrag der zweiten Ableitung der mittleren Wahrscheinlichkeit $L(K)$ durch deren Standardabweichung σ der einzelnen Replikationen für K geteilt. Das Maximum des ΔK -Wertes repräsentiert die tatsächliche Gruppenanzahl.

Als drittes wurde mit dem Programm PAUP*4.0b10 (Swofford et al. 2000) ein ‚neighbor joining‘ - Dendrogramm erstellt. Für die Berechnung in PAUP wurde der gesamte Satz der 703 Marker genutzt. Dieses Verfahren ist ein dichotomes Clusterverfahren, bei dem die genetischen Distanzen nach Nei und Li Distanzen der nächsten Nachbarn bestimmt werden (Nei und Li 1979).

2 Matrial und Methoden

Hauptkoordinatenanalyse

Price et al. (2005) schlagen eine PCA zur Untersuchung der Populationsstruktur vor. Hierzu wurde mit den 703 kartierten DArT-Markern eine der PCA sehr ähnliche Hauptkoordinatenanalyse durchgeführt („Principal coordinate analysis“ - PCoA), bei der jeder einzelne Marker als Variable gehandhabt wird. Im Gegensatz zur PCA werden die berechneten Faktoren (Koordinaten) nicht als unabhängig voneinander angesehen. Die PCoA wurde mit der TASSEL-Version 2.1 (Bradbury et al. 2007, <http://www.maizegenetics.net>) berechnet. Dabei wurde die Methode der Kovarianz und die Manhattandistanz genutzt. Bei der PCoA wird das (orthogonale) Koordinatensystem so gedreht, dass die Kovarianzmatrix diagonalisiert wird. Die Reihenfolge der Koordinatenachsen (die Hauptkoordinaten) wird so sortiert, dass die erste Hauptordinate den größten Anteil der Gesamtstreuung (Varianz) im Datensatz erklärt, die zweite den zweitgrößten Anteil, usw. Die nachrangigen Hauptkoordinaten, welche nur einen geringen Anteil an der Gesamtstreuung enthalten, können herausgelassen werden, ohne dass sich ein größerer Informationsverlust ergibt. Die wichtigsten Hauptkoordinaten wurden dann als Kovariate im mathematischen Modell zur Assoziationskartierung einbezogen.

Kinship-Matrix

Weiterhin kann man die Verwandtschafts-Beziehungen der Genotypen zueinander zur Korrektur der Populationsstruktur einbeziehen. Diese Kinship-Matrix enthält die paarweisen Verwandtschaftskoeffizienten für jedes mögliche Genotypenpaar. Sie wurde ebenfalls mit allen Marker in TASSEL 2.1 unter Annahme der Kovarianz und mit der Manhattandistanz berechnet.

2.6 Untersuchung des Linkage Disequilibriums

Mit TASSEL wurde das LD für jedes mögliche Markerpaar berechnet. Die Signifikanz des paarweisen LD (P-Wert) wurde mit 1.000 Permutationen ermittelt und ein Signifikanzniveau von $P < 0,01$ gewählt. Der LD-Parameter r^2 wurde nach Hill und Robertson (1968) zwischen intrachromosomalen (innerhalb eines Chromosoms) und auch zwischen interchromosomalen Markerpaaren (auf unterschiedlichen Chromosomen) berechnet. Innerhalb der intrachromosomalen Paare wurde das LD in Bezug auf die genetische Distanz des jeweiligen Markerpaares betrachtet. Hierzu wurden nach Maccaferri et al. (2005) die

2 Matrial und Methoden

Markerpaare in vier Klassen unterteilt: Klasse 1 bilden Paare mit einem genetischen Abstand < 10 cM, Klasse 2 Paare $\geq 10 < 20$ cM, Klasse 3 umfasst Paare $\geq 20 < 50$ cM und die Klasse 4 bilden alle Paare mit einer Distanz ≥ 50 cM. Die Untersuchung des intra- und interchromosomalen LD wurde auch für jede der einzelnen Gruppen der mit STRUCTURE berechneten Q-Matrix durchgeführt. Die Gesamtheit aller interchromosomalen r^2 -Werte wurde jeweils mit der Quadratwurzelfunktion transformiert und das 95% Perzentil dieser Verteilung als Grenzwert (kritischer r^2 -Wert) zwischen einem echten genetischen bedingten LD und einem LD aufgrund von Populationsstruktur herangezogen (Brescaglio und Sorrells 2006b). Oberhalb dieses kritischen r^2 -Wertes sollen intrachromosomale Markerpaare eine sehr hohe Wahrscheinlichkeit haben, aufgrund genetischer Nähe in LD zu sein, unterhalb dieses Wertes durch den Einfluss der Populationsstruktur. Für die Gerstenkollektion sowie die Q-Gruppen wurden jeweils mit SPSS 16.0 die intrachromosomalen r^2 -Werte gegen die genetische Distanz in cM aufgetragen und eine horizontale Linie in Höhe des jeweiligen kritischen r^2 -Wertes eingezeichnet. Dann wurde eine Loess-Kurve an die Daten angepasst. Die Loess-Kurve (oder auch Lowess- ‚locally weighted scatterplot smoothing‘) ist eine Glättungsmöglichkeit für eine Punktwolke, die auf lokaler nicht-linearer Regression beruht (Jacoby 2000). Anhand eines möglichen Schnittpunktes zwischen diesen beiden Linien kann man erkennen, über welche genetische Distanz sich eine echte genetische Kopplung erstreckt.

2.7 Berechnung der Assoziationen zwischen Merkmal und Markern

Die Berechnung der Assoziationen wurde mit TASSEL 2.1 durchgeführt. Insgesamt wurden für jedes Merkmal vier verschiedene Modelle zur Berechnung der Assoziationen genutzt. Einmal wurde als Korrektur der Populationsstruktur die mit STRUCTURE erhaltene Q-Matrix (Q) als Kovariate ins Modell einbezogen, des Weiteren wurde anstelle der Q-Matrix die sich nach der PCoA ergebenden Hauptkoordinaten (P) als Kovariate als Korrekturfaktor für die Populationsstruktur genutzt. Mit diesen beiden Ansätzen wurden je zwei Modelle gerechnet. Als erstes das generelle lineare Modell (GLM), bei der nur die Q-Gruppen bzw. die Hauptkoordinaten der PCoA als Kovariate eingesetzt werden und wie folgt dargestellt werden kann:

$$\text{I) } Ph = M + Q + \varepsilon$$

$$\text{II) } Ph = M + P + \varepsilon$$

Dabei steht Ph für Phänotyp, M für Marker, Q für die Q-Matrix und P für PCoA, ε für den Fehlerterm. Für das GLM nutzt TASSEL ein Modell mit festen Effekten (‚fixed effects‘) und

2 Material und Methoden

die Methode der kleinsten Quadrate (Searle 1987). Als zweites wurde ein gemischtes lineares Modell („Mixed linear Model“- MLM), gerechnet, was zusätzlich zu den Kovariaten noch die Kinship-Matrix (Kin) als zufälligen Effekt einbezieht (Ph, Q und P bleiben feste Effekte) und somit folgender Gleichung entspricht:

$$\text{I) } Ph = M + Q + \text{Kin} + \varepsilon$$

$$\text{II) } Ph = M + P + \text{Kin} + \varepsilon$$

In beiden Modellen wurde bei der Variante mit der Q-Matrix jeweils die kleinste Q-Gruppe als Kovariate ausgeschlossen, da sich die partiellen Zugehörigkeiten zu den einzelnen Q-Gruppen jeweils auf 1 summieren und dies zu nicht validen F-Statistiken führt. Dies ist notwendig, wenn die Kovariaten linear voneinander abhängig sind (zutreffend für die Q-Gruppen). Der F-Wert für diese würde Null ergeben, da der F-Test jeder Kovariaten berechnet wird, nachdem alle anderen angepasst wurden.

Zuletzt wurden die vier gerechneten Modelle miteinander verglichen. Als Signifikanzschwellenwerte wurde $P < 0,5$ festgesetzt, das in mindestens drei von den vier Modellen erfüllt sein musste. Die drei Wiederholungen im Keimlingstest wurden getrennt berechnet und eine Assoziation galt als signifikant, wenn sie in mindestens zwei der drei Experimente die genannten Signifikanzkriterien erfüllte. Im Feldexperiment musste eine signifikante Assoziation für die Einzelverrechnungen beider Versuchsstandorte vorliegen.

3 Ergebnisse

Für die genomweite Assoziationsstudie mit 703 kartierten DArT-Markern wurde eine diverse Gerstensammlung aus 223 Genotypen in drei verschiedenen Entwicklungsstadien phänotypisiert. Die Populationsstruktur der Kollektion wurde bestimmt, das Ausmaß des Kopplungsungleichgewichts (LD) untersucht und mit vier unterschiedlichen Modellen die Marker-Merkmal-Assoziationen berechnet.

3.1 Markerverteilung zur genomweiten Assoziationsstudie

703 DArT-Marker waren in der integrierten Karte von Wenzl et al. (2006) kartiert. Sie decken alle sieben Chromosomen ab. Mit 126 Markern besitzt 2H die meisten Marker, gefolgt von 7H (122), 3H (114), 1H (108), 5H (92), 6H (91) und 4H (50). Insgesamt gibt es 21 Kartierungslücken, die größer als 10 cM sind. Der Abstand zwischen den Markern beträgt im Mittel 1,6 cM. Eine exakte Abbildung der genetischen Karte mit den Kartierungslücken findet sich in Abb. A2. Der durchschnittliche Polymorphismusinformationsgehalt (PIC) beträgt für die 703 Marker 0,33. Das Minimum beträgt 0,13, das Maximum 0,38. Marker mit einer MAF < 5 % sollten nicht zu Assoziationsstudien herangezogen werden. Es wurden keine Marker gefunden, die eine MAF < 5% aufwiesen, so dass alle 703 Marker zur Assoziationsberechnung herangezogen werden konnten. Die kleinste MAF lag bei 7,8 %. Im Mittel lag die MAF bei 33,1 %, insgesamt gab es nur zehn Marker mit einer MAF unter 10%.

3.2 Untersuchung der Populationsstruktur

In Assoziationsstudien ist Untersuchung der Populationsstruktur unerlässlich. Zur Bestimmung der Populationsstruktur wurde ein Markersatz von 217 Markern mit einem Abstand von mindestens 5 cM zueinander mit STRUCTURE für eine Anzahl von 1 bis 16 möglichen Subpopulationen (K) getestet. Die Anzahl von K wurde gegen die mittlere Wahrscheinlichkeit (L(K)) der Wiederholungen für jedes K graphisch aufgetragen. Es wird abgelesen, bei welchem K die Kurve in ein Plateau übergeht (Abb. 10), um die tatsächliche Anzahl von Gruppen zu bestimmen. Im vorliegenden Fall ist der Übergang sehr flach und eine Anzahl von K = 6 - 10 wäre möglich.

3 Ergebnisse

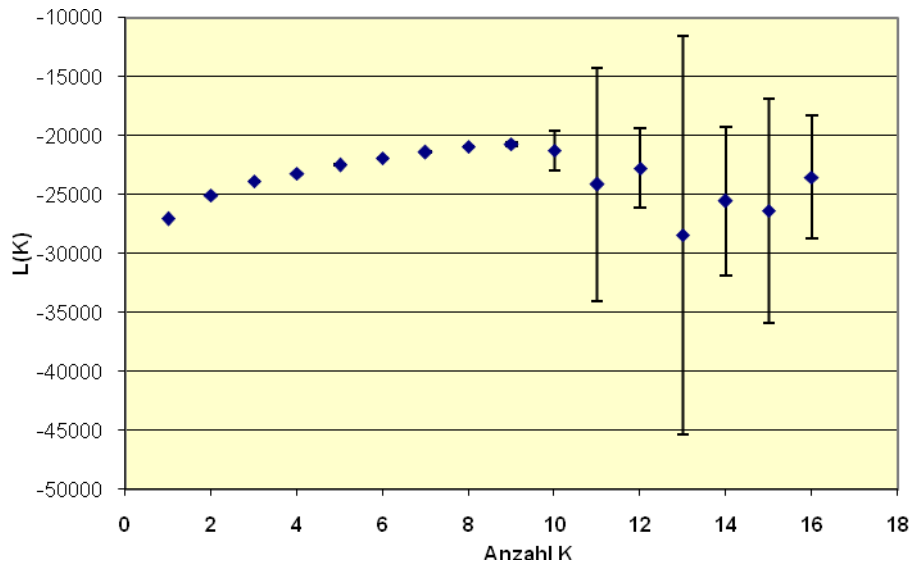


Abb. 10 Mittlere Wahrscheinlichkeit ($L(K)$) der Anzahl von Subgruppen (K) inklusive der Standardabweichung

Nach den Kriterien von Evanno et al. (2005) lässt sich das tatsächliche K durch die Bestimmung des Maximums für ΔK erhalten. Im vorliegenden Fall zeigt sich ein deutliches Maximum bei $K = 2$ ($\Delta K \sim 250$). Daraufhin wurden die zwei Gruppen näher betrachtet. Eine Gruppe enthält 67 Genotypen, vorwiegend sechszeilige Landrassen und Kultivare, in der zweiten, größeren Gruppe befinden sich die übrigen Genotypen. Die vermutete klare Trennung zwischen Wild- und Kulturgerste wurde nicht beobachtet. Die Wildgersten waren vollzählig in der zweiten Gruppe zusammen mit Kulturgersten. Auch eine Trennung nach der Zeiligkeit war nicht erkennbar.

Eine weitere Untersuchung der Verwandtschaftsbeziehungen nach Nei und Li (1979) Distanzen wurde mit dem Programm PAUP durchgeführt. Es ergeben sich im Neighbor-joining-Baum vier oder fünf größere, zusammenhängende Cluster (Abb. 11). Deutlich abgegrenzt ist eine Gruppe aus reinen Wildgersten (WG). Allerdings enthält sie nicht alle Wildgersten. Ebenso sind die drei Wildgerstenkultivare und die Kreuzungen aus Wild- und Kulturgerste nicht in dieser Gruppe. Weiterhin gibt es zwei Gruppierungen, in denen vorwiegend sechszeilige Genotypen zu finden sind. Die erste besteht aus vorwiegend sechszeiligen Kultivaren und Landrassen aus Nordafrika (NA-6). In der zweiten vorwiegend sechszeiligen Gruppe, sind viele Landrassen aus Asien (AS-LR-6). Beide Gruppierungen enthalten aber auch einige zweizeilige Genotypen und Linien anderer Herkunft. So sind in der AS-LR-6-Gruppe beide Genotypen aus Eritrea und alle drei äthiopischen Gersten vertreten, die auch nicht alle sechszeilig sind. Eine weitere, vorwiegend zweizeilige Gersten umfassende Dendrogrammgruppe, lässt sich noch einmal zweiteilen. Die größere Gruppe besteht aus den

3 Ergebnisse

drei Wildgerstenkultivaren, sechs der Kreuzungen sowie einer reinen Wildgerste und mehrheitlich zweizeiligen Landrassen und Kultivaren. Auch sind einige sechszeilige Gersten enthalten. Das Cluster wird als Kv-WG-2 bezeichnet. Die zweite, kleinere Gruppe (Kv-2) ist ebenfalls mehrheitlich zweizeilig. Sie enthält weitere drei Kreuzungen sowie vorwiegend Landrassen und Kultivare von ICARDA und Nachbarländern von Syrien. Zur Überprüfung, welche Q-Matrix am besten die Gruppierungen des Dendrogramms wiedergibt, wurden deshalb die Q-Gruppen für $K = 4$ und $K = 5$ mit den Gruppierungen im Dendrogramm verglichen.

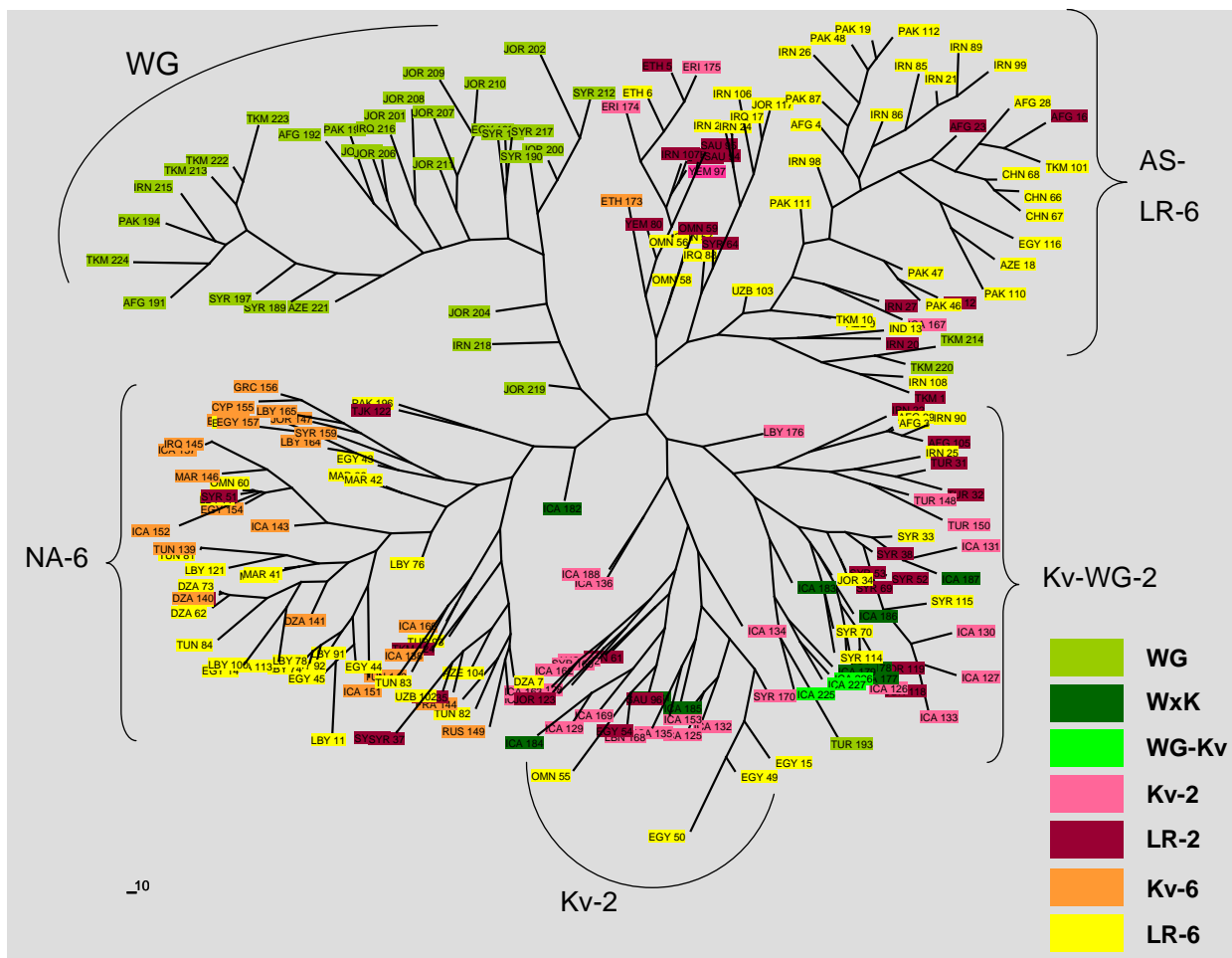


Abb. 11 Zirkuläres mit PAUP generiertes Dendrogramm der 223 Genotypen: Kv- Kultivare, LR- Landrassen, WG- Wildgerste, WxK- Kreuzung aus Wild- und Kulturgerste, WG-Kv- Wildgerstenkultivare, 2- zweizeilig, 6- sechszeilig; das Maß einer Distanz von 10 ist in der Abb. unten links zu sehen

Q-Matrix für vier Gruppen

Bei der Q-Matrix für $K = 4$ (Abb. 12a) besitzen 42 der Genotypen keine klare Gruppenzugehörigkeit, d.h. für diese ist der Zugehörigkeitswert in allen vier Q-Gruppen kleiner als 0,5. Die **Q1** besteht aus 48 Genotypen, die sehr gut mit dem Dendrogrammcluster NA-6 übereinstimmen. Die **Q2** umfasst insgesamt 54 Linien, die sich mit der As-LR-6-Dendrogrammgruppe decken. Die 50 Genotypen der **Q3** setzen sich aus Gersten der beiden zweizeiligen Dendrogrammgruppen zusammen. Die **Q4** besteht aus 28 Genotypen der Wildgerstengruppierung (WG), sowie einer Wildgerste, die sich im Dendrogramm in die AS-LR-6 einordnet. Im Großen ist die Übereinstimmung der Q-Matrix für $K = 4$ mit den Gruppen des Dendrogramms ist recht hoch. Insgesamt sind 81,2 % der Linien einer der Q-Gruppen zugeordnet. Die restlichen können keiner der Q-Gruppen zugeordnet werden. Sie gehören zu den Clustern Na-6, As-LR-6 und Kv-2.

Q-Matrix für fünf Gruppen

Bei der Q-Matrix für $K = 5$ (Abb. 12b) lassen sich nur 29 Genotypen keiner Gruppe klar zuordnen. In der **Q1** (35 Genotypen) sind meist Linien, die in der Q-Matrix für $K = 4$ nicht zugeordnet werden konnten. Die Q1 umfasst sechs- und zweizeiligen Gersten aus den Clustern NA-6 und Kv-2. Von den 58 Genotypen der **Q2** lassen sich 54 dem sechszeiligen, asiatischen Cluster AS-LR-6 und vier dem zweizeiligen WK-2- zuordnen. Die **Q3** enthält 43 Genotypen und besteht ausschließlich aus Genotypen der nordafrikanischen, sechszeiligen Gruppe NA-6. Die 27 Genotypen der **Q4** setzen sich aus 25 Linien des zweizeiligen Kv-WG-2-Clusters und zwei zweizeiligen Genotypen anderer Cluster zusammen. Die **Q5** besteht aus 31 Genotypen. Davon sind 29 aus der Wildgerstengruppierung (WG). Weiterhin sind eine sechszeilige Landrasse aus der Kv-2 und eine Wildgerste, die sich im Dendrogramm in der NA-6-Gruppe befindet, enthalten.

Auch diese Q-Matrix zeigt also große Übereinstimmungen mit dem Dendrogramm. Insgesamt sind bei der Q-Matrix mit fünf Gruppen 87,0 % einer Gruppe zugeordnet, die restlichen haben keine klare Zugehörigkeit zu einer bestimmten Q-Gruppe.

3 Ergebnisse

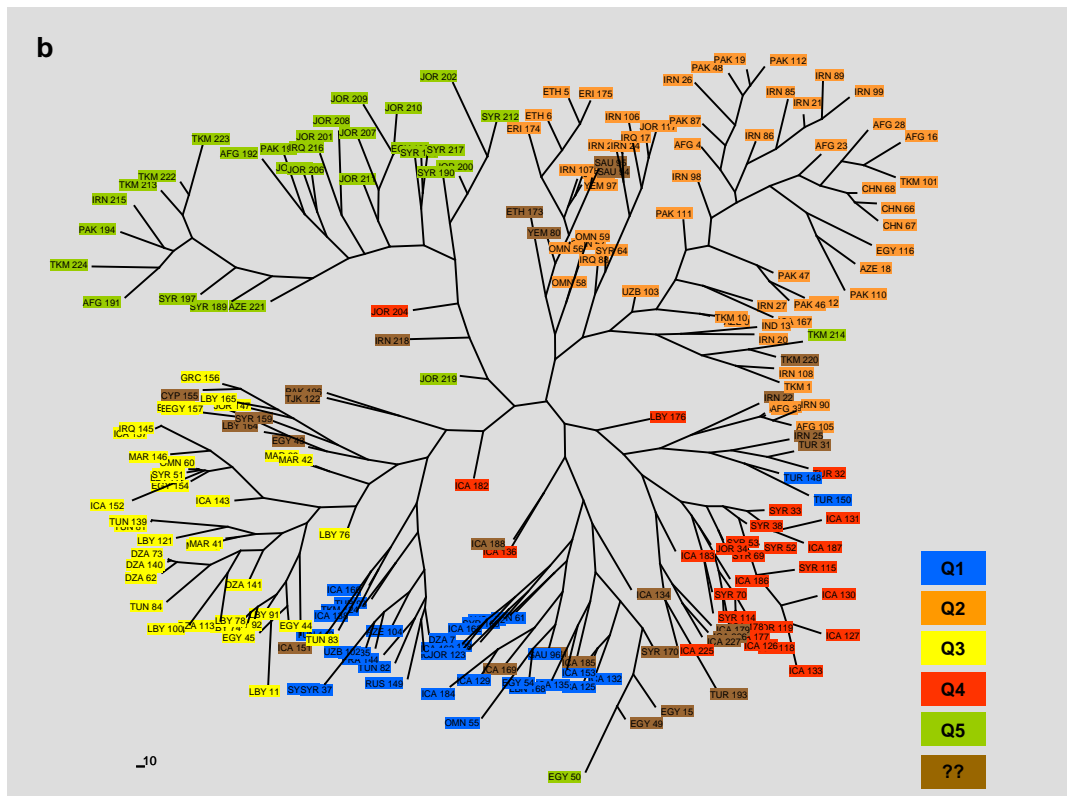
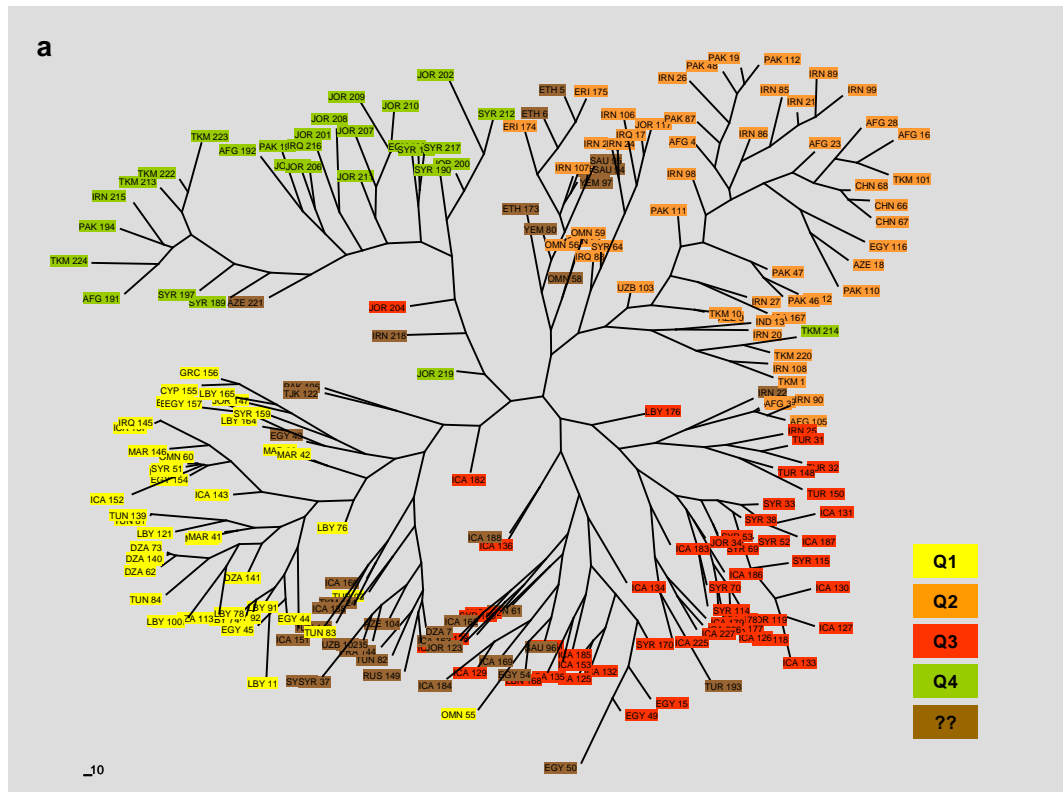


Abb. 12 Zirkuläres Dendrogramm der Gerstenkollektion: farbig dargestellt die Zugehörigkeit zu den Q-Gruppen nach STRUCTURE für **a)** eine Matrix von $K = 4$ und **b)** $K = 5$ inklusive der Genotypen, die mehrheitlich nicht zu einer bestimmten Gruppe gehören (??); das Maß einer Distanz von 10 ist jeweils unten links dargestellt

3 Ergebnisse

Die beiden Q-Matrizen für vier und fünf Gruppen spiegeln somit zum großen Teil die Gruppen des Dendrogramms wieder. Aufgrund der späteren Verwendung der Q-Gruppen als Kovariate im statistischen Modell zur Berechnung der Assoziationen, wurde die Q-Matrix mit der geringsten Anzahl an Genotypen ohne genaue Gruppenzugehörigkeit ausgewählt. Dies ist die Matrix für 5 Gruppen, bei der nur 29 solcher Genotypen vorhanden sind. Zu den nicht eindeutig zugeordneten Genotypen gehören sechs Wildgersten (inklusive zwei Wildgerstenkultivare), elf Landrassen und neun Kultivare sowie drei Kreuzungen aus Wild- und Kulturgerste. Die Zugehörigkeit zu den fünf Gruppen findet sich in Tabelle A1.

Für die fünf Q-Gruppen wurden die PIC-Werte verglichen. Die niedrigsten Werte weisen die Q4 (0,23) und die Q3 (0,24) auf. Den höchsten Wert hat die Q1 (0,28). Die anderen beiden Gruppen Q2 und Q5 liegen mit 0,27 dicht an den PC-Werten der Q1.

Eine weitere Möglichkeit zur Evaluierung der Populationsstruktur ist die Hauptkoordinatenanalyse (PCoA). Bei ihr wird jeder einzelne Marker als Variable gehandhabt. Dabei ergab sich nach dem Abbruchkriterium beim Scree-Test (Knick, an dem die Eigenwerte sich asymptotisch der Abszisse annähern) nach Cattell (1978) ein Bruch zwischen vier und fünf Hauptkoordinaten (Abb. 13). Da nach Cattell (1978) empfohlen wird, einen Faktor mehr zu extrahieren, wurde eine Faktormatrix mit einer Anzahl der ersten fünf Koordinaten in der Assoziationsberechnung verwendet. Insgesamt erklären die ersten fünf Faktoren einen Anteil von 28,3 % an der Gesamtvarianz. Die weiteren Koordinaten erklären jeweils nur wenig der Varianz (< 3 %), weshalb auf sie verzichtet werden kann (Tab. A3).

Stellt man die ersten beiden Hauptkoordinaten (PCo) graphisch dar, so befinden sich alle Genotypen in einer Wolke, es ergeben sich keine komplett getrennten Cluster. Die genetische Varianz wird hauptsächlich durch die mit STRUCTURE gefundene Populationsstruktur erklärt (Abb. 14a). Die erste PCo erklärt dabei 10,9 %, die zweite 5,8 % der Gesamtvarianz. Die keiner Q-Gruppe zugeordneten Linien bilden keine eigene Gruppierung sondern verteilen sich auch hier über die Gruppierungen. Die Wildgersten sind nah beieinander aber trotzdem nicht deutlich von den anderen Gersten abgesetzt. Wird die Zeiligkeit gekennzeichnet (Abb. 14b), ist ersichtlich, dass sich die Sechszeiligen jeweils an den Rändern der Verteilung finden, was der Q2 und Q3 entspricht. Es gibt ebenfalls Bereiche, in denen sich zwei- und sechszeilige Gersten mischen. Auch bei der Untersuchung der zweiten und dritten Hauptkoordinate fand sich keine strikte Trennung zwischen zwei- und sechszeiligen oder Wild- und Kulturgersten. Die Q-Gruppen sind noch weniger deutlich separiert, so dass die nachfolgenden Koordinaten den Einfluss versteckter, nicht sichtbarer Populationsstruktur zeigen (Daten nicht gezeigt).

3 Ergebnisse

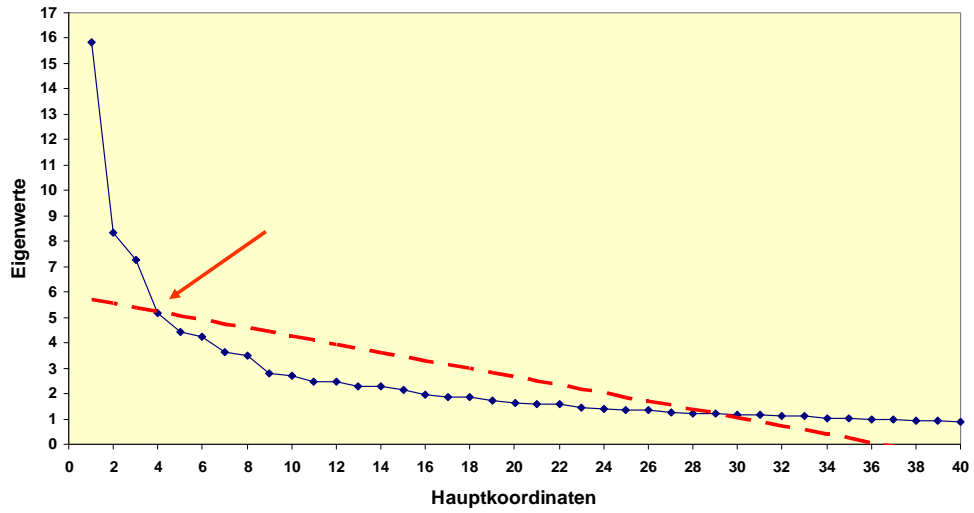


Abb. 13 Scree-Plot des Eigenwertverlaufs für die ersten 40 Hauptkoordinaten der PCoA; Pfeil zeigt den ‚Knick‘ des Abbruchkriteriums, rote gestrichelte Linie repräsentiert lineare Trendlinie

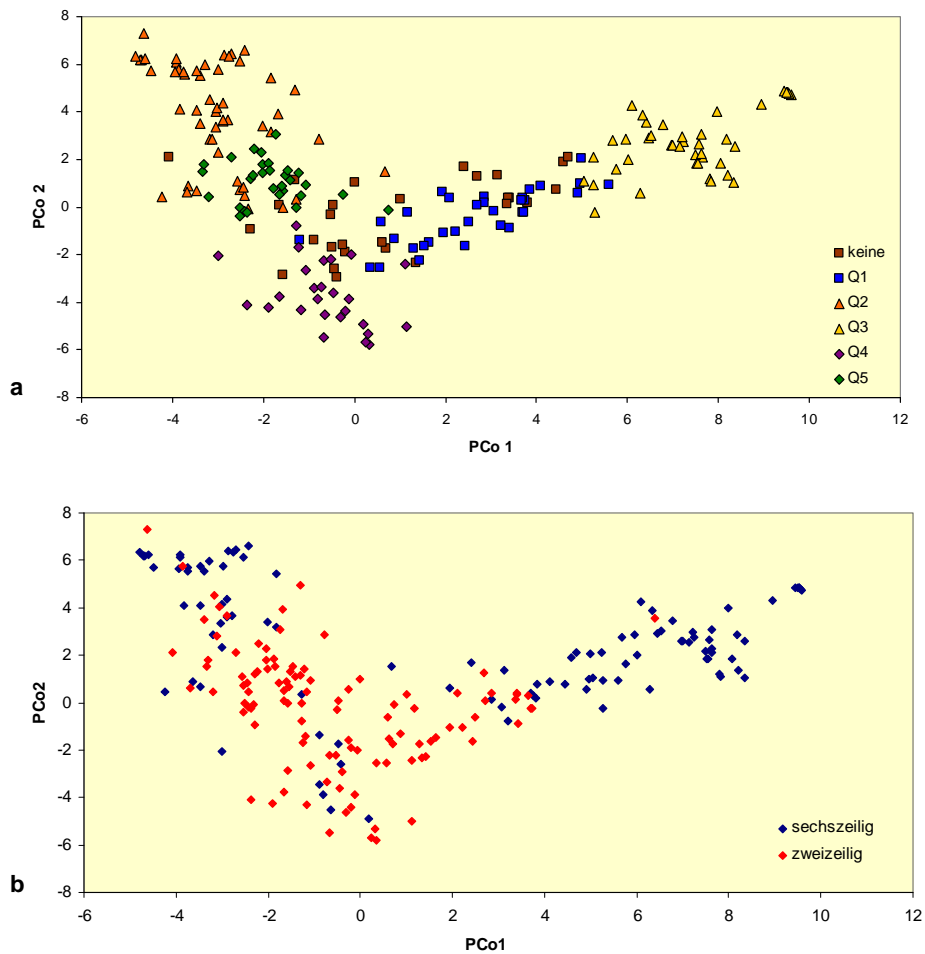


Abb. 14 Darstellung der ersten zwei Hauptkoordinaten (PCo), **a**) Genotypen nach der Zugehörigkeit zu den Q-Gruppen und **b**) nach der Zeiligkeit gekennzeichnet

3.3 Untersuchung des intra- und interchromosomalen Kopplungsungleichgewichts

Zur Beurteilung der Markergrundlage der genomweiten Assoziationsstudie ist die Bestimmung des Kopplungsungleichgewichts notwendig.

Von den insgesamt 36.981 möglichen **intrachromosomalen** Markerpaaren, sind 8.271 in signifikantem LD ($P < 0,01$), was einem Anteil von 22,1 % entspricht. Das mittlere intrachromosomale r^2 liegt bei 0,011. Es existiert eine hoch signifikante, aber schwache Korrelation zwischen der Wahrscheinlichkeit für ein LD (P) und der genetischen Distanz ($R^2 = 0,118$, $p < 0,0001$). Der ermittelte kritische r^2 -Wert nach Breseghello und Sorrells (2006a) betrug für die Gesamtpopulation 0,291. Anhand des Schnittpunktes mit der angepassten Loess-Kurve ist ersichtlich, über welche genetische Distanz sich das LD aufgrund echter genetischer Kopplung erstreckt. Es ergibt sich kein Schnittpunkt der beiden Linien (Abb. 15a). Dies bedeutet, dass eine tatsächliche genetische Kopplung sich nur über eine sehr kurze Distanz erstreckt (zwischen 0 und 1 cM). Das gilt auch für alle einzelnen Q-Gruppen, in denen die kritischen r^2 -Werte höher liegen als in der Gesamtkollektion. Den höchsten kritischen r^2 -Wert (0,434) weist die Q3 (nordafrikanische, sechszeilige Gersten) auf, den niedrigsten (0,385) die ebenfalls sechszeiligen aber asiatischen Gersten der Q2 (Abb. 15b-f).

Mit zunehmender genetischer Distanz erfolgt in der Gesamtkollektion eine rasche Abnahme des Anteils tatsächlich gekoppelter Paare ($r^2 > \text{kritischer } r^2 - \text{Wert}$) bei den sich signifikant in LD befindlichen Paaren ($P < 0,01$). Gleichzeitig steigt die Anzahl von Paaren, die aufgrund von Populationsstruktur ($r^2 < \text{kritischer } r^2 - \text{Wert}$) in LD sind. Die Zu- bzw. Abnahme der genetischen Kopplung folgt einer logarithmischen Beziehung ($R^2 = 0,93$) und ist in Abb. A3 zu sehen.

Vollständig in LD ($r^2 = 1$) sind 437 der intrachromosomalen Markerpaare in der Gesamtkollektion. Die längste genetische Distanz für ein solch totales LD liegt bei 11,3 cM für 2 Paare auf 2H. Im Mittel beträgt die genetische Distanz für ein totales LD aber nur 0,5 cM. Auch bei den einzelnen Chromosomen zeigen sich deutliche Unterschiede hinsichtlich der Anzahl solcher Paare. Sie reicht von 40 auf 4H bis 173 auf 1H. Sie unterscheiden sich auch hinsichtlich ihres Anteils an Paaren in signifikantem LD. Er schwankt zwischen 18,8 % auf 1H und 30,3 % auf 4H. Chromosom 4H hat auch mit Abstand den höchsten Median für r^2 (Tab. 4). Trotz der höchsten Anzahl an Paaren in vollständigem LD, weist 1H neben 2H und 3H einen der niedrigsten Medianwerte für r^2 auf.

3 Ergebnisse

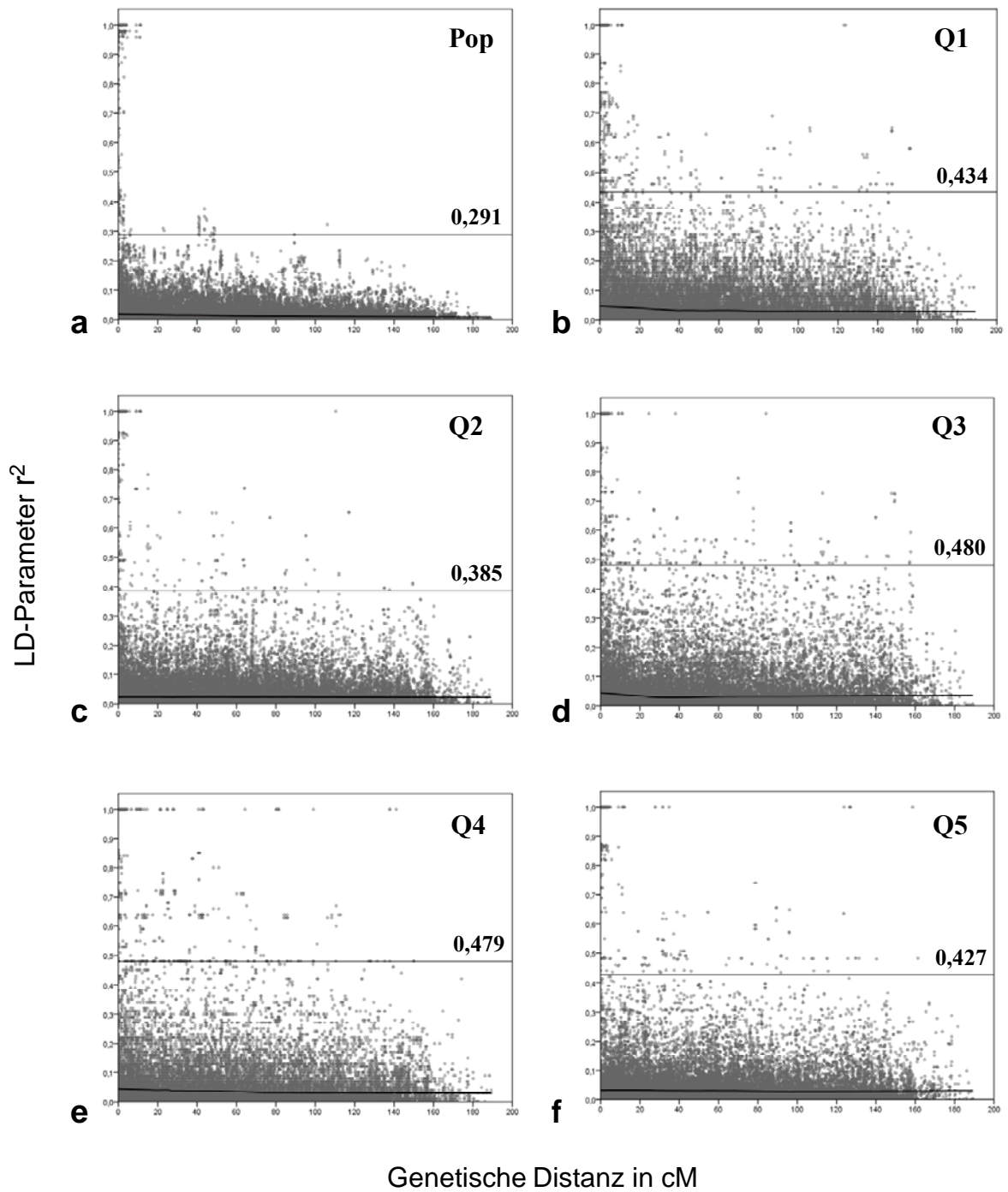


Abb. 15 LD-Parameter r^2 in Abhängigkeit der genetischen Distanz in cM für **a)** alle intrachromosomalen Paare der Gesamtpopulation (Pop) und **b) bis f)** der Gruppen der Q-Matrix (Q1 – Q5). Die horizontale Linie repräsentiert den jeweiligen kritischen r^2 -Wert (Wert im Diagramm), die schwarze untere Linie die an die Daten angepasste Loess-Kurve.

3 Ergebnisse

Tab. 4 Übersicht über das intrachromosomale LD der einzelnen Chromosomen

Chr	Anteil s. LD in %	Anzahl Paare $r^2=1$	Median r^2	Standardabweichung r^2	Median der Distanz in cM
1H	18,8	173	0,009	0,173	41,0
2H	20,1	83	0,010	0,106	56,6
3H	19,6	64	0,009	0,103	60,2
4H	30,3	40	0,015	0,189	26,7
5H	27,1	46	0,013	0,120	54,9
6H	24,5	52	0,012	0,119	47,8
7H	24,8	115	0,012	0,129	56,2

Chromosomen (Chr); prozentualer Anteil an Paaren in signifikantem LD (s. LD) Paaren ($P < 0,01$), Anzahl Paare mit vollständigem LD ($r^2 = 1$), Median und Standardabweichung von r^2 und der Distanz zwischen den Paaren

Der Abnahme des LD erfolgt in allen Q-Gruppen ebenso wie in der Gesamtpopulation innerhalb sehr kurzer Distanz (Abb. 16a). Schon innerhalb eines Centimorgans fällt der mittlere r^2 – Wert von 0,62 auf 0,20. In der Regel sinkt das LD in den Q-Gruppen etwas langsamer ab als in der Gesamtkollektion. Unterschiede zwischen den Gruppen gibt es vorwiegend innerhalb der ersten fünf Centimorgan. Die Wildgerstengruppe Q5 zeigt nur marginale Unterschiede zur Gesamtkollektion, die asiatischen, sechszeiligen Landrassen der Q2 liegen bis 1,5 cM etwas höher, nähern sich aber dann den Werten der Gesamtpopulation an (Abb. 16b). Die restlichen Q-Gruppen zeigen im Bereich bis fünf cM höhere Werte, besonders die Q1 und Q3. Die Q4 weist bei 22 cM einen Wert auf, der doppelt so hoch wie in den anderen Gruppen ist ($r^2 = 0,143$). Dies liegt vor allem an einem vollständigen LD ($r^2 = 1$) von 28 Paaren mit einer Distanz von 21,4 cM zueinander (Daten nicht gezeigt).

3 Ergebnisse

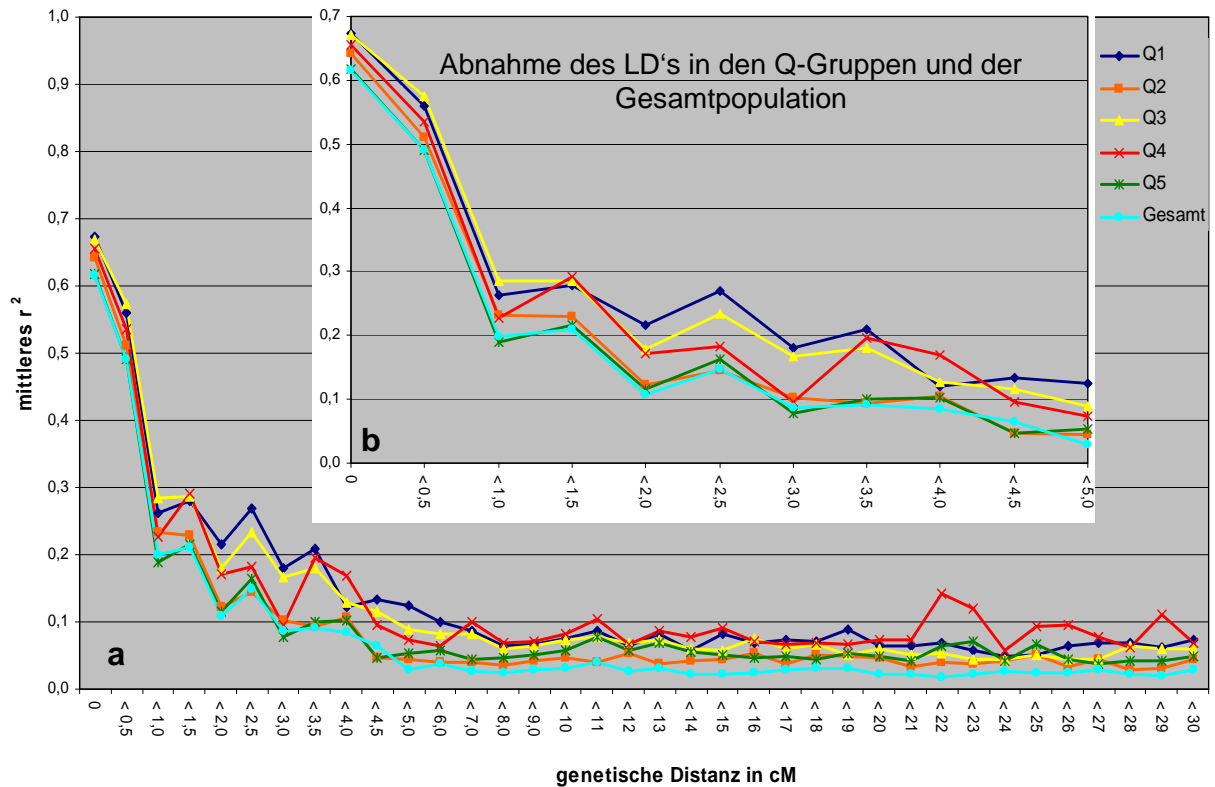


Abb. 16 LD-Abnahme als r^2 in Abhängigkeit der genetischen Distanz (bis 30 cM) in den Q-Gruppen (Q1-Q5) und in der Gesamtpopulation (Gesamt). Dargestellt ist das mittlere r^2 aller Paare entsprechend der genetischen Klasse in cM für a) Distanzen bis 30 cM und b) für Distanzen bis 5 cM

Nach Maccaferri et al. (2005) werden die Markerpaare nach genetischer Distanz in vier Klassen eingeteilt. Die meisten Paare in signifikantem LD ($P < 0,01$) in der Gesamtkollektion gehören zur Klasse 1 (< 10 cM Abstand). Dort sind 38,6 % aller möglichen Markerpaare signifikant in LD. In Klasse 2 (> 10 und < 20 cM) sind es 24,8 %, in Klasse 3 (> 20 und < 50 cM) 23,2 % und in Klasse 4 (> 50 cM) 16,8 %. Eine ähnliche Verteilung zeigt sich auch für den r^2 - Median der einzelnen Klassen. Dieser liegt in Klasse 1 bei 0,021, in Klasse 2 bei 0,012, in Klasse 3 bei 0,011 und in Klasse 4 mit 0,009 am niedrigsten. Die Q-Gruppen zeigen deutliche Unterschiede im prozentualen Anteil von Paaren in signifikantem LD in allen vier Klassen. Die beiden kleinsten Gruppen Q4 und Q5 weisen dabei immer den geringsten Anteil auf. Dies lässt sich durch die ungleiche Größe der Q-Gruppen erklären. In kleineren Gruppen werden höhere r^2 - Werte benötigt, um signifikant zu sein. Alle Q-Gruppen liegen deutlich über den Median-Werten der Gesamtkollektion in allen Klassen. Der r^2 - Median aller Paare ist in allen Q-Gruppen in Klasse 1 am höchsten. Die größten Werte weisen dort die Gruppen Q3 (0,063) und Q1 (0,061) auf, die kleinsten die Q2 (0,027) und Q5 (0,034). In den Klassen 2 bis 4 gibt es wenig Unterschiede zwischen den Gruppen und auch nicht zwischen den drei Klassen. Die Werte bewegen sich zwischen 0,019 und 0,038 (Tab.

3 Ergebnisse

A4). Nicht immer sind die Unterschiede nur auf die verschiedene Größe der Q-Gruppen zurückzuführen. Die beiden größten Gruppen Q2 und Q3, die beide aus sechszeiligen Kulturgersten bestehen, allerdings mit unterschiedlicher Herkunft, zeigen in allen Klassen Unterschiede zueinander. Dabei liegt die Gruppe Q3 der nordafrikanischen Gersten immer über den Werten der asiatischen Gruppe Q2. Insbesondere gilt dies für die Klasse 1, wo der Median der Q3 mehr als doppelt so hoch ist wie für die Q2.

Große Unterschiede zwischen den Gruppen zeigen sich weiterhin bei Paaren in vollständigem LD. Die Anzahl solcher Paare ist dabei in allen Q-Gruppen höher als in der Gesamtpopulation. Die Q4 weist mit 619 Paaren die höchste Anzahl auf, gefolgt von Q1 mit 580. Die geringste Anzahl sich vollständig in LD befindlicher Paare besitzt die Wildgerstengruppe Q5 mit 488 Paaren.

Betrachtet man das Ausmaß des LD von **interchromosomalen** Markerpaaren (unterschiedliche Chromosomen), sind 19,0 % von insgesamt 209.772 Paaren signifikant in LD ($P < 0,01$). Dieser Anteil ist etwas geringer als bei intrachromosomalen Paaren (22,1 %). Das mittlere r^2 beträgt 0,022. Kein einziges interchromosomales Paar befindet sich in totalem LD. Das maximale interchromosomale r^2 liegt bei 0,431. In den Q-Gruppen ist der Anteil an sich signifikant in LD befindlichen Paaren deutlich geringer als in der Gesamtpopulation (Tab. 5). Er schwankt zwischen 0,8 % (Q4 und Q5) und 5,1 % (Q3). Generell gilt, je kleiner die Gruppe, desto weniger Paare in signifikantem LD. Die mittleren r^2 -Werte sind hingegen für die Q-Gruppen deutlich höher als für die gesamte Kollektion und liegen zwischen 0,039 (Q2) und 0,063 (Q4). Damit weist die Gruppe Q2 sowohl im intra- als auch im interchromosomalen LD die geringsten r^2 -Werte auf. In den einzelnen Q-Gruppen gibt es im Gegensatz zur Gesamtkollektion Paare in totalem LD. Die Gruppe Q2 hat mit acht Paaren die niedrigste Anzahl und die Q4 mit 72 die höchste. Die Gruppe der Wildgersten Q5 liegt auch hier wieder im unteren Bereich (18).

Tab. 5 Übersicht über das interchromosomale LD der Gerstenkollektion und der Q-Gruppen

Gruppe	GT	Anzahl gesamt	Anzahl s. LD	% s. LD	Mittel r^2	kritisches r^2	Paare in totalem LD ($r^2 = 1$)
Q1	35	189.224	2.577	1,4	0,051	0,434	15
Q2	58	199.162	7.314	3,7	0,039	0,385	8
Q3	43	168.817	8.527	5,1	0,060	0,480	33
Q4	27	164.716	1.367	0,8	0,063	0,479	72
Q5	29	188.118	1.585	0,8	0,049	0,427	18
GK	223	209.772	39.926	19,0	0,022	0,291	0 (r^2 -Max = 0,431)

GK – Gerstenkollektion, GT – Genotyp, s. LD – Paare signifikant in LD ($P < 0,01$)

3 Ergebnisse

Zusammenfassend zeigt sich, dass die Gerstenkollektion eine deutliche Populationsstruktur aufweist und eine Trennung nach taxonomischen und geographischen Gesichtspunkten erfolgt. Es ergeben sich nach STRUCTURE fünf Q-Gruppen. Die erste (Q1) besteht aus Kulturgersten (vorwiegend Kultivare) gemischten geographischen Ursprungs und verschiedenzeitiger Genotypen. Die zweite (Q2) ist eine Gruppe vorwiegend aus sechszeiligen Landrassen asiatischen Ursprungs, während die dritte (Q3) aus sechszeiligen Kulturgersten nordafrikanischer Herkunft besteht. In der vierten Gruppe (Q4) befinden sich zweizeilige Kulturgersten und die fünfte (Q5) besteht ausschließlich aus Wildgerste. Auch in der PCoA ergeben sich fünf relevante Hauptkoordinaten. Das LD in der Gerstenkollektion unterliegt einer raschen Abnahme mit zunehmender genetischer Distanz. Schon innerhalb eines Centimorgans fällt das LD sehr schnell ab und liegt ab 5 cM nur noch bei sehr geringen Werten. Der Anteil an Paaren, die durch die Populationsstruktur in LD sind, steigt mit größerer Distanz. Die meisten sich signifikant in LD befindlichen intrachromosomalen Paare gehören zur Klasse 1 (< 10 cM Abstand). Diese hat auch die höchsten r^2 -Werte. Von allen Chromosomen hat 1H die mit Abstand höchste Anzahl von Paaren in vollständigem LD. Die Q-Gruppen unterscheiden sich wenig voneinander in der Höhe des kritischen r^2 -Wertes oder in der Abnahme des LD mit zunehmender genetischer Distanz. Die Wildgerstengruppe hat dabei eine ähnlich schnelle Abnahme des LD mit genetischer Distanz wie die Gesamtkollektion, die Q3 fällt am langsamsten ab. Die Gruppen unterscheiden sich deutlich voneinander in der Anzahl von intra- und interchromosomaler Paaren in vollständigem LD. Diese ist bei allen Gruppen höher als in der Gesamtpopulation, wobei die Wildgerstengruppe Q5 erheblich weniger intrachromosomale Paare in totalem LD im Vergleich zu den anderen Q-Gruppen aufweist. Die Q2 hat im Gegenzug innerhalb des interchromosomalen LD die geringste Anzahl. Außerdem zeigt die Q2 jeweils den geringsten r^2 -Median im intra- und interchromosomalem LD. Die Gruppe Q4 hat beim intra- und interchromosomalem LD die höchste Anzahl sich vollständig in LD befindlichen Paare.

3.4 Ergebnisse der Phänotypisierung und der genomweiten Assoziationen

Die diverse Gerstenkollektion wurde in drei Entwicklungsstadien getestet, im Keimlings- und Sämlingsstadium sowie in zwei verschiedenen Experimenten, die im adulten Stadium den Einfluss von Stress nach der Blüte untersuchten. Alle Experimente hatten eine Kontrollvariante, welche die phänotypischen Ausprägungen ohne Stress evaluierte. Es wurden Korrelationen zwischen den Merkmalen, phänotypische Gruppenunterschiede und die

3 Ergebnisse

Assoziationen zwischen den DArT-Markern und den untersuchten Merkmalen in Stress- und Kontrollbedingungen berechnet.

3.4.1 Versuch zur osmotischen Toleranz im Keimlingsstadium

Im Keimlingsstadium wurden in der Gerstenkollektion in drei Wiederholungen folgende Merkmale: Wurzellänge (WL), Koleoptilenlänge (KL), Sprosslänge (SL) und Keimrate (KR). Die Untersuchungen erfolgten in einer Kontrollvariante (K) und in einer osmotischen Stressvariante (S). Die Toleranzindizes (TI) der Merkmale wurden errechnet.

3.4.1.1 Phänotypisierung im Keimlingsstadium

Die Genotypen zeigen insgesamt eine große phänotypische Variation in den untersuchten Merkmalen, wie anhand der hohen Spannweite der einzelnen Merkmale erkennbar ist (Tab. A5). Die Varianzkoeffizienten für die einzelnen Merkmale reichen von 12,8 für die SL in der Kontrolle bis zu 42,3 für den TI der SL. Der osmotische Stress wirkte sich signifikant auf alle untersuchten Merkmale (ANOVA, $p < 0,0001$) aus (Abb. 17). Am stärksten reduziert waren die SL und die WL, bei denen der mittlere TI nur 50,4 % bzw. 52,5 % beträgt. Die Keimrate und die Koleoptilenlänge wiesen hingegen einen TI von 82,7 % bzw. 90,2 % auf. Für die Koleoptilenlänge zeigte sich also ein sehr geringer Effekt. Mit einer ANOVA wurden deshalb für die KL die Einzelwerte der drei Experimente für jede Linie zwischen Kontroll- und Stressbedingungen geprüft. Es gibt 18 Linien, in denen die Koleoptile unter Stressbedingungen signifikant länger war, bei 54 war sie signifikant kürzer, die restlichen Linien zeigten keine signifikanten Unterschiede zur Kontrolle. Im Mittel sind die signifikant längeren Koleoptilen um 3,7 mm länger in der Stressvariante und die signifikant kleineren um 7,5 mm kürzer. Betrachtet man den Anteil an Linien mit signifikant kürzeren und längeren Koleoptilen und Linien, bei denen die Koleoptilen nicht signifikant verschieden von der Kontrolle waren, so fällt die Gruppe Q3 der sechszeiligen nordafrikanischen Gersten auf. Sie enthält keine Linie, bei der die Koleoptilen signifikant kürzer waren. Die Gruppe Q4 besitzt allerdings den höchsten Anteil an Linien mit signifikant längeren Koleoptilen (Abb. A4).

Korrelationen zwischen der Kontrolle und der Stressvariante des Merkmals existieren für alle Merkmale (WL, KL, SL und KR), sie sind aber nur mittel bis gering (Tab. A6). Am höchsten ist die Korrelation der WL in Kontrolle und Stress (0,659). Die höchste

3 Ergebnisse

Korrelation zwischen Merkmalen in Kontrollbedingungen findet sich zwischen KL und SL (0,653). Unter Stressbedingungen sind alle Merkmale miteinander korreliert und die Stärke der Korrelation ist höher als in Kontrollbedingungen. Die höchste Korrelation in der Stressvariante findet sich zwischen WL und SL (0,768), gefolgt von KL und SL (0,727). Zwischen dem TI eines Merkmals und dem Merkmal in der Kontrollvariante besteht keine Korrelation, zur Stressvariante hingegen in allen Fällen. Besonders hoch ist hier die Korrelation der Merkmale SL und KR unter Stress und dem entsprechenden TI (SL: 0,922; KR: 0,901).

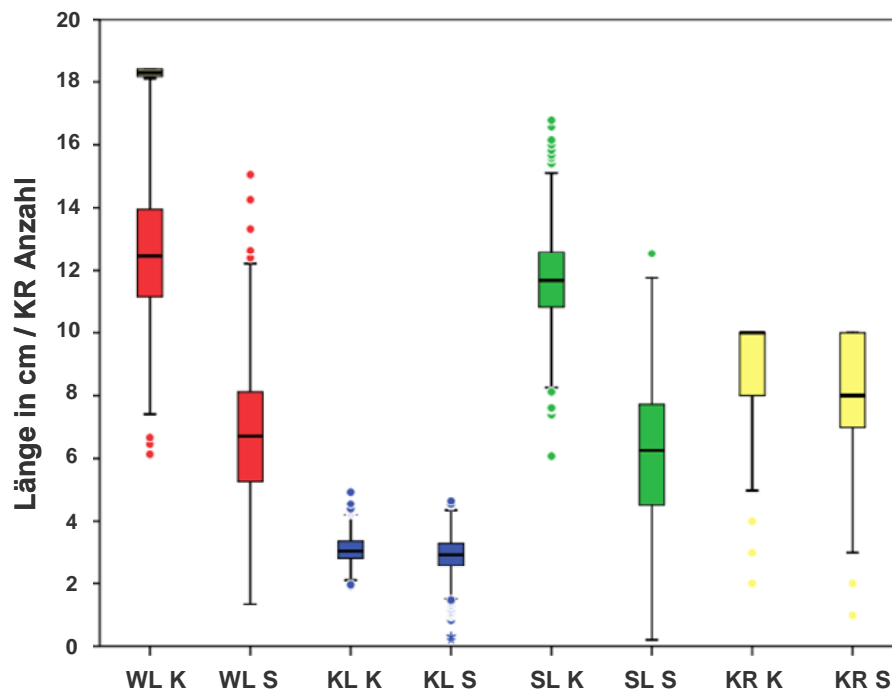


Abb. 17 Box-Whisker-Plots im Keimlingstest für die Länge der Wurzel (WL), Koeoptile (KL) und Spross (SL), sowie die Keimrate (KR) in der Kontrolle (K) und im Stress (S) mit den Mittelwerten über alle 3 Wiederholungen

Untersucht man die phänotypischen Unterschiede hinsichtlich der Zuordnung zu Wildgerste, Landrassen, Kultivaren und Kreuzungen aus Wild- und Kulturgerste, ergaben sich nach der ANOVA für einige Merkmale signifikante Unterschiede ($p < 0,05$): WL und KR in Kontrollbedingungen, KL in beiden Bedingungen (Tab. A7). In den Toleranzindizes unterschieden sich die Gruppen nicht. Die Landrassen hatten mit einer Ausnahme die höheren phänotypischen Werte. Diese war die WL in der Kontrollvariante, in der die Kreuzungen am besten waren. Allerdings hatten die Landrassen die zweitlängste Wurzel. Die Wildgersten sind jeweils die Gruppe mit den niedrigsten phänotypischen Werten. Bei der Betrachtung der

3 Ergebnisse

Kulturgersten hinsichtlich der Zeiligkeit (die Wildgersten wurden ausgeschlossen, um eine Schiefe bei den zweizeiligen zu vermeiden) ergeben sich für die meisten Merkmale signifikante Gruppenunterschiede ($p < 0,05$). Ausnahmen sind die WL, KL und KR in Kontrollbedingungen (Tab. A8). Mit Ausnahme der SL in der Kontrolle weisen die sechszeiligen Genotypen phänotypisch höhere Werte auf. Tendenziell ist dies auch für die Merkmale ohne signifikante Gruppenunterschiede der Fall.

Wichtig in der späteren Berechnung der Assoziationen sind die Q-Gruppen, deshalb wurden auch diese analysiert (Tab. A9). Sie unterscheiden sich in allen Merkmalen signifikant voneinander ($p < 0,05$). In jedem Fall ist die Gruppe Q2 die mit den phänotypisch höheren Werten, die fast ausschließlich aus sechsreihigen Landrassen (Asien) besteht und somit beide Vorteile (Landrassen, sechszeilig) in sich vereint. Die Wildgersten als Q5 sind in vier Merkmalen die mit den phänotypisch geringsten Werten (KL und KR in Stress und Kontrolle), die Q4 (zweireihig) in fünf Merkmalen (WL und SL bei Stress und beim TI sowie der TI der KL) und die Gruppe Q1 (gemischt) in einem (SL K).

3.4.1.2 Assoziationen im Keimlingsstadium

Insgesamt wurden im Keimlingsstadium 94 kartierte Marker auf allen sieben Chromosomen identifiziert, die mit einem oder mehreren Merkmalen assoziiert sind. Je 46 der 94 Marker sind nur mit Merkmalen in Kontrollbedingungen, 34 nur mit Stressbedingungen (inklusive TI) assoziiert, die restlichen 14 mit Merkmalen in beiden Bedingungen. Von den 94 Markern sind 60 mit nur einem Merkmal assoziiert, die restlichen 34 mit mindestens zwei bis maximal fünf. Die assoziierten Marker sind ungleichmäßig über die Chromosomen verteilt. Mit 31 weist 5H mit Abstand die meisten relevanten Marker auf, gefolgt von 6H mit 16. Auf 2H, 3H und 7H wurden 14, 12 bzw. 10 assoziierte Marker gefunden. Mit nur 6 bzw. 5 weisen 1H und 4H die geringste Anzahl auf. Betrachtet man die Merkmale einzeln, ist 5H nicht immer das Chromosom mit den meisten Assoziationen, so hat 7H z.B. die meisten Marker für WL, SL und KR unter Stress und 2H die meisten für KL unter Stress sowie den TI. Marker für die einzelnen Merkmale verteilen sich über 3 bis 6 Chromosomen. Mit Ausnahme der KR finden sich für alle Merkmale mehr assoziierte Marker unter Kontrollbedingungen als für den TI oder die Stressvariante. Eine Übersicht über alle im Keimlingsstadium assoziierten Marker gibt Abb. A5.

In einigen Fällen können dicht beieinander liegende Marker als zu einem Locus gehörig betrachtet werden. Demnach bilden die 94 assoziierten Marker 53 unabhängige Loci,

3 Ergebnisse

von denen sich 15 auf 5H, 10 auf 6H, 8 auf 2H, je 6 auf 3H und 7H und je 4 Loci auf 1H und 4H befinden. Sie sind in Abb. 18 schematisch dargestellt. Im Mittel sind zu einem Locus Marker assoziiert, die einen Bereich von 0,18 cM umfassen. Dies bedeutet, dass die Loci meist mit einzelnen Markern oder Markern, die zur selben Position kartiert sind, assoziiert sind. Im Durchschnitt sind zu einem Locus 1,8 Marker assoziiert. Die Auflösung der Loci kann somit als sehr genau eingestuft werden. Insgesamt finden sich 21 Loci nur für Kontroll-, 18 für Stressbedingungen und 14 für beide Bedingungen. Mit sieben Loci hat 5H den höchsten Anteil an kontrollspezifischen Loci in diesem Stadium, 2H und 4H mit je nur einem Locus den geringsten. Stressspezifische Loci finden sich je drei auf 2H, 4H, 5H, 6H und 7H, zwei trägt 3H und 1H nur einen Locus. Loci für beide Bedingungen finden sich auf 2H (4), 5H (5), 6H (2) und 7H (1).

Insgesamt gibt es 19 Loci, die mit der **Wurzellänge** assoziiert sind, davon je acht mit der WL in der Kontroll- oder Stressvariante und drei mit der WL in beiden Varianten. Alle Chromosomen tragen solche Loci, einer davon liegt auf 3H, fünf hingegen trägt 5H. Es gibt insgesamt sieben Loci, die ausschließlich mit der WL assoziiert sind. Für die WL in Kontrollbedingungen gibt es vier solcher Loci. Sie teilen sich auf 1H (2 Loci), 4H und 6H auf. Unter Stress (oder den TI) gibt es zwei solcher Loci, je einen auf 4H und 6H. Weiterhin gibt es einen Locus auf 7H, der nur für mit WL in beiden Varianten assoziiert ist.

Für die **Koleoptilenlänge** wurden insgesamt 29 Loci gefunden. Hiervon sind 14 mit der Kontroll-, 13 mit der Stressvariante und zwei mit beiden assoziiert. Die meisten der Loci liegen auf 5H (8), nur einer auf 1H und auf 4H gar keiner. Sieben Loci sind nur mit der KL in Kontrollbedingungen assoziiert. Ein Locus liegt auf 7H, zwei auf 6H und vier auf 5H. Mit der KL in der Stressvariante (oder dem TI) sind vier Loci assoziiert, je einer liegt auf 1H und 2H und weitere zwei auf 3H. Ein Locus auf 6H ist nur mit der KL in beiden Bedingungen assoziiert. Es gibt also insgesamt 12 Loci, die nur mit der KL assoziiert sind.

Für die **Sprosslänge** wurden insgesamt 24 Loci identifiziert. Neun sind nur in Kontroll-, zwölf nur in Stressbedingungen und drei in beiden Varianten assoziiert. Auch hier trägt 5H mit sieben Loci die meisten, 1H und 4H mit je nur einem Locus am wenigsten der Loci. Ausschließlich mit der SL unter Kontrollbedingungen assoziiert sind drei Loci. Je einer liegt auf 1H, 2H und 5H. Ebenfalls drei solcher Loci findet man für die SL in der Stressvariante. Sie liegen auf 2H, 5H und 6H. Auf 6H liegt auch der einzige Locus, der nur mit der SL in beiden Varianten assoziiert ist. Somit gibt es insgesamt sieben Loci nur für die SL.

3 Ergebnisse

Für die **Keimrate** wurden 13 Loci gefunden. Von diesen sind drei mit der KR in Kontroll- und zehn mit der KR in Stressbedingungen assoziiert. Es gibt für die beiden Bedingungen keinen gemeinsamen Locus. Chromosom 5H trägt mit fünf involvierten Loci auch hier wieder die meisten. Alle drei assoziierten Loci für die KR in Kontrollbedingungen sind ausschließlich mit dieser assoziiert, sie verteilen sich auf 3H, 5H und 6H. Drei Loci auf 4H, 5H und 7H sind nur mit der KR der Stressvariante assoziiert. Insgesamt wurden also sechs nur mit der KR assoziierte Loci erhalten. Die weiteren sieben Loci für die KR unter Stress liegen auf 3H, 4H, 5H (3), 7H (2).

Insgesamt sind 32 aller Loci im Keimlingsstadium mit nur einem Merkmal assoziiert. Die restlichen 21 Loci stehen mit mehr als nur einem Merkmal in Beziehung. Von diesen sind sieben Loci nur mit Merkmalen in Stressbedingungen assoziiert, zwei davon befinden sich auf 7H, je einer auf 2H, 3H, 4H, 5H und 6H. Zehn weitere Loci, die mit mehreren Merkmalen assoziiert sind, sind sowohl für Stress- als auch für Kontrollbedingungen relevant. Davon liegen fünf auf 5H, vier auf 2H und einer auf 3H. Nur vier Loci in Kontrollbedingungen sind nicht nur mit einem Merkmal assoziiert. Je einer dieser Loci liegt auf 3H, 5H, 6H und 7H. Drei davon stehen sowohl mit der Koleoptilenlänge als auch mit der Sprosslänge in Verbindung und könnten somit als relevant für die Blattentwicklung angesehen werden. Der vierte der Loci ist mit der WL und SL in der Kontrollvariante assoziiert.

Die Gerstenkollektion weist eine große phänotypische Bandbreite im Keimlingsstadium auf. In der Regel zeigten die Landrassen die höheren phänotypischen Werte, die Wildgersten hingegen die niedrigeren. Weiterhin zeigten sich die sechszeiligen Kulturgersten den zweizeiligen in diesem Stadium überlegen. Beim Vergleich der Q-Gruppen hatte die Gruppe Q2 der sechszeiligen asiatischen Landrassen die höheren phänotypischen Werte, die Gruppe der Wildgersten Q5 sowie die der zweizeiligen Kulturgersten der Q4 hatten dagegen die geringeren. Chromosom 5H trug die meisten Loci. Auch alle anderen Chromosomen trugen aber Loci. Die Loci sind mit einem bis maximal 5 Markern assoziiert und haben eine sehr feine Auflösung. Es fanden sich 32 Loci, die nur mit einem Merkmal assoziiert waren. Ebenso gab es jedoch 21 Loci, die mit mehreren Merkmalen assoziiert waren. Insgesamt gab es 18 kontrollspezifische, 22 stressspezifische und 13 Loci für beide Bedingungen. In Kontrollbedingungen waren fast alle Loci mit nur einem Merkmal assoziiert (17 von 21). Aber auch unter Stress finden sich 12 solcher Loci. Alle Chromosomen bis auf

3 Ergebnisse

1H, mit nur einem solchen Locus, tragen je drei stressspezifische Loci. Die meisten nur mit Kontrollbedingungen assoziierten Loci befinden sich auf 5H (7) und 6H (5).



Abb. 18 Lokalisation der Loci im Keimlingsstadium für: Wurzellänge (WL), Koleoptilenlänge (KL), Sprosslänge (SL) und Keimrate (KR) in der Kontrollvariante (K) oder Stressvariante (S) sowie der jeweiligen Toleranzindizes (TI) der Merkmale; grün hinterlegt: nur K orange: nur S und/oder TI; gelb: K und S und/oder TI; Centromerpositionen durch graues Rechteck gekennzeichnet

3 Ergebnisse

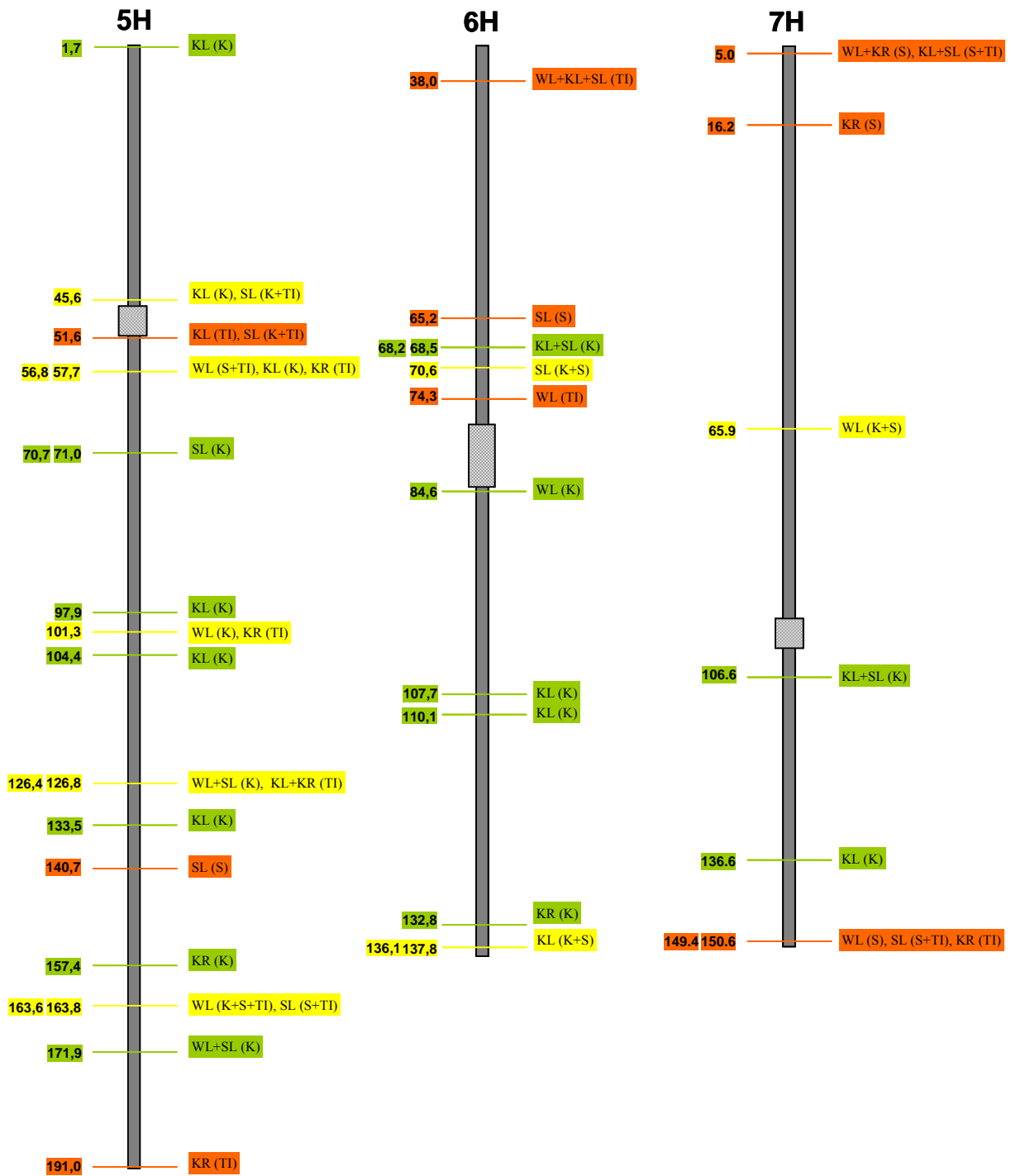


Abb. 18 Fortsetzung

3.4.2 Versuch zur osmotischen Toleranz im Sämlingsstadium

Im Sämlingsstadium wurden in einem hydroponischen Experiment folgende Merkmale untersucht: Wurzellänge (WL), Sprosslänge (SL), Frisch- und Trockengewicht der Wurzel (WFG, WTG) und des Sprosses (SFG, STG). Die Untersuchungen erfolgten in einer Kontrollvariante (K) und in einer osmotischen Stressvariante (S). Die Toleranzindizes (TI) der Merkmale wurden errechnet.

3.4.2.1 Phänotypisierung im Sämlingsstadium

Die Genotypen zeigten eine große Varianz in der Merkmalsausprägung (Tab. A10). Auf alle untersuchten Merkmale hatte der osmotische Stress einen signifikanten Einfluss (ANOVA, $p < 0,0001$). Die Werte im Stress liegen deutlich unter denen der Kontrolle. Die mittleren TI-Werte reichen von 42,1 % für das Sprossfrischgewicht bis zu 76,0 % für das Sprosstrockengewicht.

Korrelationen zwischen der Kontrolle und der Stressvariante des Merkmals existieren für alle Merkmale, sind aber nur mittel bis gering (Tab. A11). Am höchsten ist die Korrelation des Sprosstrockengewichts in Kontrolle und Stress (0,652). Die Korrelationen zwischen Merkmalen in Kontrollbedingungen sind sehr unterschiedlich. Die höchsten Korrelationen finden sich in der Kontrolle zwischen den Gewichten, sowohl bei Wurzel als auch beim Spross und auch zwischen Wurzel- und Sprossgewichten (etwa 0,7). Die höchste Korrelation findet sich zwischen SFG und STG der Kontrollvariante (0,909). Unter Stressbedingungen sind mit Ausnahme der WL (diese ist nur mit SFG korreliert) alle Merkmale miteinander korreliert. Die höchste Korrelation in der Stressvariante findet sich zwischen WFG und WTG (0,840). Zwischen dem TI eines Merkmals und dem Merkmal in der Kontrollvariante besteht in allen Fällen eine negative Korrelation, zur Stressvariante hingegen eine positive. Alle bestehenden Korrelationen der Wurzellänge zu anderen Merkmalen sind negativ, sowohl unter Kontroll- als auch unter Stressbedingungen. Bei den anderen Merkmalen ist das mit Ausnahme zum TI nicht der Fall.

Untersucht man die phänotypischen Unterschiede hinsichtlich der Zuordnung zu Wildgersten, Landrassen, Kultivaren und Kreuzungen aus Wildgerste mit Kultivaren, ergeben sich für viele Merkmale signifikante Gruppenunterschiede (ANOVA, $p < 0,05$). Oft basieren diese ausschließlich auf der Abtrennung der Wildgersten von den anderen Gruppen (Tab. A12). Oft teilen die Kreuzungen diese Tendenz. Die Wildgersten haben im Vergleich zu den

3 Ergebnisse

anderen Gruppen die signifikant längsten Wurzeln, sowohl in Kontroll- als auch in Stressbedingungen. Bei dem TI der WL, SL und dem WFG, der SL, WFG und WTG unter Stressbedingungen zeigten hingegen die Landrassen die höchsten Werte. Die Wildgersten besitzen beim WFG und beim SFG im Stress mit Abstand das geringste Gewicht und haben zusammen mit den Kreuzungen auch den geringsten TI für diese Merkmale. Beim SFG und STG in der Kontrolle unterscheiden sich die Kreuzungen durch ein deutlich höheres Gewicht von den anderen Gruppen, im Stress allerdings nur im STG. Die Kultivare haben die kürzesten Wurzeln, dafür aber höhere Gewichte als die Wildgersten.

Betrachtet man alle Kulturgersten gemeinsam hinsichtlich der Zeiligkeit, so ergeben sich signifikante Unterschiede in der Kontrolle für die Merkmale SL, SFG, STG und im Stress für das STG. Die zweizeiligen Genotypen hatten dabei jeweils die phänotypisch höheren Werte (Tab. A13).

Auch die Q-Gruppen wurden auf signifikante phänotypische Unterschiede untersucht (Tab. A14). Nur in fünf Merkmalen unterschieden sie sich nicht signifikant voneinander: WL TI sowie SL, WFG, SFG, STG jeweils in der Kontrolle. Für folgende Merkmale beruht die Trennung der Gruppen ausschließlich auf der Abtrennung der Wildgerstengruppe Q5: WL K und S (höhere Werte), WTG TI und STG TI (geringere Werte). Lässt man die Gruppe Q5 im Vergleich heraus, sind diese vier Merkmale zwischen den Gruppen nicht mehr signifikant verschieden. Bei den restlichen Merkmalen sind für die SL unter Stress die sechsreihigen asiatischen Landrassen (Q2) tendenziell die Gruppe mit den höheren phänotypischen Werten und die zweizeilige (Q4) nach den Wildgersten diejenige mit den geringsten. Die Q4 zeigte nach der Q5 den geringsten TI für die SL. Ebenso grenzen sich die zweizeiligen Gruppen Q5 und Q4 von den anderen mit einem deutlich niedrigeren WFG unter Stress und einem geringeren TI für dieses Merkmal ab. Auch für das WTG unter Stress waren Q4 und Q5 die Gruppen mit den phänotypisch geringeren Werten. Für das SFG unter Stress waren ebenfalls die Wildgersten als Q5 die Gruppe mit den geringsten Werten, gefolgt von der Q4 und den sechszeiligen asiatischen Gersten (Q2). Als Gruppen mit den höchsten phänotypischen Werten setzten sich beim SFG im Stress die Q1 (gemischt) und die Q3 (sechszeilig, Nordafrika) ab. Die beiden Gruppen Q1 und Q3 zeigten generell höhere Gewichte unter Stress und für die Frischgewichte auch einen höheren TI als die anderen Gruppen. Die wichtigsten Merkmale der Trockentoleranz, die Wurzellänge und das Sprossfrischgewicht sind in Abb. 19 noch einmal für die Einteilung nach Wildgerste, Landrassen, Kultivaren und Kreuzungen aus Wildgerste mit Kultivaren, sowie der Einteilung

3 Ergebnisse

nach Q-Gruppen dargestellt. Deutlich sieht man die höheren Wurzellängen und das geringere SFG der Wildgersten.

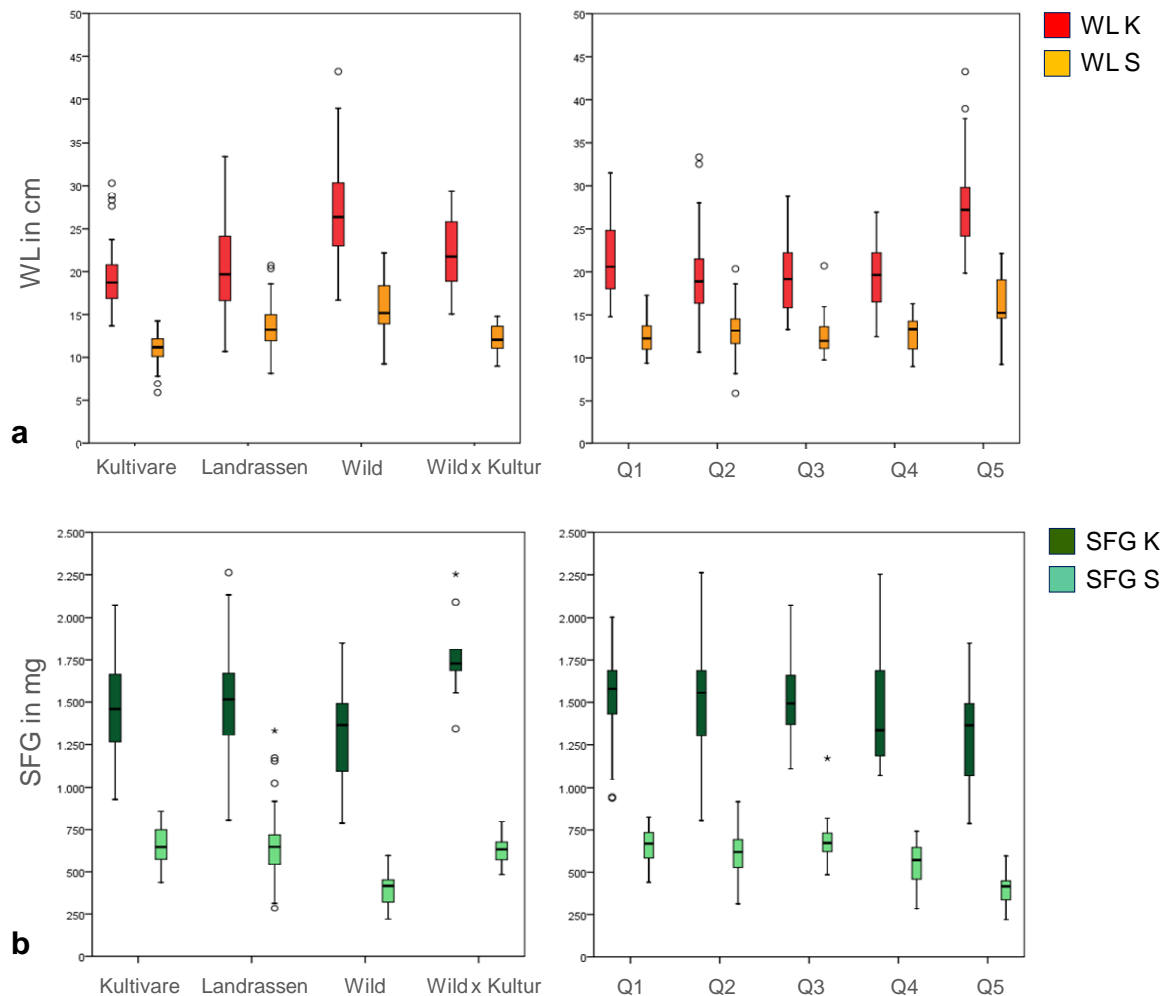


Abb. 19 Box-Whisker-Plots im Sämlingstest für die Wurzellänge und das Sprossfrischgewicht

a) Wurzellänge in Kontrolle und Stress (WLK, WLS), links für die Gruppen Kultivare, Landrassen, Wildgersten (Wild) und Kreuzung aus Wildgerste und Kultivaren (Wild x Kultur); rechts für die fünf Q-Gruppen

b) Sprossfrischgewicht in Kontrolle und Stress (SFGK, SFGS), links für die Gruppen Kultivare, Landrassen, Wildgerste (Wild) und Kreuzung aus Wildgerste und Kultivaren (Wild x Kultur); rechts für die fünf Q-Gruppen

3.4.2.2 Assoziationen im Sämlingsstadium

In Sämlingsstadium waren insgesamt 283 Marker mit mindestens einem Merkmal assoziiert, diese verteilen sich auf alle Chromosomen. Davon waren 74 Marker nur in Kontroll-, 146 nur in Stressbedingungen und 63 in beide Bedingungen involviert. Über die Hälfte der 283 Marker (154) war nur mit einem Merkmal assoziiert, der Rest war mit mindestens zwei Merkmalen assoziiert. Das Chromosom mit den meisten assoziierten Markern war in diesem Stadium 2H (66), gefolgt von 7H (48), 1H (44), 3H (43), 5H (38), 6H

3 Ergebnisse

(25) und 4H (19). Eine genaue Übersicht über alle im Sämlingsstadium gefundenen Assoziationen gibt Abb. A6.

Wieder können dicht beieinander liegende assoziierte Marker zu Loci zusammengefasst werden, insgesamt ergeben sich 146 Loci. Der Markerbereich, mit dem ein Locus assoziiert ist, liegt im Durchschnitt bei 0,30 cM. Die meisten Loci (85) sind nur mit einem Marker assoziiert, das Mittel liegt bei 1,9 Markern pro Locus. Die Loci verteilen sich nach absteigender Reihenfolge wie folgt über die Chromosomen (Anzahl in Klammern): 2H (29), 3H (27), 5H (23), 7H (23), 1H (21), 6H (14) und 4H (9). Sie sind in Abb. 20 schematisch dargestellt. Von den 146 Loci sind 64 mit nur einem Merkmal assoziiert, die restlichen mit mindestens zwei. Nur 30 Loci sind in Kontrollbedingungen involviert, 51 sind mit Merkmalen in beiden Bedingungen und 65 ausschließlich mit Stress oder dem TI assoziiert. Insgesamt finden sich die meisten stressspezifischen Loci auf 3H und 7H mit je zwölf. Auf 2H und 5H liegen je elf und auf 1H zehn Loci, deutlich weniger finden sich auf 4H (drei) und 6H (sechs). Die Anzahl kontrollspezifischer Loci schwankt nur gering zwischen drei und sechs, wobei 5H mit sechs die höchste Anzahl aufweist.

Aufgrund der Vielzahl an gefundenen Markern werden im Folgenden nur die toleranzrelevanten Merkmale näher betrachtet. Diese sind im Sämlingsstadium vor allem das Sprossfrischgewicht und die Sprosslänge unter Stress sowie der TI für diese Merkmale. Loci, die mit der **Sprosslänge unter Stress und deren TI** assoziiert sind finden sich außer auf 4H auf jedem Chromosom. Mit je 10 Loci sind diese auf 2H und 3H konzentriert. Für das **Sprossfrischgewicht unter Stress und dessen TI** finden sich relevante Loci auf allen Chromosomen. Die höchste Anzahl tragen mit je acht 3H und 7H. Ebenfalls ein wichtiger Parameter für die allgemeine Trockentoleranz ist die Wurzellänge. Auch Loci in Kontrollbedingungen sind hier relevant, da es sich um eine morphologische Stressvermeidung handelt. Loci für die **Wurzellänge (in Kontrolle und Stress und deren TI)** finden sich auf allen Chromosomen, wobei sich je 13 Loci auf 1H und 2H konzentrieren. 7H trägt neun Loci, die anderen Chromosomen besitzen je fünf oder sechs.

Insgesamt gibt es 22 Loci, die mit mehr als einem der drei toleranzrelevanten Merkmale SFG, SL und WL assoziiert sind. Sie sind auf alle Chromosomen verteilt, ganze sieben davon liegen allein auf 7H.

Auch im Sämlingsstadium besteht eine große Bandbreite an phänotypischer Variabilität innerhalb der Kollektion. Es gab signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen. Die Wildgersten setzten sich durch längere Wurzeln und geringere Frischgewichte

3 Ergebnisse

für Wurzeln und Spross im Stress sowie den TI dieser Merkmale von den Kulturgersten ab. Die zwei- und sechszeiligen Kulturgersten unterschieden sich nur hinsichtlich Sprossmerkmalen. Dabei hatten jeweils die zweizeiligen die höheren phänotypischen Werte. Bei den Q-Gruppen zeigten die beiden Gruppen Q1 und Q3 generell höhere Gewichte unter Stress und auch einen höheren TI für die Frischgewichte als die anderen Gruppen. Die Wildgerstengruppe Q5 besaß die längsten Wurzeln, hatte aber geringere Frischgewichte und den geringsten TI für das SFG. Bei den genomweiten Assoziationen zeigte sich, dass sich im Sämlingsstadium im Vergleich zum Keimlingsstadium wesentlich mehr Loci für alle untersuchten Merkmale finden und 5H keine dominante Stellung mehr hat. Von den insgesamt 146 gefundenen Loci sind 64 mit nur einem Merkmal assoziiert. Die Loci sind mit einem Mittel von 0,3 cM sehr fein aufgelöst. Die meisten Loci des Sämlingsstadiums finden sich mit 29 und 27 auf 2H bzw. 3H. Die höchste Anzahl an Loci für Merkmale in Stressbedingungen besitzen 3H und 7H mit je 12 Loci. Diese tragen auch die meisten Loci für das Sprossgewicht unter Stress (je acht). Bei der Sprosslänge unter Stress sind es mit je zehn Loci 2H und 3H. Die meisten Loci für Wurzellänge (Kontrolle und Stress) besitzen 1H und 2H mit je 13 Loci.

3 Ergebnisse



Abb. 20 Lokalisation der Loci im Sämlingsstadium: Wurzellänge (WL), Sprosslänge (SL), Frisch- und Trockengewicht für Wurzel (WFG, WTG) und Spross (SFG, STG) in der Kontrollvariante (K) und in der Stressvariante (S) sowie der jeweiligen Toleranzindizes (TI) der Merkmale; grün hinterlegt: nur K; orange: nur S sowie TI; gelb: K und S sowie TI; Sterne für die toleranzrelevanten Merkmale SFG (S/TI) grün, SL (S/TI) blau, WL (S/TI) gelb, WL (K) rot, Centromerpositionen durch hellgraues Rechteck gekennzeichnet

3 Ergebnisse

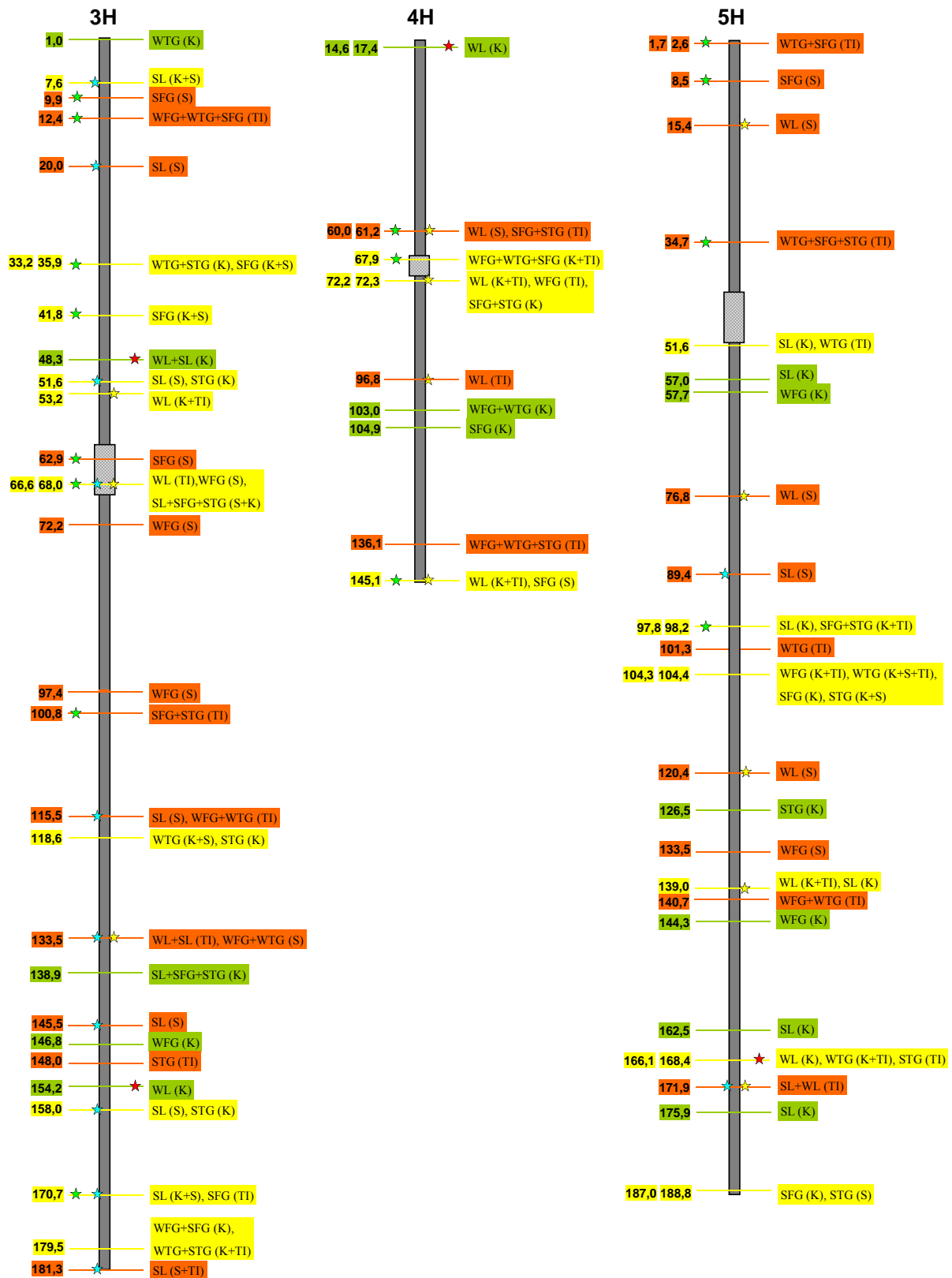


Abb. 20 Fortsetzung

3 Ergebnisse



Abb. 20 Fortsetzung

3.4.3 Stressexperimente im adulten Stadium

Im adulten Stadium wurden zwei verschiedene Experimente durchgeführt. In beiden wurde die Toleranz nach der Blüte, während der Kornfüllungsphase, untersucht. In einem Feldversuch wurde die Methode der chemischen Desikkation angewandt, in einem Topfversuch in einem Folientunnel wurde die Wasserzufuhr gestoppt.

3.4.3.1 Stresssimulation im adulten Stadium mittels chemischer Desikkation

Im Feldexperiment zur chemischen Desikkation mittels 1,5 % Kaliumiodid (KI) wurden auf zwei Standorten innerhalb des IPK neben den Ertragsparametern Ährengewicht (Ägw), Tausendkornmasse (TKM) und Kornzahl (Kz) auch andere morphologische und agronomische Merkmale untersucht. Dies sind der Zeitpunkt des Schossens (Sh) und der Blüte (Bl), die finale Pflanzenhöhe ohne Grannenlänge (Hö), die Ährenlänge (Äl), die Ausprägung der Wachsschicht (Wax), der Wuchstyp (Wt), der Anthocyangehalt an den Nodien (An) sowie die Neigung zur Lagerung (Lg). Die Toleranzindizes (TI) der Merkmale, die vom Stress beeinflusst waren, wurden errechnet.

3.4.3.1.1 Phänotypisierung im Feldversuch zur chemischen Desikkation

Die Genotypen der Kollektion zeigten wieder eine große Variabilität in der Merkmalsausprägung (Tab. A15). Die Varianzkoeffizienten für die einzelnen Merkmale reichen von 4,3 für den Blühzeitpunkt bis zu 49,8 für das Ährengewicht unter Stress. Der Versuchsstandort hatte nur auf die Merkmale TKM, An und Wax keinen signifikanten Einfluss, für alle anderen gab es signifikante Unterschiede (ANOVA, $p < 0,05$). Alle drei Ertragsparameter (Ägw, TKM, Kz) wurden durch die chemische Dessikation signifikant beeinflusst (Ägw und TKM $p < 0,001$, Kz $p < 0,05$), die anderen Merkmale wurden vor der Behandlung mit KI erfasst oder waren wie die Hö und Äl unabhängig davon.

Alle signifikanten Korrelationen sind in Tabelle A16 dargestellt. Diese gab es zwischen der Kontroll- und der Stressvariante für alle vom Stress beeinflussten Merkmale. Die geringste Korrelation bestand dabei mit 0,73 zwischen der TKM in Stress und Kontrolle. Für das Ägw ist der Korrelationskoeffizient 0,83 und für die Kornzahl 0,93. Zwischen dem TI eines Merkmals und dem Merkmal in der Kontrolle besteht nur bei der TKM eine signifikante und schwache Korrelation (0,21). Zwischen TI und Stress bestehen bei allen drei vom Stress

3 Ergebnisse

beeinflussten Merkmalen signifikante Korrelationen. Dabei war die Korrelation für die TKM hoch (0,81), mittel für das Ägw (0,43) und schwach für die Kz (0,28). Die höchste Korrelation zwischen den Merkmalen findet sich zwischen dem Ägw und der Kz in Kontrollbedingungen (0,93). Ebenfalls hoch sind die Korrelationen zwischen diesen beiden Merkmalen in Stressbedingungen sowie zwischen Stress- und Kontrollvariante. Eine hohe Korrelation zeigten der Zeitpunkt des Schossens und der Blüte (0,88). Der Blühzeitpunkt korreliert ebenfalls positiv aber schwach mit dem Ägw, der Äl und der Kz sowohl in Stress- als auch in Kontrollbedingungen und mit Ausnahme des Ägw auch mit dem TI dieser Merkmale. Der Blühzeitpunkt zeigte keinerlei signifikante Korrelation zur TKM. Die Pflanzhöhe und die Ährenlänge waren schwach positiv korreliert ($\sim 0,4$).

Untersucht man die phänotypischen Unterschiede hinsichtlich der Zuordnung zu wilder Gerste, Landrassen, Kultivaren und Kreuzungen aus Wildgerste mit Kultivaren, ergeben sich für die meisten Merkmale signifikante Gruppenunterschiede (Tab. A17). Für die Ährenlänge in beiden Bedingungen und für den TI der Kornzahl gab es keine Unterschiede. Die Wildgersten hatten die am schwächsten ausgeprägte Wachsschicht, die Kultivare dagegen die am deutlichsten ausgeprägte. Ein hoher Anthocyangehalt wurde für die Wildgersten und die Kreuzungen beobachtet. Bei der Lagerungsneigung zeigten die Landrassen im Vergleich zu allen anderen Gruppen eine höhere Neigung, die Kultivare wiesen tendenziell die geringste Lagerungsneigung auf. Den mit Abstand niederlegendsten Wuchstyp besaßen die Wildgersten, diese hatten auch die mit Abstand größte Pflanzhöhe sowie die kleinste TKM (Kontrolle und Stress). In der Pflanzhöhe bestand kein signifikanter Unterschied zwischen Landrassen und Kultivaren aber in der Tendenz waren die Kultivare kleiner. Die Kreuzungen benötigten die wenigste Zeit bis zum Schossen und zur Blüte. Am spätesten schossen und blühten tendenziell die Landrassen. Zusammen mit den Kreuzungen wiesen die Wildgersten in der Kontroll- und Stressvariante die geringste Kornzahl sowie das geringste Ährengewicht auf. Die Kreuzungen hatten hingegen den höchsten TI für das Ährengewicht und die TKM. Auch die Kultivare hatten bei diesen Merkmalen einen hohen TI. Mit Abstand die höchste TKM unter Stress zeigten die Kultivare und die Kreuzungen, die niedrigste TKM hatten die Wildgersten, die Landrassen lagen dazwischen.

Auch hinsichtlich der Zeiligkeit gibt es signifikante Unterschiede zwischen den Kulturgersten (Tab. A18). Am größten waren diese hinsichtlich der Ertragsmerkmale, aber auch in der Neigung zur Lagerung und im Blühdatum gab es Differenzen. So zeigten die sechszeiligen Gersten eine höhere Lagerungsneigung und benötigten länger bis zur Blüte. Sie unterschieden sich aber nicht im Zeitpunkt des Schossens von den zweizeiligen (beide ~ 83

3 Ergebnisse

Tage), was zeigt, dass die sechszeiligen längere Zeit im Übergang vom Schossen bis zur Blüte brauchten. So benötigten die zweizeiligen Gersten mit 4,4 Tagen eine signifikant kürzere Zeit vom Schossen bis zur Blüte als die sechszeiligen mit 6,0 Tagen ($p < 0,001$). Diese Zeitspanne wurde daraufhin auch in den Wildgersten betrachtet. Diese benötigten mit 6,7 Tagen am längsten für den Übergang. Betrachtet man das absolute Ährgewicht hinsichtlich der Zeiligkeit der Kulturgersten, hatten die sechszeiligen Gersten in der Stress- und Kontrollvariante ein höheres Ägw, die zweizeiligen hatten hingegen einen höheren TI. Die zweizeiligen Gersten hatten eine höhere TKM in beiden Bedingungen und auch einen höheren TI für dieses Merkmal. Sie besaßen auch längere Ähren, hatten aber eine geringere Kornzahl pro Ähre in Stress- und Kontrollbedingungen.

Auch die Q-Gruppen wurden auf signifikante phänotypische Unterschiede untersucht (Tab A19). Sie unterschieden sich signifikant in den meisten Merkmalen mit Ausnahme des Anthocyangehalts, des Blühzeitpunkts sowie des TI für das Ährgewicht. Die Wachsschicht ist bei den Gruppen Q1 (gemischte Gruppe) und Q3 (Sechszeilige aus Nordafrika) am stärksten ausgeprägt und tendenziell am schwächsten in der Wildgerstengruppe Q5. In der Lagerungsneigung setzt sich deutlich die gemischte Gruppe Q1 mit der geringsten Neigung ab, eine tendenziell höhere hatten die Genotypen der Q2 (sechszeilige aus Asien). Den niederliegenden Wuchstyp wiesen die Wildgersten (Q5) auf, tendenziell den aufrechtsten hatten die Q2 und Q3, also die sechszeiligen Genotypen. In der Pflanzhöhe setzt sich nur die Wildgerstengruppe Q5 mit einer größeren Höhe von den anderen ab. Beim Zeitpunkt des Schossens sind die Q5 und die Q3 deutlich die frühesten, rund drei Tage eher als die anderen. Im Blühzeitpunkt gibt es keine Unterschiede. Beim Ährgewicht der Kontrollvariante ergeben sich vier Gruppen. Das geringste Ägw besitzen die Wildgersten (Q5), gefolgt von der Q4 (zweizeilige Gruppe). Ein höheres Ägw haben die Q1 (gemischt) und Q2 (sechszeilig, Asien) und das höchste die sechszeiligen aus Nordafrika (Q3). Auch das Ährgewicht unter Stress ist bei den Wildgersten am geringsten und die Reihenfolge der Q-Gruppen ist dieselbe wie in der Kontrolle. Die Reihenfolge der Gruppen ist auch beim TKM in Kontroll- und Stressbedingungen die gleiche wie beim Ährgewicht, nur dass unter Stress die Q1 tendenziell besser als die Q3 ist. Beim TI für die TKM ist die Q1 mit den gemischten Genotypen am besten. Bei der Ährenlänge setzen sich die sechszeiligen Genotypen aus Nordafrika (Q3) mit einer kürzeren Ähre ab. Bei der Kornzahl pro Ähre liegen die zweizeiligen Gruppen Q4 und Q5 deutlich unter den sechszeiligen und der gemischten Gruppe. Beim TI hingegen sind die zweizeiligen der Q4 die beste Gruppe, die asiatischen sechszeiligen Gersten (Q2) sind tendenziell die zweitbeste Gruppe.

3 Ergebnisse

3.4.3.1.2 Assoziationen im Feldversuch zur chemischen Desikkation

Im Feldversuch zur chemischen Desikkation waren insgesamt 124 Marker assoziiert, diese verteilen sich auf alle Chromosomen. Mit nur einem Merkmal sind 77 Marker assoziiert, die übrigen mit bis zu fünf. Eine detaillierte Darstellung findet sich im Anhang (Abb. A7).

Die assoziierten Marker können zu 81 Loci zusammengefasst werden. Sie sind im Mittel mit 1,5 Markern assoziiert, die einen Bereich von 0,12 cM umfassen. Die Loci verteilen sich nach absteigender Anzahl wie folgt über die Chromosomen (Anzahl in Klammern): 3H (19), 2H (14), 5H (12), 7H (11), 4H (9), 1H (8), und 6H (8). Von den 81 sind 55 Loci mit nur einem Merkmal assoziiert. Alle Loci sind in Abb. 21 dargestellt.

In Feldexperiment wurden auch Merkmale untersucht, die nicht vom Stress beeinflusst wurden. Für die beiden nah verwandten Merkmale **Zeitpunkt des Schossens und der Blüte** finden sich bis auf 1H 18 Loci auf allen übrigen Chromosomen. Die höchste Anzahl hat 2H mit fünf Loci, gefolgt von 7H mit vier, 6H mit drei und die anderen mit je zwei. Acht dieser Loci sind spezifisch für die beiden Merkmale (oder eines von ihnen). Vier Loci liegen auf 2H, drei auf 7H und einer auf 5H. Die sieben Loci für die **Pflanzenhöhe** sind lokalisiert auf 2H, 3H, 4H, 5H und 6H, wobei 3H drei Loci trägt, die anderen je nur einen Locus. Zwei Loci auf 3H sowie der Locus auf 2H und 4H sind dabei spezifisch nur mit der Pflanzenhöhe assoziiert. Die neun Loci für die **Ährenlänge** verteilen sich bis auf 4H auf allen übrigen Chromosomen. Dabei tragen 2H, 3H und 7H je zwei Loci, die anderen je einen. Beide Loci auf 2H sowie je einer auf 3H und 7H sind nur mit diesem Merkmal assoziiert. Es wurden 13 Loci für die Ausprägung der **Wachsschicht** gefunden. Alle Chromosomen tragen solche Loci, davon 3H drei, 2H, 4H, 6H und 7H je zwei und 1H und 5H je einen. In diesem Experiment spezifisch für die Wachsschicht ist der Locus auf 5H sowie einer auf 2H und zwei der drei Loci auf 3H. Der **Wuchstyp** wird von insgesamt drei Loci auf 2H, 4H und 5H beeinflusst. Davon sind die Loci auf 4H und 5H spezifisch für den Wt im Feldversuch. Für die Stärke des **Anthocyangehalts** an den Nodien finden sich je drei Loci auf 1H und 3H sowie ein weiterer auf 6H, alle sind nur mit diesem Merkmal verbunden. Die acht Loci für die **Lagerungsneigung** sind auf 3H, 4H, 5H und 7H lokalisiert, wobei 7H mit drei Loci die meisten trägt, 3H und 4H tragen je zwei, 5H nur einen. Je ein spezifischer Locus für die Lg im Feldexperiment liegt auf 3H, 4H und 7H.

Durch den Stress beeinflusst wurden die untersuchten Merkmale Ährengewicht, Tausendkornmasse und Kornzahl pro Ähre. Für diese drei wurden insgesamt 39 Loci

3 Ergebnisse

identifiziert. Von ihnen sind 12 unter Kontrollbedingungen, 11 unter Stressbedingungen und 16 unter beiden Bedingungen assoziiert. Acht der insgesamt 39 Loci sind auch mit einem der nicht durch den Stress beeinflussten Merkmale assoziiert. Für das **Ährengewicht** in der Kontrolle tragen 1H und 5H je einen Locus, je zwei 3H und 4H. Unter Stressbedingungen befindet sich ein Locus auf 4H und je zwei auf 2H und 5H. Von den gemeinsamen Loci für Stress- und Kontrollbedingungen befinden sich zwei auf 6H und je einer auf 3H und 5H. Es gibt drei spezifische Loci für das Ägw in diesem Experiment. Der spezifische Locus auf 3H ist mit beiden Bedingungen assoziiert, die spezifischen Loci auf 4H und 6H sind nur mit dem Ägw unter Stress assoziiert. Für die **Kornzahl** liegen gemeinsame Loci für Kontroll- und Stressbedingungen auf 1H (2), 3H (1), 4H (2), 5H (4) und 6H (2). Es wurden nur zwei Loci auf 7H gefunden, die nur mit der Kz in der Kontrollvariante assoziiert waren. Unter Stress wurde je ein Locus auf 2H und 7H gefunden. Für dieses Merkmal gibt es im Feldexperiment nur einen spezifischen Locus auf 1H (Kontrolle und TI), alle anderen sind auch mit anderen Merkmalen assoziiert. Meistens sind dies gemeinsame Loci für die Kz und das Ägw. Loci für die **Tausendkornmasse** unter Kontrollbedingungen sind auf 3H (4), 4H (1), 5H (3) und 7H (2) lokalisiert. Je ein Locus für die TKM im Stress befindet sich auf 1H und 6H, je zwei auf 2H und 5H. Loci für beide Bedingungen liegen auf 1H, 2H und 6H (je ein Locus). Auf allen Chromosomen sind spezifische Loci für die TKM im Feldexperiment lokalisiert. Drei solcher Loci nur für Kontrollbedingungen gibt es auf 3H und je einen auf 4H, 5H, 6H und 7H. TKM-Loci für Stressbedingungen liegen je einer auf 1H (TI), 2H (Stress und TI) und 6H (Stress) und zwei auf 5H (TI). Es gibt je einen Locus auf 1H, 2H und 6H, der spezifisch mit der TKM in beiden Bedingungen assoziiert ist.

Für viele der untersuchten Merkmale zeigten sich Gruppenunterscheide, die sich zum größten Teil aufgrund der Zeiligkeit oder der Zugehörigkeit zu Kultur- und Wildgerste erklären lassen. Besonders gilt das für die Ertragsmerkmale. In den genomweiten Assoziationen bestätigt sich ein weiteres Mal die feine Auflösung der Loci, die aus ein bis fünf Markern bestehen und im Mittel 0,12 cM umfassen. Für alle untersuchten Merkmale gab es Loci, die nur mit diesem Merkmal assoziiert waren. Mit 19 Loci ist 3H das Chromosom mit den meisten Loci in diesem Stadium, gefolgt von 2H mit 14. Toleranzrelevant sind vor allem die Chromosomen 2H, 5H und 6H, die vier (2H) bzw. fünf Loci für das Ährengewicht und die TKM in beiden oder nur in Stressbedingungen tragen. Hervorzuheben ist ein Locus auf 2H, der nur mit dem TI für die TKM und dem Ägw assoziiert ist.

3 Ergebnisse

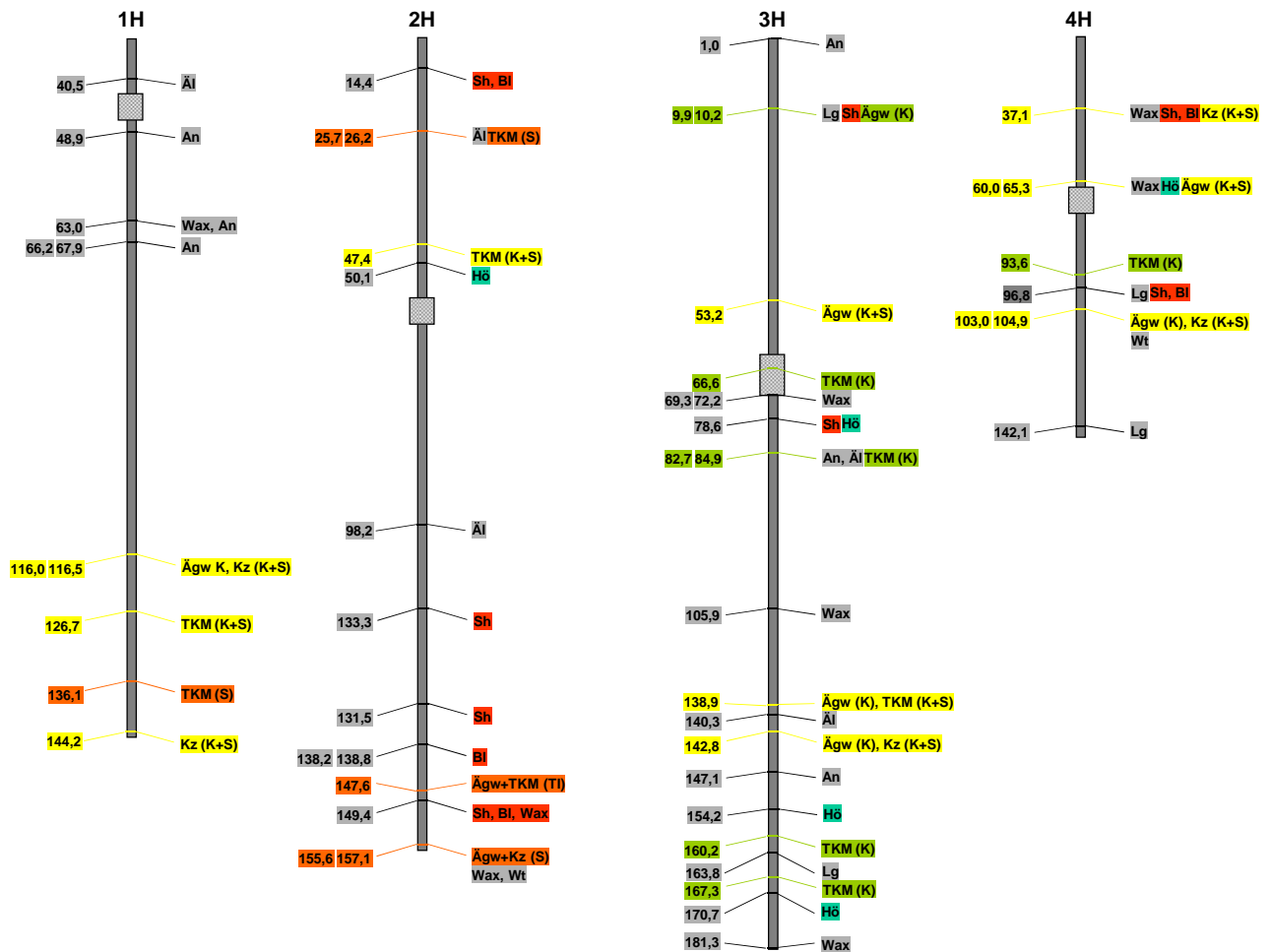


Abb. 21 Lokalisation der Loci im Feldexperiment zur chemischen Desikkation

Merkmale: Wachsschicht (Wax), Anthocyanengehalt an den Nodien (An), Lagerungsneigung (Lg), Wuchstyp (Wt), Pflanzhöhe (Hö), Tage bis zum Schossen (Sh) und zur Blüte (BI) sowie Ährgewicht (Ägw), Tausendkornmasse (TKM), Ährenlänge (Äl) und Kornzahl (Kz) in der Kontrollvariante (K) und in der Stressvariante (S) sowie der jeweiligen Toleranzindizes (TI) der Merkmale

Farbegebung: Ertragsmerkmale in Kontrollbedingungen grün, entsprechend orange Stress oder TI, gelb für K und S/TI; blau Loci für Hö, rot für Sh und/oder BI; Centromerpositionen durch hellgraues Rechteck gekennzeichnet

3 Ergebnisse

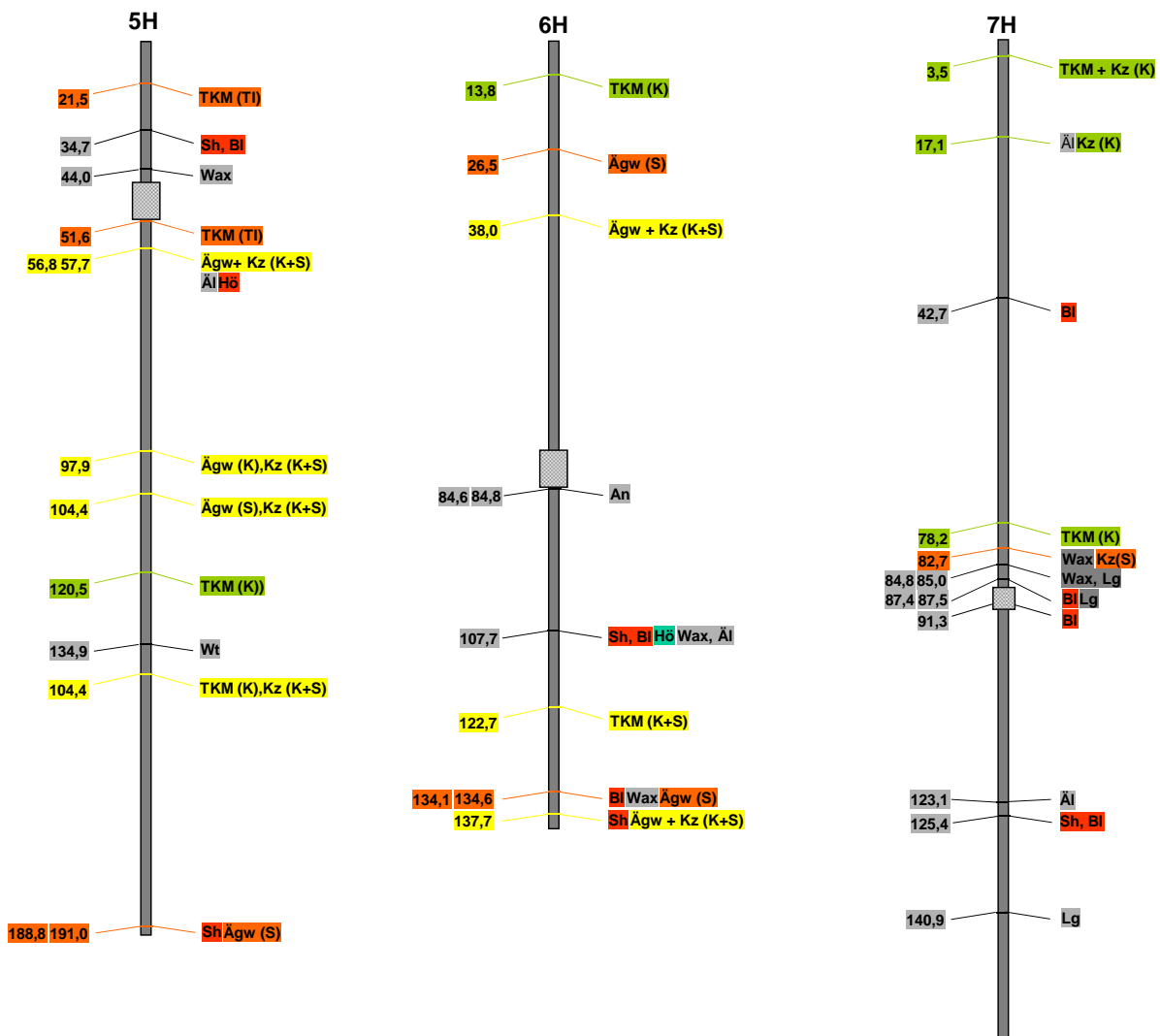


Abb. 21 Fortsetzung

3.4.3.2 Trockenstressversuch im Folientunnel

Die Gerstenkollektion wurde weiterhin in einem Folientunnel getestet. Je fünf Pflanzen eines Genotyps wurden dazu in einer über die gesamte Zeit des Versuchs in einer normal bewässerten Variante und in einer nach der Blüte nicht mehr bewässerten Variante untersucht. Durch den sehr langen Winter, konnte erst gegen Ende März ausgesät werden. Kurz darauf wurde es relativ warm. Dies ergab eine hohe Variabilität für den Blühzeitpunkt, welcher zwischen 42 und 166 Tagen schwankte. Dies betraf ganze Linien oder nur einzelne Pflanzen einer Linie. Manche Pflanzen kamen gar nicht zur Blüte. Vermutlich handelt es sich bei diesen nicht um reine Sommergerste. Es wurde deshalb beschlossen, diesen Versuch phänotypisch auszuwerten, jedoch nur Assoziationen zu vertrauen, die mit Loci aus den

3 Ergebnisse

anderen Experimenten übereinstimmen. Deshalb werden die gefundenen Assoziationen im Gegensatz zu den anderen Experimenten nicht einzeln betrachtet.

3.4.3.1.2 Phänotypisierung im Folientunnelversuch

Der Stress, der durch den Stopp der Wasserzufuhr sieben Tage nach der Blüte Pflanze für Pflanze erzeugt wurde, hatte auf die Merkmale Gesamtkorngewicht pro Pflanze (KgwPf), das Ährgewicht der Hauptähre (Ägw), die Tausendkornmasse aller pro Pflanze geernteten Körner (TKMPf) sowie der TKM der Hauptähre (TKM) einen signifikanten Einfluss. Keinen signifikanten Unterschied zwischen Stress- und Kontrollvariante gab es für die Gesamtkornanzahl pro Pflanze (KzPf), die Kornzahl der Hauptähre (Kz) und für die Anzahl der Halme (HA). Trotzdem wurden auch diese Merkmale einzeln für Stress und Kontrolle verrechnet, da eine Tendenz zu einer Reduktion unter Stress erkennbar war. Die Varianzkoeffizienten der einzelnen Merkmale reichten von 9,5 bis 58,5. Eine Übersicht über die deskriptive Statistik basierend auf den Mittelwerten pro Genotyp gibt Tab. A20.

Für alle Merkmale wurden Korrelationen berechnet. Es fanden sich sehr viele signifikante Korrelationen, allerdings sehr unterschiedlich in der Ausprägung (Tab. A21). Eine hohe besteht zwischen dem Blühdatum und dem Wuchstyp (0,84). Genotypen mit einem niederliegenden Wt (vor allem Wildgerste) blühten im Folientunnel sehr spät. Im Feldexperiment gab es auch eine geringe Korrelation (0,22), dort erfolgte die Blüte der entsprechenden Genotypen aber im normalen Rahmen. Korrelationen zwischen dem Blühzeitpunkt sowie dem Wuchstyp mit Kornertragsmerkmalen waren schwach und negativ. Die Pflanzenhöhe war hingegen schwach positiv mit anderen Merkmalen korreliert. Im Gegensatz zum Feldversuch bestand allerdings keine Korrelation zum Blühzeitpunkt und zur TKM. Die höchsten Korrelationen wurden zwischen der KzPf und dem KgwPf in beiden Varianten und für den TI dieser Merkmale festgestellt ($> 0,9$). Ebenfalls hoch waren die Korrelationseffizienten für die Kz der Hauptähre und deren Ägw in beiden Bedingungen und dem TI ($> 0,85$). Auch zwischen der TKM der Gesamtkornmasse der Pflanze und der TKM der Hauptähre besteht eine hohe Korrelation in beiden Bedingungen ($> 0,88$), für den TI der beiden Merkmale allerdings nur eine mittlere (0,5). Hohe Korrelationen ($> 0,84$) bestehen zwischen dem Merkmal in der Stress- und Kontrollvariante für folgende Ertragsmerkmale: Kz, Ägw, TKMPf und TKM. Auch für die Halmanzahl in Kontrolle und Stress gibt es eine signifikante Korrelation, sie ist aber etwas geringer (0,64). Insgesamt sind die Korrelationen zwischen der HA und anderen Merkmalen eher gering, die höchste besteht noch für den TI

3 Ergebnisse

der HA und dem TI der KzPf und dem TI des KgwPf ($> 0,55$). Weiterhin bestehen Korrelationen zwischen der KzPf und dem ÄgwPf mit der Kz und dem Ägw der Hauptähre, auch sie sind nur schwach und bis auf die Korrelationen zum TI positiv. Eine mittlere Korrelation ($\sim 0,5$) besteht für das KgwPf und dem Ägw der Hauptähre in Kontroll- und Stressbedingungen. Auch die Korrelation zwischen dem TI der TKM und dem TI des Ägw der Hauptähre ist mittelhoch ($\sim 0,5$).

Untersucht man die phänotypischen Unterschiede hinsichtlich der Zuordnung zu Wildgerste, Landrassen, Kultivaren und Kreuzungen aus Wild- und Kulturgerste, ergeben sich nach der ANOVA für die meisten Merkmale signifikante Gruppenunterschiede (Tab. A22). Hervorzuheben ist das Blühdatum. Waren im Feldversuch die Kreuzungen noch die Gruppe mit dem frühesten Blühzeitpunkt, so sind sie im Folientunnel mit 78,7 Tagen die zweitspäteste Gruppe nach den Wildgersten, die mit Abstand die längste Zeit benötigten (96,8 Tage). Dies begründet sich durch die sehr variable lange Blühperiode besonders in diesen beiden Gruppen. Die Landrassen und Kultivare mit einer Dauer von ~ 61 Tagen blühten hingegen deutlich früher. Allerdings gibt es auch in diesen Gruppen Genotypen, die sehr viel Zeit bis zur Blüte benötigten, wie die vielen Ausreißer in Abb. 22a zeigen. Beim Wuchstyp sind die Wildgersten die Gruppe mit dem niederliegenden Typ, die Kreuzungen bilden eine eigene Gruppe zwischen diesen und den Kulturgersten, die den aufrechtsten zeigten. Bei der Halmanzahl in der Kontrollvariante hatten die Kultivare die wenigsten Triebe, dann folgen die Landrassen und die Kreuzungen und die höchste HA hatten die Wildgersten. In der Stressvariante gab es für die HA keine Unterschiede. Im KgwPf und dem Ägw in beiden Bedingungen gab es Unterschiede zwischen den Gruppen. Die Kultivare zeigten die höchsten Gewichte, gefolgt von den Landrassen. Die Wildgersten und Kreuzungen wiesen hingegen die niedrigsten Gewichte auf. Bei der KzPf und der Kz sind die Unterschiede am deutlichsten in Stressbedingungen. Die Kultivare und Landrassen hatten die höchste Anzahl, wobei auch hier die Landrassen vor den Kultivaren liegen, die Wildgersten wiesen die geringste Anzahl auf, gefolgt von den Kreuzungen. Beim TI der Kornzahl hatten hingegen die Wildgersten den höchsten und die Kreuzungen den geringsten. Bei der TKM bestehen dieselben Unterschiede wie für das KgwPf und das Ägw, nur dass die Kultivare eine marginal höhere TKM als die Landrassen aufweisen.

Ebenfalls gab es für einige Merkmale Unterschiede zwischen zwei- und sechszeiligen Kulturgersten (Tab A23). Die zweizeiligen blühten im Mittel 15 Tage später, hatten einen niederliegenden Wuchstyp, die höhere Halmanzahl in der Kontrollvariante und geringere Korngewichte sowie eine niedrigere Kornanzahl in beiden Bedingungen.

3 Ergebnisse

Betrachtet man die Gruppenunterschiede der Q-Gruppen (Tab. A24), so spiegeln sich die Unterschiede zwischen Wild- und Kulturgerste sowie zwei- und sechszeiligen Genotypen wider. Besonders sichtbar wird dies beim Blühdatum. Die Wildgerstengruppe Q5 brauchte mit Abstand die längste Zeit bis zur Blüte, gefolgt von der zweizeiligen Gruppe Q4, die auch die Kreuzungen enthält. Die anderen drei Gruppen unterschieden sich nicht voneinander (Abb. 22b). Anzumerken ist, dass die Mischgruppe Q1 aus zwei – und sechszeiligen Genotypen nicht phänotypisch zwischen den sechszeiligen und den zweizeiligen Gruppen liegt, sondern tendenziell die kürzeste Zeit bis zur Blüte braucht. Bei der Pflanzenhöhe sind die Genotypen der Q2 und Q4 etwas größer als die anderen. Stärker unterschieden sich die Gruppen hinsichtlich des Wuchstyps. Die Q5 hatte den niederliegendsten Wt, die Q4 einen mittleren und die anderen drei Gruppen einen aufrechteren Wuchstyp. Bei der Halmanzahl besaßen die zweizeilige Gruppe Q4 und die sechszeiligen asiatischen Gersten der Q2 eine höhere Anzahl. Die geringsten Korngewichte zeigten die Wildgersten. Die sechszeiligen Gruppen Q2 und Q3 hatten die höchsten Gewichte, besonders beim Ährengewicht der Hauptähre. Bei der Kornzahl pro Pflanze hatten in beiden Bedingungen die Wildgersten der Q5 eine deutlich geringere Anzahl als die anderen Gruppen. Die Gruppe der sechszeiligen asiatischen Gersten Q2 war vom Stress nahezu unbeeinflusst und wies die höchste KzPf auf. In der Kornzahl der Hauptähre hatten hingegen die sechszeiligen nordafrikanischen Gersten der Q3 eine tendenziell höhere Kornzahl, setzten sich aber nicht von der Q2 ab. Die TKM der Gesamtpflanze und der Hauptähre war in der Q5 am geringsten, während die anderen Gruppen eine höhere TKM aufwiesen. Tendenziell die höchste TKM hatten die Q3 und Q1 (Mischgruppe).

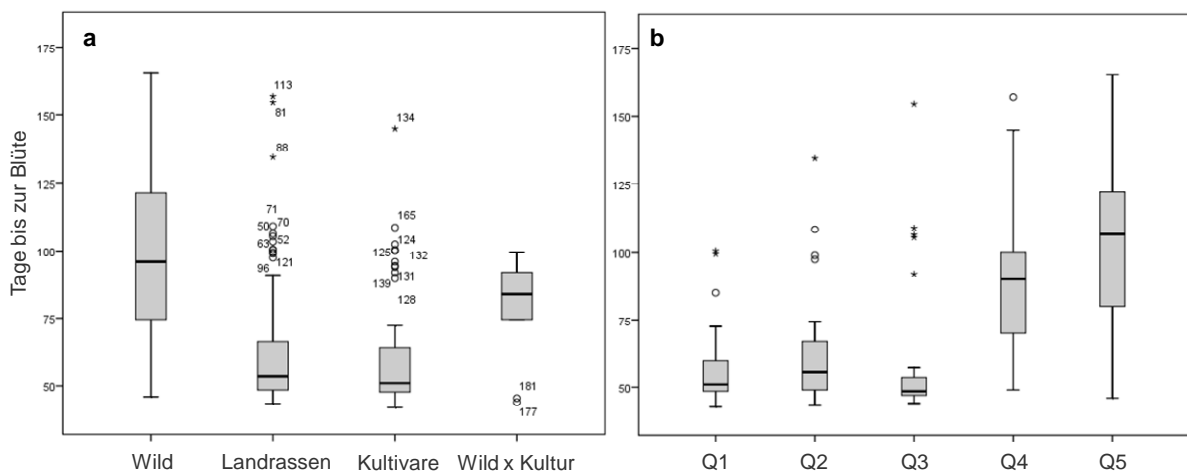


Abb. 22 Box-Whisker-Plot im Folientunnelversuch für die Zeit bis zur Blüte für die Gruppen nach **a)** taxonomischer Einteilung und **b)** für die fünf Q-Gruppen

3.5 Vergleich aller Experimente zur Trockentoleranz in den drei Stadien

Um das phänotypische und genotypische Zusammenspiel der untersuchten Merkmale zu sehen, wurden am Ende alle Experimente verglichen und die phänotypischen Korrelationen sowie die gefundenen Assoziationen betrachtet. Die Loci wurden nach Betrachtung aller in den vier Experimenten assoziierten Merkmale neu zusammengefasst.

3.5.1 Phänotypische Korrelationen zwischen den Experimenten

Es gibt zahlreiche Korrelationen zwischen den Merkmalen der vier verschiedenen Experimente. Am höchsten von allen sind die Korrelationskoeffizienten zwischen dem **Keimlings- und Sämlingstest**, hier sind die signifikanten Korrelationen meist mittelhoch ($> 0,5$). Besonders korrelieren Wurzel- und Sprosslänge des Sämlingstest mit Merkmalen im Keimlingstest jeweils in der Stressvariante (Tab. A25). Zwischen der SL Kontrolle im Sämlingstest bestehen durchschnittliche Korrelationen zur KL in Kontroll- und Stressbedingungen des Keimlingstests (0,67 und 0,52). Zwischen dem Sprosstrockengewicht im Sämlingstest und der SL im Keimlingstest in der Kontrollvariante besteht ebenfalls eine mittlere Korrelation (0,52). Die WL in der Kontrolle des Keim- und Sämlingstest korreliert hingegen nicht. Es korrelieren allerdings schwach die WL beider Experimente in der Stress- mit der WL des jeweils anderen Experiments in der Kontrollvariante.

Zwischen dem **Keimlingstest und den beiden Experimenten im adulten Stadium** bestehen einige Korrelationen (Tab. A26 und Tab. A27). Sie sind allerdings nur schwach ausgeprägt. Die höchsten Korrelationskoeffizienten zwischen Keimlingstest und Feldexperiment liegen nur zwischen 0,3 und 0,4. So ist z.B. der TI der WL negativ mit der TKM der Kontrolle korreliert (-0,36). Zum Folientunnelexperiment bestehen die höchsten Korrelationen ($\sim 0,4$) zwischen WL der Stressvariante und der Kz in beiden Bedingungen.

Etwas höhere Korrelationen bestehen zwischen Merkmalen des **Sämlingstest und den Experimenten des adulten Stadiums** (Tab. A28 und Tab. A29). Eine mittlere Korrelation ($> 0,5$) zeigte sich zwischen dem Sprosstrockengewicht in Stressbedingungen und der TKM in beiden Bedingungen des Feldexperiments. Ebenso besteht eine mittlere Korrelation ($\sim 0,5$) zwischen dem STG der Stressvariante und der TKM der Hauptähre in Kontrollbedingungen im Folientunnel. Die WL der Kontrolle im Sämlingstest korreliert nur schwach negativ mit einigen Merkmalen der beiden Experimente im adulten Stadium. Zwischen der WL im Stress gibt es mehr Korrelationen vorwiegend mit Ertragsmerkmalen im Feld- und Folientunnelversuch. Auch sie sind nur schwach und meist negativ. Weder im

3 Ergebnisse

Feldversuch noch im Folientunnel besteht eine Korrelation zwischen Pflanzenhöhe und der Sprosslänge im Sämlingstest.

Es bestehen zahlreiche Korrelationen zwischen Merkmalen des **Feld- und des Folientunnelversuchs**. Die meisten sind schwach, nur wenige sind mittel oder hoch (Tab. A30). Mittelhoch korreliert sind die Pflanzenhöhen beider Versuche (0,55) sowie der Blühzeitpunkt im Feld- mit dem Ährengewicht der Hauptähre im Folientunnelversuch (0,56). Die TKM des Feldexperiments ist mittel mit der TKM der Gesamtpflanze und der TKM der Hauptähre des Folientunnelversuches jeweils in beiden Bedingungen korreliert. Die Ährengewichte und die Kornzahl in der Kontroll- und Stressvariante beider Experimente korrelieren etwas stärker ($> 0,73$). Keine Korrelation hingegen zeigten die beiden Blühzeitpunkte, was sich mit der beschriebenen Blühvariabilität im Folientunnelversuch erklären lässt. Auch der Wuchstyp korreliert zwischen dem Feldexperiment und dem Topfexperiment im Folientunnel nur sehr schwach (0,18). Die Halmanzahl im Folientunnelversuch ist negativ mit Ertragsmerkmalen im Feldexperiment korreliert. Zwischen dem Blühzeitpunkt, dem Zeitpunkt des Schossens und der Pflanzenhöhe im Feldversuch mit Ertragsmerkmalen im Folientunnelexperiment gab es zahlreiche schwache Korrelationen. Die Wachsschicht, die im Feldversuch bonitiert wurde, ist negativ aber nur schwach bis mittel mit der Halmanzahl und dem Korngewicht in beiden Bedingungen sowie mit der Kornzahl der Hauptähre der Kontrollvariante im Folientunnelversuch korreliert.

3.5.2 Assoziationen aller Versuche

Es wurden alle assoziierten Marker in allen vier Experimenten gemeinsam betrachtet. Dadurch ergibt sich eine neue Zusammenfassung zu gemeinsamen Loci, die von den Einzelversuchsbetrachtungen abweichen kann.

Über alle vier Experimente gab es insgesamt 454 mit einem oder mehreren Merkmalen assoziierte Marker. Diese lassen sich neu zu 211 Loci zusammenfassen. Davon sind 104 Loci mit nur einem Marker assoziiert. Die anderen 107 hingegen mit zwei bis elf Markern. Der Durchschnitt liegt bei 2,2 Markern. Die Loci, zu denen mehr als ein Marker assoziiert ist, umfassen einen Bereich von 0,1 bis 4,2 cM, der Mittelwert über alle Loci beträgt 0,7 cM. Alle 454 assoziierten Marker sowie ihre assoziiert Merkmale und die Einteilung in die Loci sind ausführlich in Tabelle A31 dargestellt. Die Loci wurden aufsteigend nach ihrer Position auf den Chromosomen durchgehend nummeriert.

3.5.2.1 Ertragsloci

Von den insgesamt 211 Loci gibt es 108 Loci, die mit mindestens einer der Ertragskomponenten Korn- oder Ährengewicht, TKM, Kornzahl der Hauptähre oder der ganzen Pflanze im Feld- oder Folientunnelexperiment assoziiert sind. Von diesen sind 25 mit Ertrag unter Kontroll-, 47 unter Stressbedingungen und 36 mit Ertrag in beiden Bedingungen in mindestens einem der beiden Versuche assoziiert.

Zusätzlich mit dem Zeitpunkt des Schossens und/oder der Blüte im Feld- oder Folientunnelexperiment sind 27 der Ertragsloci assoziiert. Es bleiben 81 **nicht mit dem Schossen und/oder der Blüte assoziierte Ertragsloci**, davon 19 für den Ertrag unter Kontrollbedingungen, 34 für den unter Stress und 28 für Ertrag in beiden Bedingungen (Tab. A32). Auf 1H finden sich 11 Ertragsloci, davon sieben für Ertrag unter Stress und vier für Ertrag in beiden Bedingungen. 2H trägt neun Loci, einen für Kontroll-, fünf für Stress- und drei für beide Bedingungen. Auf 3H liegen 20 Ertragsloci, davon sind sechs in den Ertrag in Kontroll-, sieben in den in Stressbedingungen und weitere sieben in den Ertrag in beiden Bedingungen involviert. 4H trägt acht Ertragsloci. Einen für den Ertrag unter Stress, drei für beide Bedingungen und vier für Ertrag in Kontrollbedingungen. 5H trägt 12 Ertragsloci, zwei für Kontroll-, fünf für Stressbedingungen und weitere fünf für beide Bedingungen. Auf 6H finden sich neun Ertragsloci, zwei für den Ertrag in der Kontroll-, drei für den in beiden und vier für den in Stressbedingungen. 7H trägt weitere 12 Loci, davon fünf für Stress- und vier für Kontrollbedingungen und weitere drei für beide Bedingungen.

Es gab sechs Loci, die mit dem Ertrag in **Kontrollbedingungen im Feldexperiment** assoziiert waren. Zwei dicht beieinanderliegende Loci auf 3H (Nr. 98 und 100) waren davon ausschließlich mit der TKM in Kontrollbedingungen des Feldversuchs assoziiert, sind also merkmalspezifisch in dieser Studie. Im **Folientunnelversuch** fanden sich 13 Loci, die mit dem **Ertrag in Kontrollbedingungen** assoziiert waren. Bis auf zwei, die noch mit der Lagerungsneigung im Feldversuch (Nr. 99 auf 3H) oder dem Anthocyangehalt (Nr. 81 auf 3H) assoziiert waren, hatten alle dieser Loci auch Assoziationen mit Merkmalen aus dem Sämlingstest, zwei auch mit Merkmalen vom Keimlingstest. Es gibt keinen gemeinsamen Locus für Ertrag in Kontrollbedingungen zwischen Feld- und Folientunnelversuch.

Es fanden sich trotz der sehr unterschiedlichen Experimente vier **gemeinsame Ertragsloci unter Stressbedingungen im Feld- und Folientunnelversuch**. Einer ist auf 2H (Nr. 59), ein weiterer auf 4H (Nr. 112) und zwei auf 5H (Nr. 27 und 131) lokalisiert. Drei der

3 Ergebnisse

Loci sind auch in Trockentoleranz in jüngeren Stadien involviert. Der Locus auf 2H ist auch mit dem TI der Wurzelgewichte im Sämlingstest, der auf 4H mit dem TI der Wurzellänge im Keimlingstest assoziiert. Somit sind sowohl der Locus Nr. 59 auf 2H als auch Nr. 112 auf 4H nur mit Merkmalen unter Stress assoziiert. Locus Nr. 131 auf 5H ist mit dem TI der Koleoptilen- und Sprosslänge im Keimlings- sowie mit dem TI des Wurzeltrockengewichts und der Sprosslänge in der Kontrollvariante des Sämlingstests assoziiert und ist somit nicht in allen Entwicklungsstadien stressspezifisch. Der vierte gemeinsame Locus auf 5H (Nr. 127) ist nur mit Ertragsmerkmalen unter Stress assoziiert und somit toleranzspezifisch für den Ertrag in dieser Studie. Nur einen Locus für **Ertrag unter Stress im Feldversuch** gab es auf 1H (Nr. 27). Dieser ist ausschließlich mit dem TI der TKM assoziiert und spezifisch für die Toleranz der chemischen Dessikation. Weiterhin sind 29 Loci mit dem **Ertrag unter Stress nur im Folientunnelversuch** sowie mit Merkmalen aus dem Keimlings- und/oder Sämlingstest und/oder in nicht ertragsrelevante Merkmale im Feldversuch assoziiert. Von diesen Ertragsloci sind 18 mit Wurzelmerkmalen aus dem Sämlingstest verbunden. Weitere sechs der Ertragsloci in der Stressvariante des Folientunnelversuchs sind ausschließlich weiterhin mit Merkmalen in Stressbedingungen (oder dem TI) im Keimlings- und/oder Sämlingsexperiment assoziiert. Davon liegen zwei auf 1H (Nr.1 und 30), je zwei auf 3H (Nr. 68 und 74) und 7H (Nr. 184 und 194).

Unter den Ertragsloci gibt es weitere 13 **gemeinsame Loci**, die mit Ertrag im Folientunnel- und im Feldexperiment assoziiert sind. Entweder je mit **Ertrag in beiden Bedingungen** oder in einem Experiment mit Kontroll- und im anderen mit Stressbedingungen. Vier davon sind ausschließlich mit Ertragsmerkmalen assoziiert und somit ertragspezifisch in dieser Studie. Sie liegen auf 1H (Nr. 25 und 29) und 3H (Nr. 82 und 91). Die anderen neun Loci sind auch mit Merkmalen aus den früheren Entwicklungsstadien assoziiert. Je einer dieser Loci liegt auf 1H (Nr. 23), 2H (Nr. 61), 3H (Nr. 78), 4H (Nr. 118), 6H (Nr. 161) und 7H (Nr.). Drei weitere Loci trägt 5H (Nr. 138, 140 und 141). Außerdem gibt es vier Loci, die mit dem **Ertrag in beiden Bedingungen nur im Feldversuch** assoziiert sind. Zwei liegen auf 3H (Nr. 76 und 89), je einer auf 5H (Nr. 146) und 6H (Nr. 173). Dabei ist der Locus auf 6H allein mit der TKM beider Bedingungen im Feldversuch und somit ertragspezifisch. Die anderen sind auch mit Merkmalen des Keimlings- und/oder Sämlingstests verbunden. Elf Loci sind mit dem **Ertrag unter beiden Bedingungen nur im Folientunnelversuch** assoziiert. Je einer davon liegt auf 1H (Nr. 13), 5H (Nr. 139) und 6H (Nr. 165). Je zwei der Loci tragen 2H (Nr. 45 und 49), 3H (Nr. 90 und 97), 4H (Nr. 106 und 110) und 7H (Nr. 203 und 205).

3.5.2.2 Loci für das Schossen und/oder die Blüte

Von allen gefundenen 211 Loci sind 37 mit dem **Zeitpunkt des Schossens und/oder der Blüte** in einem der beiden Experimente im adulten Stadium assoziiert (Tab. A33). Wie im letzten Punkt erwähnt, sind 27 auch mit Ertragskomponenten assoziiert. Alle übrigen zehn Loci sind auch mit Merkmalen aus dem Keimlings- oder Sämlingstest assoziiert. Somit gab es keinen für die Blüte oder das Schossen spezifischen Locus. Die höchste Anzahl an Loci für das Schossen oder die Blüte trägt 2H mit elf Loci, gefolgt von 7H (8), 6H (7), 5H (6), 3H (3) und 4H (2). Zwischen dem Folientunnel und dem Feldversuch gab es nur einen gemeinsamen Locus, was auf die schon beschriebene Blühzeitvariabilität im Folientunnelexperiment zurückzuführen ist. Er liegt auf 2H (Nr. 60) und ist mit der Blüte in beiden Versuchen als auch mit dem Schossen im Feldversuch und noch mit weiteren Merkmalen im Sämlingsstadium und im Feld- und Folientunnelversuch assoziiert. Insgesamt sind 17 Loci (inklusive des gemeinsamen) mit dem Schossen und/oder der Blüte nur im Feldversuch assoziiert. Sie verteilen sich außer auf 1H auf alle Chromosomen. Auf 2H sind fünf, auf 3H, 4H und 5H je zwei, auf 6H und 7H je drei Loci lokalisiert. Die 19 nur für das Schossen oder die Blüte im Folientunnelexperiment gefundenen Loci verteilen sich über die Chromosomen 2H (6), 3H (1), 5H (4), 6H (4) und 7H (4).

3.5.2.3 Loci für Nicht-Ertragskomponenten ohne Assoziation zum Schossen oder der Blüte

93 Loci wurden identifiziert, die weder mit Ertragsmerkmalen aus den beiden Experimenten im adulten Stadium noch mit dem Schossen oder der Blüte assoziiert sind (Tab. A34). Sie sind mit Merkmalen aus den beiden jüngeren Stadien und z.T. auch mit morphologischen Merkmalen vom Feld- oder Folientunnelversuch verbunden, wie z.B. der Pflanzhöhe, Wachsschicht, Lagerungsneigung oder der Halmanzahl.

Da das Wurzelsystem eine morphologische Stressvermeidung darstellen kann, werden im Folgenden Loci näher betrachtet, die **im Sämlingsstadium** mit der **Wurzellänge oder mit der WL und Wurzelgewichten** assoziiert sind. Dabei wurden auch Loci miteinbezogen, die mit der WL im Keimlingsstadium assoziiert sind. Insgesamt gibt es 17 solcher Loci. 1H trägt acht Loci (Nr. 4, 6, 10, 14, 18, 21, 22 und 26), 2H vier (Nr. 39, 46, 53 und 56), 4H zwei (Nr. 105 und 114), auf 6H liegt ein Locus (Nr. 157) und auf 7H zwei (Nr. 180 und 195). Von

3 Ergebnisse

diesen ist Nr. 195 auf 7HS bei 65,9 cM ausschließlich mit der Wurzellänge in beiden Bedingungen sowohl im Keimlings- als auch im Sämlingsstadium assoziiert.

Im folgenden werden weitere morphologische Loci, die nicht vom Stress abhängig waren, betrachtet. Sie fallen in eine der vorher betrachteten Kategorien. Diese Loci finden sich in den Tabellen A32 bis A34 und in der detaillierten Tabelle A31.

Es gibt insgesamt 32 Loci für die **Pflanzenhöhe**, wovon sechs nur mit der Höhe im Feld-, 25 dagegen nur mit der im Folientunnelversuch assoziiert sind. Der einzige gemeinsame Locus liegt auf 4H (Nr. 109) bei 60 cM und ist außer mit der Höhe nur noch mit dem TI des STG assoziiert. Die weiteren sechs Loci für die Höhe im Feldversuch liegen auf 2H (Nr. 44), 3H (Nr. 96 und 101), 5H (Nr. 128 und 134) sowie 6H (Nr. 171). Die weiteren 25 Loci für die Höhe im Folientunnelexperiment verteilen sich auf 1H (Nr. 2 und 12), 2H (Nr. 57), 3H (Nr. 72, 80 und 85), 4H (Nr. 107, 108, 116, 119 und 121), 5H (Nr. 133, 140 und 142), 6H (Nr. 157, 158, 159, 160, 165, 166, 169 und 170) und 7H (Nr. 190, 192 und 208).

Es wurden neun Loci gefunden, die mit der **Ährenlänge** assoziiert sind. Diese sind bereits unter Punkt 3.4.3.1.2 beschrieben, da die Äl nur im Feldversuch gemessen wurde. Nur noch zwei von vier Loci sind nach Betrachtung aller Versuche spezifisch für dieses Merkmal in dieser Studie. Beide liegen auf 2H, der erste Locus bei 26, 2 cM (Nr. 38) und der zweite bei 98,2 cM (Nr. 50).

Der **Wuchstyp** wurde im Feld- und im Folientunnelversuch bonitiert. Es gab einen gemeinsamen Locus, der auf 4H bei 104,9 cM (Nr. 119) liegt. Er ist noch mit weiteren Merkmalen assoziiert. Im Feldexperiment gibt es drei weitere Loci, je einen auf 2H (Nr. 61), 4H (Nr. 107) sowie auf 5H (Nr. 144), letzterer ist ausschließlich mit dem Wuchstyp assoziiert und somit merkmalspezifisch in dieser Studie. Im Folientunnelversuch fanden sich insgesamt 17 weitere Loci. Sie liegen auf 1H (Nr. 5, 6 und 25), 2H (Nr. 43 und 60), 3H (Nr. 78, 79, 81, 85, 87 und 96), 5H (Nr. 57 und 142), 6H (Nr. 175, 176 und 178) sowie 7H (Nr. 190).

Dreizehn Loci für die Ausprägung der **Wachsschicht**, die nur im Feldexperiment bonitiert wurde, wurden gefunden. Sie sind unter Punkt 3.4.3.1.2 beschrieben. Kein Locus ist nach Vergleich mit den anderen Experimenten mehr spezifisch für dieses Merkmal.

Loci für den **Anthocyangehalt** an den Nodien wurden ebenfalls bereits unter Punkt 3.4.3.1.2 beschrieben, insgesamt wurden sieben gefunden. Nach Betrachtung aller Experimente ist nur noch ein Locus von sieben spezifisch für dieses Merkmal in der vorliegenden Arbeit. Er liegt auf 3H bei 147,1 cM (Nr. 94).

Die acht Loci für die **Lagerungsneigung** sind ebenfalls unter Punkt 3.4.3.1.2 erwähnt und sind auf 3H, 4H, 5H und 7H lokalisiert. Bezieht man die Assoziationen aller Versuche mit ein, ist kein Locus mehr spezifisch für dieses Merkmal.

3.6 Einfluss der gewählten Modelle zur Berechnung der Assoziationen

Um die verschiedenen Modelle zur Assoziationsberechnung beurteilen zu können, wurden beispielhaft fünf der untersuchten Merkmale näher betrachtet. Dies sind die Koleoptilenlänge in Stress- und die Wurzellänge in Kontrollbedingungen der ersten Wiederholung des Keimlingstests, das Sprossfrischgewicht der Stressvariante im Sämlingstest sowie der Wuchstyp und die TKM der Kontrollvariante auf dem Standort Kirschplantage des Feldexperiments. In der Abbildung 23a – 23f sind die sortierten p-Werte der Signifikanz einer Assoziation als Anhaltspunkt für die Rate der falsch-positiven Assoziationen für die vier in der Verrechnung angewandten Modelle mit Populationsstruktur dargestellt. Ebenso ist als Kontrast ein naives Modell, ganz ohne Kontrolle der Populationsstruktur, enthalten.

Ohne Kontrolle der Populationsstruktur erhält man in jedem Fall eine weit höhere Anzahl kleiner p-Werte und somit auch signifikanter Assoziationen. Die Höhe des Unterschieds zu Modellen mit Kontrolle der Populationsstruktur ist aber je nach Merkmal verschieden. Besonders gering ist der Unterschied zu Modellen mit Populationsstruktur z.B. bei der Wurzellänge (Abb. 23b) und beim Wuchstyp (Abb. 23d). Bei der WL ist die Anzahl signifikanter Assoziationen ($p < 0,05$) mit dem naiven Modell sogar geringer als in beiden GLM - Modellen (Tab. 6). In allen anderen Fällen erhält man aber mit dem naiven Modell eine deutlich größere Anzahl positiver Assoziationen als mit den anderen Modellen (Abb. 23a und c). Am deutlichsten ist dies beim Merkmal TKM zu sehen (Abb. 23e), wo sich mit dem naiven Modell für 36,7 % aller 703 Marker ein signifikante Assoziation ergab (Tab. 6). Gerade am Merkmal TKM lässt sich gut erkennen, wie schwer der Einfluss der Populationsstruktur wiegt, denn laut Posthoc - Test sind die Q-Gruppen für die TKM in drei strikt voneinander getrennte Gruppen geteilt (Tab. A19). Bei der WL ergaben sich zwar Gruppenunterschiede, allerdings sind es hier nur zwei Gruppen, deren Bereiche sich miteinander überschneiden (Tab. A9).

Der Vergleich der GLM- und MLM - Modelle zeigt eine deutlich geringere Rate signifikanter Assoziationen mit den beiden MLMs mit Kinship - Matrix, als bei den GLMs. mit Ausnahme des Wuchstyps. Bei diesem stand ein signifikanter Markeranteil von 5,1 % beim GLM mit PCoA einem Anteil von 6,4 % mit dem MLM mit Q-Matrix gegenüber. Der Unterschied zwischen GLM- und MLM - Modellen ist am besten für die TKM zu sehen, wo

3 Ergebnisse

der Anteil der mit den GLMs erhaltenen signifikanten Assoziationen deutlich höher liegt als mit den MLMs. Dies zeigt noch einmal, wie groß der Einfluss der zugrunde liegenden Struktur auf dieses Merkmal ist. Vergleicht man nur die GLM - Modelle miteinander, sieht man, dass bis auf das Sprossfrischgewicht jeweils die PCoA - Modelle weniger signifikante Assoziationen ergeben. Vergleicht man nur die MLM - Modelle, ist dies nicht erkennbar. Bei drei von den fünf Merkmalen (KL, WL, SFG) ergibt das MLM mit der Q-Matrix weniger signifikante Assoziationen als das MLM mit PCoA. Insgesamt die wenigsten Unterschiede in der Höhe signifikanter Assoziationen in den fünf Modellen zeigten sich für die WL (Tab. 6). Große hingegen ergaben sich für die KL, das SFG und vor allem für die TKM.

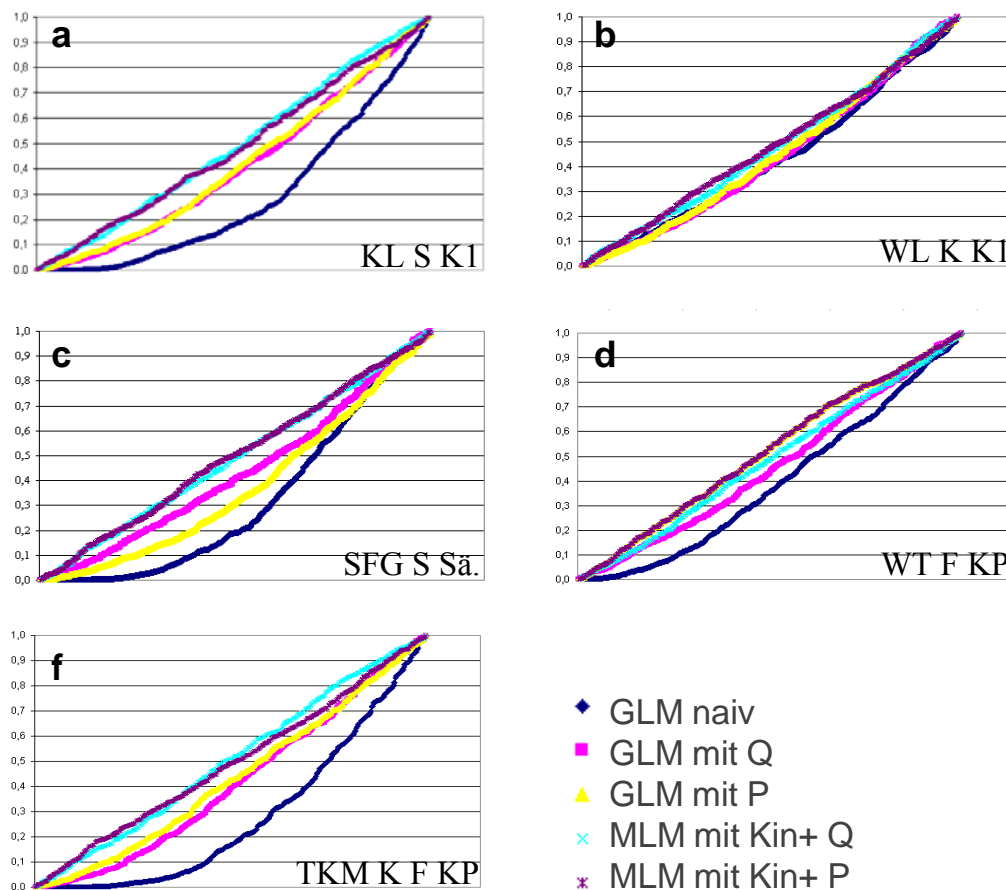


Abb. 23 Vergleich der Modelle zur Assoziationsberechnung, Sortierte P-Werte der Assoziationen bei fünf Modellen für fünf verschiedene Merkmale. GLM – generelles lineares Modell, MLM – gemischtes lineares Modell; naiv – ohne Populationsstruktur, Q – Q-Matrix, PCoA – Hauptkoordinatenmatrix, Kin – Kinship-Matrix; **a)** KL – Koleoptilenlänge, **b)** WL – Wurzellänge, **c)** SFG – Sprossfrischgewicht, **d)** WT – Wuchstyp, **e)** TKM – Tausendkornmasse, K – Kontrolle, S – Stress, KI Keimlingstest Nr. 1, Sä. - Sämlingstest, F – Feldversuch, KP – Kirschplantage

3 Ergebnisse

Tab. 6 Übersicht über die Anzahl gefundener Assoziationen in den verschiedenen Modellen

Merkmal	s. A.	GLM naiv		GLM mit Q		GLM mit PCoA		MLM mit Q und Kin		MLM mit PCoA und Kin	
		Anz.	%	Anz.	%	Anz.	%	Anz.	%	Anz.	%
KL S K1	35	198	28,2	97	13,8	74	10,5	36	5,1	42	6,0
WL K K1	26	46	6,5	57	8,1	53	7,5	30	4,3	33	4,7
SFG S Sä.	27	227	32,3	63	9,0	104	14,8	39	5,5	45	6,4
WT F KP	17	130	18,5	61	8,7	36	5,1	45	6,4	36	5,1
TKM K F KP	25	258	36,7	106	15,1	74	10,5	40	5,7	32	4,6

Die erste Spalte gibt die Anzahl signifikanter Assoziationen (s. A.) für das Merkmal wieder ($p < 0,05$ in drei von vier Modellen). Weiterhin ist die Anzahl (Anz.) und ihr prozentualer Anteil (%) an der Gesamtmarkeranzahl für die verschiedenen Modelle wiedergegeben. GLM – generelles lineares Modell, MLM – gemischtes lineares Modell, naiv – ohne Populationsstruktur, Q – Q-Matrix, PCoA – Hauptkoordinatenmatrix, Kin – Kinship-Matrix, KL – Koleoptilenlänge, WL – Wurzellänge, SFG – Sprossfrischgewicht, WT – Wuchstyp, TKM – Tausendkornmasse, K – Kontrolle, S – Stress, K1 Keimlingstest Nr. 1, Sä. - Sämlingstest, F – Feldversuch, KP – Standort Kirschplantage

Es ergeben sich zahlreiche genomweite Assoziationen in den vier verschiedenen Experimenten zur Trockentoleranz. Die Loci sind fein aufgelöst und sind oft nur mit einem Marker assoziiert. Für die meisten Merkmale bestanden Gruppenunterschiede hinsichtlich Wild- und Kulturgersten, wobei sich die Wildgersten durch längere Wurzeln im Sämlingsstadium, einem niederliegenderen Wuchstyp, einer größeren Pflanzenhöhe und geringeren Ährengewichten und TKM von den Kulturgersten abgrenzen. Auch die Q-Gruppen waren in den meisten Merkmalen phänotypisch verschieden. Viele der Loci aus den drei untersuchten Stadien überschritten miteinander, so dass sich für die meisten Loci ganze Merkmalscluster ergaben. Die meisten Loci sind nicht toleranzspezifisch, d.h. es waren nicht ausschließlich Merkmale in der Stressvariante oder deren TI zu einem Locus assoziiert. Es konnten aber auch Loci identifiziert werden, die ausschließlich mit Toleranz in Beziehung stehen. Beim Vergleich der verschiedenen mathematischen Modelle in der Verrechnung ergaben sich modellabhängige und merkmalsabhängige Unterschiede. Das MLM mit der Kinshipmatrix reduziert die Anzahl signifikanter Assoziationen stärker als die beiden GLMs. Bei der Verwendung von Q-Matrix oder PCA im Modell gab es Unterschiede im GLM. Das Modell mit Q-Matrix ergab dabei jeweils mehr signifikante Assoziationen. Beim MLM war dies nicht zu beobachten. Ebenso gab es auch große Unterschiede zwischen den fünf näher betrachteten Merkmalen. So ist vor allem bei der TKM der Einfluss der Populationsstruktur gut zu erkennen, als die Q-Gruppen große Unterschiede diesbezüglich zeigten. Bei der Wurzellänge im Keimlingsstadium war dies nicht zu beobachten.

4 Diskussion

In der vorliegenden Studie wurde die Trockentoleranz einer hoch diversen Gerstenkollektion aus Wildgersten, Landrassen, Kultivaren und Kreuzungen aus Wild- und Kulturgerste in vier verschiedenen Tests untersucht. Das erste Experiment war ein Keimlingstest auf Filterpapier, das zweite ein Sämlingstest in hydroponischen Gefäßen. In beiden Tests wurde osmotischer Stress mittels 15 % Polyethylenglycol induziert. Des Weiteren wurden zwei Experimente für Trockenstress nach der Blüte durchgeführt. Eines war ein Feldversuch zur chemischen Desikkation mittels Spritzung von KI und bediente sich somit der Stresssimulation. Das andere Experiment war ein Topfversuch in einem Folientunnel, bei dem sieben Tage nach der Blüte die Bewässerung gestoppt wurde. Alle untersuchten Merkmale wurden zu einer genomweiten Assoziationsstudie mit DArT-Markern herangezogen. Die Populationsstruktur und das LD der diversen Kollektion wurden untersucht. Zur Berechnung der Assoziationen wurden vier verschiedene Modelle genutzt, je zwei GLMs und MLMs, welche die Populationsstruktur mittels PCoA oder Q-Matrix und bei den MLMs zusätzlich mit der Kinshipmatrix kontrollierten.

4.1 DArT – Marker zur genomweiten Assoziationsstudie

Mit 703 genetischen DArT-Markern ist die hier verwendete Karte für einen genomweiten Kartierungsansatz gut abgedeckt. Vergleichbare Studien hatten bisher meist weniger Marker. So nutzten Agrama et al. (2007) 123 SSR-Marker für eine Assoziationsstudie in Reis und Kraakman et al. (2004) für Sommergerste 236 AFLP-Marker. In den neuesten Studien steigerte sich diese Anzahl allerdings, so nutzten in Gerste Beattie et al. (2010) 517 DArT-Marker, Pswarayi et al. (2008) 811 DArTs und Zhang et al. (2009) sogar 846 DArTs. In Zukunft dürfte die Markeranzahl für genomweite Studien beträchtlich höher liegen, aktuell liegt die mögliche DArT-Markeranzahl bei ca. 1.800 und die Anzahl von SNP-Markern liegt durch das Illumina-Hochdurchsatzverfahren bei vielen tausend (Close et al. 2009). So konnten z.B. van Inghelandt et al. (2010) in Mais über 8.000 SNP-Marker verwenden.

Der PIC-Wert der hier untersuchten Gerstenkollektion liegt im Durchschnitt bei 0,33. Bei biallelischen Markern wie den DArT-Markern kann maximal ein PIC-Wert von 0,5 erreicht werden, damit liegt dieses Mittel recht hoch. Bei Wenzl et al. (2004a) und Zhang et al. (2009) war der Mittelwert der DArT-Marker in Gerste ähnlich. Multiallelische Marker können hingegen Werte zwischen null und eins erreichen und haben deshalb in der Regel höhere PIC-Werte. So wurde z.B. mit nur 45 SSR-Markern in einer diversen

4 Diskussion

Gerstenkollektion ein mittlerer PIC-Wert von 0,54 gefunden (Haseneyer et al. 2009). Für 274 Maisinzuchtlinien erhielten Yu et al. (2009) mit SSR-Markern als mittleren PIC-Wert 0,78, mit biallelischen SNP-Markern hingegen nur 0,24. Somit wären bei einer Genotypisierung der hiesigen Kollektion mit ihren Wildgersten bei der Genotypisierung mit multiallelischen Markern wesentlich höhere PIC-Werte zu erwarten. Die PIC-Werte der Wildgersten liegen aber nicht höher als die der Kulturgersten. Dies liegt an der hier genutzten genomischen Repräsentation der DArT-Marker, welche noch ausschließlich auf Kulturgerste beruht. Mittlerweile hat die Firma Tricarte auch eine genomische Repräsentation für Wildgerste erstellt.

Die Verteilung der DArT-Marker über die Chromosomen ist nicht gleichmäßig. Am repräsentativsten war 2H abgedeckt, am wenigsten 4H. Schon Graner et al. (1991) stellten eine geringere Segregation von Markern auf 4H fest, hingegen war 2H am besten repräsentiert. Auch bei Kleinhofs et al. (1993) war 4H das am wenigsten mit Markern saturierte Chromosom. Dies entspricht auch Erfahrungen in Weizen. Dort hatten die Chromosomen der homologen Gruppe zwei jeweils den höchsten Markeranteil in vier Kartierungspopulationen, die der Gruppe vier den geringsten Francki et al. (2009).

4.2 Populationsstruktur

Die diverse Gerstenkollektion besitzt eine hohe Populationsstruktur. Die Wildgersten formen eine einheitliche Gruppe, während die Kulturgerste sich sowohl nach der Zeiligkeit als auch nach der geographischen Herkunft sortiert. Nur die Wildgerstenkultivare und die Kreuzungen aus Wild- und Kulturgerste lassen sich nicht der Wildgerstengruppe zuordnen. Die Q-Gruppen, die nach der STRUCTURE - Methode von Pritchard et al. (2000a) erhalten wurden, zeigten eine sehr gute Übereinstimmung mit dem neighbor-joining-Dendrogramm (Nei und Li 1979). Zur Identifizierung der wahren Anzahl von Q-Gruppen (K) wurde zuerst die Methode von Evanno et al. (2005) angewandt, bei der sich allerdings das ΔK - Maximum bei zwei Gruppen ergab. Diese Anzahl und die Verteilung der Genotypen auf die beiden Gruppen, stimmten in keiner Weise mit dem Dendrogramm überein oder ließen eine nachvollziehbare Gruppierung erkennen. So waren Wild- und Kulturgersten nicht getrennt. Möglicherweise beruht dies auf der Tatsache, dass sie für modellierte Populationen entworfen wurde und die hier vorliegende Populationsstruktur komplexer ist als die zugrunde liegenden Modelle dort, vielleicht durch den Einbezug von Wildgersten und Kreuzungen aus Wild- und Kulturgerste. Des Weiteren wird bei dieser Methode für die Berechnung des ΔK durch die Standardabweichung für $L(K)$ für die verschiedenen Wiederholungen des jeweiligen K geteilt.

4 Diskussion

Je größer das K aber wird, desto größer wird auch die Abweichung, weshalb selten ein ΔK -Maximum für ein höheres K gefunden wird. In der Regel liegt es bei zwei, wo auch die Abweichung am geringsten ist (z.B. Haseneyer et al. 2009, Neumann et al. 2010, Matthies persönliche Mitteilung). Deswegen wurde diese Methode hier verworfen.

Die schließlich nach einem Dendrogrammvergleich ausgewählten fünf Q-Gruppen lassen sich nach der Einteilung in Wild- und Kulturgerste, sowie nach Zeiligkeit und geographischer Herkunft erklären. Dabei gibt es keine ganz strikte Teilung zwischen zwei- und sechszeiliger Gerste. Ähnliches zeigte sich auch bei Comadran et al. (2009), wo sich die fünf Gruppen ebenfalls nach geographischen Herkünften und Zeiligkeit erklären ließen. Auch dort kamen Genotypen vor, die eine andere Zeiligkeit hatten als die Mehrzahl der Gruppenmitglieder. Ebenfalls nach Zeiligkeit getrennt waren die beiden Gruppen der diversen Sommergerstenkollektion von Haseneyer et al. (2009), wobei auch diese Trennung nicht ausschließlich war. In der überwiegend sechszeiligen Gruppe waren noch 21 % zweizeilige Gersten enthalten, in der zweizeiligen waren auch 11 % sechszeilige. Bei der rein zweizeiligen Sommergerstenkollektion von Kraakman et al. (2004) zeigte sich keine weitere Gruppierung nach Herkünften. Dort ergab sich überhaupt keine definierbare Populationsstruktur, aufgrund der hohen Verwandtschaft der modernen zweizeiligen europäischen Kultivare.

Der Anteil einer Q-Gruppe zugeordneter Genotypen ist vergleichbar mit dem in der Studie von van Inghelandt et al. (2010). Von den 1.500 mit SNPs genotypisierten Maissorten waren 89,2 % einer der Q-Gruppen zugeordnet. Bei der Genotypisierung derselben Genotypen mit SSRs, lag dieser Wert mit 90,6 % nur minimal höher. Es ergaben sich allerdings markerabhängige Unterschiede zwischen der Anzahl der richtig zugeordneten Genotypen zwischen SNP- und SSR-Markern zu den vier bekannten heterotischen Genpools der Inzuchtlinien (Flint, Lancaster, Stiff Stalk, Iodent) und den entsprechenden Q-Gruppen, wie auch schon vorher in einer Studie von Hamblin et al. (2007). Dabei eignen sich die SSR-Marker besser bei der Zuordnung der Genotypen zu den bekannten Genpools. D.h. mit den SNP-Markern sind die Genotypen zwar auch einer Subgruppe zugeordnet aber nicht zwangsläufig der richtigen. Weiterhin ist der Gruppenzugehörigkeitswert basierend auf SSR-Markern deutlich höher als mit den SNPs. Dies lässt vermuten, dass es bei der Verrechnung einen Unterschied machen könnte, ob man eine Q-Matrix mit höheren Zugehörigkeitswerten basierend auf SSR-Markern, oder eine mit niedrigeren Gruppenzugehörigkeitswerten ins Modell einbezieht (van Inghelandt et al. 2010). Auch in der vorliegenden Studie mit DArT-Markern wurde festgestellt, dass die Höhe der Zugehörigkeit zu einer Subgruppe im Mittel

4 Diskussion

bei 0,78 lag, möglicherweise wäre sie mit SSR-Markern höher ausgefallen und hätte die berechneten Assoziationen beeinflusst.

Mit der PCA - Methode von Price et al. (2006) wurden nach dem Abbruchkriterium fünf Hauptkoordinaten gefunden, welche 28,3 % der vorhandenen genetischen Varianz erklären. Dies bewegt sich in einem ähnlichen Rahmen wie die 35,6 % der sechs Hauptkomponenten in der Kollektion von Beattie et al. (2010), welche aus 91 zweizeiligen Malzgerstensorten besteht. Es ergeben sich keine strikt voneinander getrennten Gruppen. Es ist deutlich dieselbe Gruppierung wie bei den Q-Gruppen für die ersten zwei Hauptkoordinaten erkennbar, bei den nachfolgenden Koordinaten allerdings nicht mehr. Mit der PCA kann man also modellfrei eine komplizierte, nicht direkt erkennbare Populationsstruktur erfassen. Sie ist als ‚black box‘ Methode anzusehen. Die STRUCTURE - Methode beruht hingegen auf populationsgenetischen Modellen, deren Nachteil der hohe Rechen- und Auswerteaufwand ist. In der Mehrzahl der Fälle wird eine vorhandene Struktur aber mit beiden Ansätzen aufgedeckt oder scheitert bei beiden, wenn keine vorhanden ist (Patterson et al. 2006). Bei Kraakman et al. (2004) ergab sich keine Substruktur mit STRUCTURE aber möglicherweise eine Verteilung auf zwei Gruppen mit der Korrespondenzanalyse. Dies war aber nicht sehr deutlich und die zwei Gruppen konnten auch nicht erklärt werden. Meist reflektiert die PCA aber die Ergebnisse von STRUCTURE. Dies sieht man in der großen Maispopulation von van Inghelandt et al. (2010). In der Darstellung der ersten beiden Hauptkomponenten waren die vier Q-Gruppen auch dort deutlich erkennbar.

Somit sind die Q-Matrix und die PC(o)A beides geeignete Methoden, Informationen über die Populationsstruktur zu erfassen. Besonders bei einer höheren Marker- und Individuenanzahl bei genomweiten Assoziationsstudien, erweist sich die PC(o)A-Methode aber als geeigneter aufgrund des geringeren Rechenaufwandes (Patterson et al. 2006).

4.3 Linkage Disequilibrium

Intrachromosomales LD

Das LD ist innerhalb des Genoms unterschiedlich, es kann sich über lange Distanzen erstrecken und auch sehr schnell abnehmen (Comadran et al. 2009). Beides wurde auch in der vorliegenden Arbeit festgestellt. In der Markerklasse 1 (< 10 cM Abstand) sind mit 38,6 % signifikantem LD genauso viele Paare in signifikantem LD wie in einer Eliteweizenpopulation (38,3 %) (Neumann et al. 2010). Trotz geringer genetischer Distanz

4 Diskussion

war die Mehrzahl der Paare also nicht in LD. Es gibt Markerpaare, die einen sehr geringen Abstand zueinander haben und trotzdem nicht in LD sind und ebenso gibt es Paare, die noch über längere genetische Distanzen signifikant gekoppelt sind. Ähnliches zeigte sich auch in den Sommergerstenpopulationen von Kraakman et al. (2004) und Zhang et al. (2009), sowie im Weizen (Breseghello und Sorrels 2006b) oder Reis (Agrama et al. 2007). Trotzdem gibt es eine hochsignifikante, schwache Korrelation zwischen der Wahrscheinlichkeit für ein LD (P) und der genetischen Distanz. Der Korrelationskoeffizient von 0,118 in dieser Arbeit liegt leicht unter denen im Mais (Stich et al. 2006) und Weizen (Neumann et al. 2010). Das LD nimmt in der Gerstenkollektion rapide ab, besonders innerhalb sehr kurzer Distanz. Das mittlere r^2 sinkt von $\sim 0,6$ bei 0 cM auf $\sim 0,2$ bei 1 cM. Auch bei Comadran et al. (2009) zeigte sich eine solch schnelle Abnahme.

Das Ausmaß des intrachromosomalen LD ist im Vergleich zu anderen mit DArT-Markern genotypisierten Populationen wesentlich geringer. Totales LD ($r^2 = 1$) reichte in einer Eliteweizenkollektion für einige Markerpaare bis 45 cM (Neumann et al. 2010) oder gar bis 97 cM (Cossa et al. 2007). In der vorliegenden Studie liegt hingegen die maximale Distanz dafür nur bei 11,3 cM. Beattie et al. (2010) berechneten für ihre Gerstenkollektion die durchschnittliche und die maximale Distanz für Markerpaare mit $r^2 > 0,5$ und $P < 0,001$. Die durchschnittliche Distanz lag bei 1,9 cM und das Maximum bei 18,6 cM. Für die hier untersuchte, diverse Gerstenkollektion erhält man nach diesen Kriterien ein Mittel von 0,6 und ein Maximum von 11,3 cM. Das LD reicht also über deutlich kürzere Distanzen. Gründe hierfür sind die Genotypenauswahl (Elitesorten vs. Landrassen und Wildgerste) sowie die geringere Populationsgröße der anderen beiden Populationen, die aus nur 91 (Beattie et al. 2010) bzw. 96 Sorten (Neumann et al. 2010) gegenüber den hier genutzten 223 Genotypen bestanden. Eine höhere Genotypenanzahl erhöht die Chance große LD-Blöcke durch Rekombination zu brechen. In den 170 Gersten von Zhang et al. (2009) reichte die vollständige Kopplung nur bis 15 cM, ähnlich den hier gefundenen 11 cM. Bei den 146 Sorten von Kraakman et al. (2004) erstreckte sich das LD der AFLP-Marker allerdings über weitere Distanzen. Hohes LD ($r^2 > 0,8$) reichte dort bis ca. 25 cM, was noch einmal zeigt, dass neben der Genotypenanzahl auch die -auswahl einen hohen Einfluss hat. Eng verwandte Genotypen wie die europäischen Kultivare von Kraakman et al. (2004) weisen ein höheres LD auf.

Weiterhin spielt beim LD auch die Anzahl der Marker eine Rolle. Je höher die Markerdichte, desto größer wird auch die Wahrscheinlichkeit geringeres aber signifikantes LD zu entdecken. So ist in der Weizenkollektion von Neumann et al. (2010) mit 525 DArT-

4 Diskussion

Markern prozentual weniger signifikantes LD vorhanden (14,9 %), als in der Gerstenkollektion (22,4 %) mit 703 Markern. Dafür ist aber das r^2 -Mittel in der Gerste sechsmal geringer (0,011) als im Weizen (0,069) oder der Gerstenpopulation von Zhang et al. (2009) (0,07). Da bei Zhang et al. (2009) eine vergleichbare Marker- und Genotypenanzahl vorliegt wie in dieser Arbeit, lässt sich der Unterschied auf die größere Diversität der Gerstenkollektion zurückführen, im Vergleich zu den rein kanadischen Elitesorten von Zhang et al. (2009). Dies zeigt sich vor allem in einer Reduzierung höherer r^2 -Werte. So hatten bei Zhang et al. (2009) 8 % aller intrachromosomalen Paare einen r^2 -Wert $> 0,2$, bei der hier untersuchten Kollektion nur 2,5 %. Noch höher fiel das Mittel des intrachromosomalen LDs in einer Studie in Raps mit 845 AFLP-Markern aus. Dort lag der Wert bei 0,12 für eine Kollektion von 85 Rapsorten Ecke et al. (2010), obwohl Raps ein Fremdbefruchter ist und somit weniger LD als Selbstbefruchter haben sollte.

Interchromosomales LD

Der kritische r^2 -Wert, berechnet aus dem 95 % - Perzentil der interchromosomalen Markerpaare, liegt in der Gerstenkollektion bei 0,29 und damit höher als im Weizen (0,26 (Neumann et al. 2010)) und in der Braugerstenpopulation von Beattie et al. (2010) (0,2; hier aber berechnet mit dem 99 % - Perzentil). Da dieser Wert auf dem LD zwischen Markerpaaren auf verschiedenen Chromosomen beruht, welche nicht aufgrund genetischer Nähe in LD sein können, zeigt sich hier die Wirkung einer größeren Populationsstruktur auf das LD im Vergleich zu weniger stark strukturierten Populationen. Allerdings kann auch in gering strukturierten Populationen für manche interchromosomalen Markerpaare ein sehr hohes oder totales LD ($r^2 = 1$) bestehen. So finden sich in der Weizenpopulation 24 solcher Paare (Neumann et al. 2010), in der Gerstenkollektion hingegen kein einziges. Der höchste interchromosomale r^2 -Wert liegt hier bei lediglich 0,4. Vermutlich hat züchterische Selektion zu solch vollständig gekoppelten interchromosomalen Paaren geführt. Die Weizenpopulation besteht aus Elitesorten, in der Gerstenkollektion befinden sich überwiegend Landrassen und Wildgersten. In der Gerstensortenkollektion von Zhang et al. (2009) hatten 3,4 % aller interchromosomalen Paare einen r^2 -Wert $> 0,2$, in der hiesigen diversen Kollektion nur minimale 0,28 %, was noch einmal deutlich für diese Annahme spricht. Große Unterschiede hinsichtlich des LDs von Kultivaren, Landrassen und Wildgersten zeigte auch die Studie von Caldwell et al. (2006). In der 212-kb großen Region um den Hardness-locus zeigte sich hohes LD in den Kultivaren, ein mittleres in den Landrassen und ein deutlich geringeres in den

4 Diskussion

Wildgersten. Das mittlere r^2 von 0,022 und unterschied sich hingegen kaum von denen in Kollektionen aus Elitesorten. In der Rapspopulation lag es bei 0,020 (Ecke et al. 2010), im Weizen bei 0,190 (Neumann et al. 2010).

LD in und zwischen den Q-Gruppen

Es gibt bei der Abnahme des LDs keine großen Unterschiede zwischen den Q-Gruppen, in allen nimmt es schnell ab. Es liegt aber immer leicht über den Werten für die Gesamtkollektion. Dasselbe Muster wurde bis auf zwei Gruppen auch für die Q-Gruppen bei Comadran et al. (2009) beobachtet.

Unterschiede zwischen den Q-Gruppen gibt es vor allem im Ausmaß des LD bei Paaren mit geringerem genetischen Abstand (< 10 cM). Hier weisen die Gruppe der nordafrikanischen sechszeiligen Gersten (Q3) und die in der Zeiligkeit gemischte Gruppe (Q1) die höheren r^2 -Werte auf, die Wildgerstengruppe (Q5) und die Gruppe der sechszeiligen asiatischen Gersten (Q2) die geringeren. Außerdem hatte die Wildgerstengruppe wesentlich weniger vollständig gekoppelte Paare als alle anderen Gruppen, während die zweizeilige Gruppe Q4 die höchste Anzahl hat. Auch in der selbstbefruchtenden Art *Oriza rufipogon* Griff, dem Vorfahr von Kulturreis (*O. sativa* L.), erstreckte sich LD über kürzere genetische Distanzen als in *O. sativa* (Mather et al. 2007). Dies lag an der höheren Rekombinationsrate in *O. rufipogon*, welche LD bricht. Diese ergibt sich wiederum aus der höheren Auskreuzungsrate verglichen mit *O. sativa*. Auch dort war die Wildart hingegen bei den **inter**chromosomalen Paaren nicht diejenige mit dem geringsten LD, lag aber, wie auch in dieser Arbeit, im unteren Bereich der untersuchten Gruppen. Morell et al. (2005) stellten in Wildgerste ein ungewöhnlich geringes LD trotz der hohen Selbstbefruchtungsrate fest. Dies wird erklärt mit der langen Rekombinationsgeschichte der untersuchten Loci sowie der Hypothese, dass *H. vulgare* subsp. *spontaneum* eventuell nicht immer selbstbefruchtend war, sondern wie die nahe verwandte Art *H. bulbosum* fremdbestäubt wurde. Insofern könnten viele der Rekombinationen aus dieser Zeit resultieren.

Die beiden sechszeiligen Gruppen aus vorwiegend Landrassen, die Q2 (asiatisch) und Q3 (nordafrikanisch), unterschieden sich hinsichtlich des LDs. Die Q2 hatte den niedrigsten kritischen r^2 -Wert aller Gruppen, die Q3 hingegen den höchsten. Auch hatte die Q3 einen höheren mittleren r^2 -Wert als die Q2 sowohl bei intra- als auch interchromosomalen Paaren. Dies könnte an der etwas größeren Genotypenzahl der Q2 liegen, aber auch daran, dass diese Gruppe mit nur drei Kultivaren fast ausschließlich aus Landrassen besteht, während

die Q3 noch 14 Kultivare enthält, die zum höheren LD beigetragen haben könnten. Allerdings besteht auch die Gruppe Q1 aus vielen Kultivaren (20) und ist kleiner als die Gruppen Q2 und Q3, hat aber trotzdem einen kleineren kritischen r^2 -Wert und ein geringeres interchromosmales LD als die Q3. Also könnten die Unterschiede zwischen der Q2 und Q3 auch an der Herkunft liegen, vielleicht zeigen nordafrikanische Kulturgersten ein höheres LD, weil sie noch keine solange Domestikationsgeschichte haben, wie die Gersten des vorderen Orients.

Das Ausmaß des LD ist abhängig von der Pflanzenart, der ausgewählten Population, der Marker- und Genotypenanzahl und von der Genomregion. In der untersuchten Population ist das LD im Vergleich mit anderen Studien eher niedrig und fällt mit der genetischen Distanz schnell ab. Somit ist die Markeranzahl von 703 Markern nicht ausreichend, um alle potentiellen Loci zu finden, da auch manche Bereiche der Chromosomen nicht repräsentativ abgedeckt sind. Durch den schnellen LD-Abfall wird jedoch eine sehr feine Auflösung der Loci möglich.

4.4 Modellvergleich der genomweiten Assoziationsberechnung

Grundsätzlich ist festzustellen, die Anzahl der signifikanten Assoziationen ist nicht nur modell- sondern auch merkmalsabhängig. In einem naiven Modell ohne Kontrolle der Populationsstruktur waren im Vergleich zu Modellen mit einer solchen Kontrolle bei der TKM sehr viel mehr Marker signifikant assoziiert als bei der WL. Der höhere bzw. geringere phänotypische Unterschied zwischen den Q-Gruppen ist ein wahrscheinlicher Grund für diese Unterschiede. Auch beim Vergleich der verschiedenen Modelle GLM und MLM mit Kontrolle der Populationsstruktur (Q-Matrix, PCoA, Kinshipmatrix) waren die Ergebnisse merkmalsabhängig. Dies bestätigt Yu et al. (2006), die ebenfalls Modellunterschiede in Abhängigkeit vom untersuchten Merkmal feststellten. Yu et al. (2009) untersuchten intensiv verschiedene Modelle mit Q- und Kinshipmatrix und stellten fest, dass die Verbesserung durch die Kinshipmatrix abhängig vom Merkmal war. Das GLM hat zwar eine höhere Wahrscheinlichkeit für Falsch-Positive Assoziationen als das MLM, trotzdem zeigte sich im Weizen (Neumann et al. 2010), dass es Loci gibt, die aus der Literatur bekannt sind und nur im GLM als signifikant erschienen, während das MLM diese als nicht-signifikant einstufte. Das MLM kann also auch Falsch-Negative produzieren. Besonders bei kleineren Populationen kann dies zum Problem werden, denn die Verwendung der Q-Matrix (oder PCA) und der Kinshipmatrix in einem Modell führt zum Verlust von Freiheitsgraden (Stich et

4 Diskussion

al. 2008). Weiterhin sind Falsch-Positive auch durch ein MLM nicht vollkommen ausgeschlossen, nur die Wahrscheinlichkeit dafür ist reduziert. Deshalb sollten gefundene signifikante Assoziationen mit dem MLM, die im GLM nicht signifikant sind, ebenfalls als nicht vertrauenswürdig angesehen werden. Aufgrund der Merkmalsabhängigkeit der angewandten Methode zur Kontrolle der Populationsstruktur, wurde beschlossen, mehr als nur ein Modell zu rechnen und nur Assoziationen als vertrauenswürdig einzustufen, die sowohl im GML als auch MLM sowie unter Verwendung der Q-Matrix als auch PCoA signifikant sind.

4.5 Phänotypische Beobachtungen

Tests in verschiedenen Entwicklungsstadien sind notwendig, um die Interaktionen und Gemeinsamkeiten in der Reaktion auf Trockenstress zu studieren. Einfache Tests im Keimlingsstadium oder im Sämlingsstadium zur Phänotypisierung wurden erfolgreich mit osmotisch wirksamen Substanzen wie Polyethylenglycol durchgeführt (Blum et al. 1980, Kocheva und Georgiev 2003, Landjeva et al. 2008). Im adulten Stadium wurden ein Topfversuch im Folientunnel und ein Feldexperiment zur Untersuchung des Einflusses von Trockenstress in der Phase nach der Blüte durchgeführt.

Jugendentwicklung

Ein frühes gutes Wachstum kann wichtig für die Trockentoleranz sein. Genotypen mit einer guten frühen Vitalität („early vigour“) können schneller und besser den Boden decken und somit die Rate der Evaporation senken (Condon 2004). Im Keimlingsstadium fällt Chromosom 5H auf, das sehr viele Loci für Wachstum in Kontrollbedingungen oder Loci, die in beiden Bedingungen wichtig sind trägt, hingegen nur wenige reine Stresstoleranzloci. Diese Loci sind somit für ein gutes frühes Wachstum wichtig und damit indirekt auch von Bedeutung für frühe Trockentoleranz.

Die Koleoptilenlänge spielt für die Trockentoleranz ebenfalls eine Rolle. Genotypen mit längeren Koleoptilen sind geeignet für eine tiefere Aussaat und können vorteilhaft bei frühsaisonalen Trockenheit sein. Durch die tiefe Aussaat könnten feuchtere Bedingungen zur Keimung zur Verfügung stehen und somit das Auflaufen der Saat positiv beeinflussen. Besonders in semi-ariden Gebieten gibt es frühe Trockenperioden (Takahashi et al. 2001). In Weizen können zu kurze Koleoptilen bei tiefer Aussaat die Pflanzenentwicklung negativ beeinflussen. Es entwickelten sich bei den Genotypen mit kürzeren Koleoptilen weniger Halme und eine geringere Pflanzenbiomasse bei tiefer Aussaat, ebenso gab es eine

4 Diskussion

erhöhte abnorme Keimung (Rebetzke et al. 2005). All dies kann den späteren Ertrag verringern. Ähnliches wurde in Gerste beobachtet, wo die Toleranz für eine tiefe Aussaat ebenfalls von den Linien mit einer längeren Koleoptile ausging (Takahashi et al. 2001). Tendenziell kürzere KL zeigten in der vorliegenden Arbeit die Wildgersten, die längsten wiesen die Landrassen auf. Ähnliches stellten auch Grando und Ceccarelli (1995) fest. Wildgersten wurden noch nicht hinsichtlich der Aussaattiefe selektiert. Die längsten Koleoptilen hatte die Q2 der sechszeiligen asiatischen Landrassen sowohl in Kontroll- als auch in Stressbedingungen. Möglicherweise ist dies eine Anpassung an die dortigen Umweltbedingungen, weil die Feuchte zur Keimung an der Oberfläche nicht ausreicht. In der vorliegenden Studie wurden in der osmotischen Stressvariante Genotypen gefunden, die im Vergleich zur Kontrolle sogar eine längere Koleoptile hatten. Takahashi et al. (2008) kartierten diese Eigenschaft in einer Gersten-DH-Population. Bis auf 3H wurden auf jedem Chromosom ein QTL für eine längere Koleoptile gefunden und auf 7H zwei. Auch in der vorliegenden Studie wurden Loci auf fast allen Chromosomen (außer 4H) gefunden.

Verzweigungsgene können einen pleiotropen Einfluss auf die Koleoptilenlänge und die frühe Vitalität haben. Rebetzke et al. (2007) fanden in Weizen, dass die Verzweigungsgene *Rht-B1b* und/oder *Rht-D1b* die Koleoptilenlänge deutlich reduzierten, fanden aber auch unabhängige Loci für die Koleoptilenlänge. In der vorliegenden Studie gab es nur zwei gemeinsame Loci für die Koleoptilenlänge und die finale Pflanzhöhe. Sie liegen auf 5HL (Nr. 140) und 6HS (Nr. 165). Damit ist die Mehrzahl der insgesamt 29 für die KL gefundenen Loci von der Pflanzhöhe unabhängig. Fand sich noch eine Korrelation zwischen der Koleoptilenlänge und der Sprosslänge im Sämlingsstadium, so ergab sich keine mehr zur finalen Pflanzhöhe, wie auch Paynter et al. (2010) für ihre untersuchten Gerstensorten feststellten.

Wurzelparameter

Im Sämlingsstadium waren die deutlich längeren Wurzeln in den Wildgersten auffällig. Dies könnte eine morphologische Anpassung an die Steppengebiete des fruchtbaren Halbmonds darstellen, wo tiefere Wurzeln Wasser in tieferen Bodenschichten erreichbar machen. Wildgersten hatten hingegen geringere Wurzelfrischgewichte als die Kulturgersten. Das deutet auf ein kurzes, dafür dichtes Wurzelsystem in Kulturgersten hin, welches Wasser durch Regenfälle oder Bewässerung an der Bodenoberfläche erreichbar macht. Wildgerste ist trockentoleranter als wilder Weizen und penetriert tief den Boden der warmen Steppen und Wüsten (Zohary und Hopf 1988). Damit belegt diese Untersuchung den Wert der Wildgerste

4 Diskussion

als Quelle nützlicher Trockentoleranzmechanismen. Die längeren Wurzeln im Sämlingsstadium zeigen sich noch nicht im Keimlingsstadium. Möglicherweise bedingt durch ein langsames Wachstum bei der Keimung und/oder eine nicht so schnelle Keimung der Wildgersten. Wildgersten im Keimlingsstadium waren weniger salztolerant als Kulturgerste, im Sämlingsstadium hingegen toleranter (Mano und Takeda 1998), allerdings gab es in der Studie keine Kontrollvariante. In der vorliegenden Arbeit keimten und wuchsen die Wildgersten in beiden Varianten schlechter. Offenbar ist durch züchterische Selektion schon eine schnellere Jugendentwicklung in Kulturgersten vorhanden, die auch bei abiotischem Stress vorteilhaft ist.

Grando und Ceccarelli (1995) untersuchten Wildgersten, Landrassen und Kultivare im Keimlingsstadium für die Anzahl seminaler Wurzelachsen (Keimlingswurzeln), die maximale Wurzellänge, die Gesamtlänge des seminalen Wurzelsystems (Aufsummierung der Länge aller Wurzelachsen) und die Koleoptilenlänge. In einem der Experimente wurde auch das Wurzeltrockengewicht gemessen. Die Landrassen und Kultivare zeigten keine Unterschiede in der Anzahl seminaler Wurzelachsen, die Wildgersten setzten sich dagegen komplett von den Kulturgersten durch eine wesentlich geringe Anzahl ab. Auch Grando und Ceccarelli (1995) untersuchten Kreuzungen und diese hatten eine Anzahl seminaler Wurzelachsen, die zwischen den Wild- und Kulturgersten lag. In der maximalen Wurzellänge hatten die Wildgersten die tendenziell kürzesten, gefolgt von den Kultivaren, die Landrassen hatten dort die längsten Wurzeln. Auch in der vorliegenden Arbeit hatten die Wildgersten im Keimlingstest die tendenziell kürzesten Wurzeln. Trotzdem die Wildgersten aber in der Studie von Grando und Ceccarelli (1995) eine geringere Anzahl seminaler Wurzelachsen hatten, waren sie bei der Gesamtlänge der Wurzeln (Aufsummierung der Länge aller Wurzeln) inmitten der Kulturgersten. Da diese aber eine größere Wurzelanzahl besitzen, bedeutet dies, dass viele der Wurzeln der Kulturgersten kürzer gewesen sein müssen als die wenigen der Wildgersten. So ist schon bei Grando und Ceccarelli (1995) festzustellen, dass in Wildgersten die Wurzeln generell mehr in die Tiefe gehen, wohingegen die Kulturgersten bei den seitlichen Wurzeln eher an der Oberfläche bleiben. Die Wildgersten der Studie von Grando und Ceccarelli (1995) hatten außerdem ein geringeres Wurzelgewicht, wie auch in der vorliegenden Arbeit im Sämlingstest festgestellt wurde. Wahrscheinlich hat die menschliche Selektion während der Domestikation Genotypen mit einem dichterem, dafür nicht so in die Tiefe gehenden Wurzelsystem ausgewählt. Die Kreuzungen haben die längsten Wurzeln im Keimlingstest in Kontrollbedingungen, sie vereinen den Vorteil eines besseren Keimlingswachstums der Kultivare und des Wurzelwachstums der Wildgersten. Auch im

4 Diskussion

Sämlingstest in Kontrollbedingungen wiesen sie die zweitlängsten Wurzeln nach den reinen Wildgersten auf. Ebenso zeichneten sich die Kreuzungen im Sämlingstest durch ein höheres Frisch- und Trockengewicht der Wurzeln aus und vereinen damit beide Wurzelsysteme (tief aber geringeres Gewicht vs. kürzer und dichter). Genotypen mit in die Tiefe gehenden Wurzeln sowie Wurzeln, die eher an der Oberfläche bleiben, würden Oberflächenwasser aufnehmen können und bei längerer Trockenheit noch an Wasser in der Tiefe kommen. Kreuzungen aus Wild- und Kulturgerste könnten damit wertvoll für die Züchtung auf Trockentoleranz sein. Hervorzuheben ist ein Locus für die WL auf 7HS (Nr. 195). Dieser ist nur mit der Wurzellänge in beiden Bedingungen und beiden frühen Entwicklungsstadien gekoppelt und sonst mit keinem anderen Merkmal.

Wurzelmerkmale, wie Wurzellänge aber auch Frisch- und Trockengewichte, waren in der hier analysierten Gerstenkollektion oft mit Ertragsmerkmalen assoziiert. Gemeinsame QTLs für Ertrag und Wurzelparameter fanden sich auch in einer DH-Population auf 3H und 5H in einer Studie von Chloupek et al. (2006). Auch in Mais gibt es gemeinsame QTLs für Ertragskomponenten in einem Feldversuch und Wurzelmerkmalen in einem hydroponischen Test, der dem Sämlingstest der vorliegenden Studie sehr ähnlich war (Tuberosa et al. 2002). Trotzdem die phänotypischen Korrelationen zwischen Ertrag und Wurzel nur schwach waren, wurden dort acht gemeinsame QTLs für Wurzel- und Ertragsmerkmale identifiziert. Auch in der vorliegenden Arbeit fanden sich nur schwache Korrelationen von Wurzelparametern zu Ertragskomponenten, aber es gab eine Vielzahl gemeinsamer Loci.

Pflanzenhöhe und Ertrag

Wildgersten hatten eine geringere TKM und ein geringeres Ährengewicht als Kulturgersten, dafür aber eine größere Pflanzenhöhe. Eine zu hohe Pflanzenhöhe vergrößert das Risiko des Lagerns, deshalb sind gezüchtete Sorten kleiner als Wildgersten (Inostroza et al. 2009). Trotzdem ist in der vorliegenden Studie die Korrelation zwischen Pflanzenhöhe und der Lagerungsneigung im Feld nur schwach und auch auf genetischer Ebene gibt es nur einen gemeinsamen Locus für die Pflanzenhöhe und die Lagerungsneigung auf 5HL (Nr. 134). Demzufolge gibt es neben der Pflanzenhöhe noch weitere Faktoren, die die Standfestigkeit beeinflussen. Dies können z.B. die Halmwanddicke oder die Länge der basalen Internodien sein (Kelbert et al. 2004).

Für Ertrag und Pflanzenhöhe wurden gemeinsame Loci bei einer Untersuchung von Inostroza et al. (2009) mit 47 SSR-Markern in rekombinanten Chromosomen-

Substitutionslinien aus *H. spontaneum* und der Sorte Harrington gefunden. Drei Loci beeinflussten sowohl die Pflanzenhöhe als auch den Ertrag. Dabei hatte das Allel der Wildgerste einen negativen Effekt auf den Ertrag und einen positiven auf die Pflanzenhöhe. Es gab allerdings auch sechs Loci, bei denen das *H. spontaneum*-Allel die Pflanzenhöhe reduzierte, jedoch keine Loci, bei denen das Wildgerstenallel ertragssteigernd wirkte. Grund hierfür ist die Züchtung moderner Sorten auf hohen Ertrag. Dieser wurde unter anderem durch eine Verkürzung des Halms erreicht, auch deshalb sind Kulturgersten kleiner (Araus et al. 2002).

4.6 Assoziationen

Die Vorteile von Assoziationsstudien gegenüber QTL-Studien in bi-parentalen Populationen werden durch die Vielzahl an gefundenen Loci in nur einer untersuchten Population und die feine Auflösung der identifizierten Loci deutlich. Für alle untersuchten Merkmale zeigte die hier untersuchte, diverse Gerstenkollektion eine große Variabilität und für alle wurden Assoziationen zu Markern erhalten.

Viele der Ertragsloci unter Stress- und Kontrollbedingungen, sind auch mit Merkmalen aus den früheren Entwicklungsstadien gekoppelt und einige auch mit der Blüte. Nicht immer sieht man dafür phänotypisch eine Korrelation. Die in der genomweiten Assoziationsstudie gesammelten Informationen können bei der Entscheidung helfen, welche Marker zur weiteren Züchtung verwendet werden sollen. Wenn bei der Züchtung neuer, trockentoleranter Sorten nicht der Blühzeitpunkt oder die Pflanzenhöhe beeinflusst werden sollen, sollte man Marker auswählen, die nur mit dem interessierenden Merkmal assoziiert sind. Um solche Beurteilungen jedoch treffen zu können, müssen viele Merkmale untersucht werden, um das Zusammenspiel der einzelnen Merkmale auf genetischer Ebene zu studieren. Genomweite Assoziationsstudien sind dafür sehr gut geeignet, da durch die genetische und phänotypische Vielfalt verschiedenste Merkmale innerhalb nur einer Kollektion bei einer gleichzeitig hohen Auflösung Loci identifiziert werden können (Oraguzie und Wilcox 2007, Zhu et al. 2008). Viele der Loci in der vorliegenden Arbeit sind mit einer ganzen Reihe von Merkmalen gekoppelt und ermöglichen es, in nur einer Population, das Zusammenwirken verschiedener Merkmale auf genetischer Ebene zu betrachten.

Der Vergleich mit QTL-Studien, die auf einer bi-parentalen Kreuzung basieren, ist schwer. Ein QTL hat oftmals ein großes Vertrauensintervall und in dessen Bereich können in einer Assoziationsstudie viele verschiedene Loci liegen. Oft kann nur gesagt werden, man findet auf demselben Chromosom (oder Chromosomenarm) ebenfalls Loci für ein ähnliches

4 Diskussion

Merkmal. Einfacher ist es, wenn mit anderen Assoziationsstudien verglichen werden kann, die auch noch denselben Markertyp genutzt haben.

Vergleich zu anderen DArT-Marker-Studien

Es gibt insgesamt sechs Studien, die DArT-Marker nutzten, mit denen die hier identifizierten Loci gut verglichen werden können. So wurden von Beattie et al. (2010) 91 zweizeilige kanadische Malzgerstensorten mit DArT-Markern für Malzqualitätsparameter untersucht. Matthies et al. (2010 unpubliziert) untersuchten Malz- und Kornqualität sowie Ertrag mit 1.088 DArT-Markern in einer gemischten Kulturgerstenpopulation. Weiterhin kartierte Naheif (2009) in seiner Dissertation mit 1.081 DArTs 119 Gerstengenotypen, bestehend aus 98 Wildgersten und 21 Sommerkultivaren, ebenfalls für Merkmale der Trockentoleranz. In einer weiteren Assoziationsstudie mit DArTs in 188 Landrassen, alten und modernen Sorten wurde Ertrag in niedrig- und hochertragreichen Gebieten untersucht (Pswarayi et al. 2008). Xue et al (2009) kartierten in 150 DH-Linien mit DArTs und SSRs das Merkmal Salztoleranz auch auf Ebene des Ertrags. Weiterhin wurde in derselben Population die Toleranz für Staunässe kartiert (Xue et al. 2010).

Insgesamt stimmen **137** Loci mit einer oder mehreren der genannten Studien überein (Tab. 7). Es zeigten sich gemeinsame Ertragsloci zu den genetisch sehr unterschiedlichen europäischen Kultivaren von Matthies et al. (2010 unpubliziert) oder zur chinesischen DH-Population von Xue et al. (2009 und 2010). Auch in Weizen konnten in unterschiedlichem genetischen Material und völlig anderen Umwelten gemeinsame Loci für den Ertrag identifiziert werden. So überschneiden sich Ertragsloci bei Neumann et al. (2010) mit Loci von Crossa et al. (2007). Für den Ertrag gibt es offensichtlich gemeinsame genetische Grundlagen bei einer Vielzahl von verschiedenen Genotypen, trotz bekannter großer Umwelt-Genotyp-Interaktion (G x E). Dies stellten auch Peighambari et al. (2005) in ihrer QTL-Studie in Gerste fest. Trotz hoher G x E Einflüsse konnten auch nur in wenigen Umwelten gefundene QTLs in späteren Studien bestätigt werden.

Nur 17 gemeinsame Loci fanden sich zur Studie von Beattie et al. (2010). Diese geringe Übereinstimmung ist zum einen dadurch bedingt, dass der Genpool der kanadischen Gersten ein völlig anderer ist. Zum anderen wurde ein strengeres Signifikanzkriterium als in der vorliegenden Studie gewählt. Ebenso strenge Signifikanzkriterien erhoben Pswarayi et al. (2008) und auch zu dieser Studie fanden sich nur 20 gemeinsame Loci. Zu den beiden QTL-Studien basierend auf einer DH-Population (Xue et al. 2009, 2010), fanden sich 34 potentiell

4 Diskussion

gemeinsame Loci. Wie sehr die Auflösung zwischen Assoziationsstudien und QTL-Kartierung mittels bi-parentaler Populationen differieren kann, zeigt sich bei einem QTL für das $\text{Na}^+:\text{K}^+$ -Verhältnis (Xue et al. 2009). Er liegt auf 2HL und hat ein Vertrauensintervall von 18,1 cM (von 129,1 – 147,2 cM). In diesem Intervall liegen in der hier vorliegenden Assoziationsstudie fünf verschiedene Loci. Eine höhere Anzahl übereinstimmender Loci gab es zwischen der Studie von Naheif (2009) und der vorliegenden Arbeit. Es fanden sich 57 potentiell gemeinsame Loci. Die Gründe liegen in einem vergleichbareren Genpool (durch die enthaltenen Wildgersten) und auch das Signifikanzniveau mit $p < 0,01$ in einem Modell ist ähnlicher zu den gewählten $p < 0,05$ in den drei der vier hier gerechneten Modelle. Auch die untersuchten Merkmale sind zum Teil dieselben wie in der vorliegenden Studie. Die meisten Übereinstimmungen fanden sich aber zu den Untersuchungen von Matthies et al. (2010 unpubliziert). Hier wurden 83 gemeinsame Loci gefunden, obwohl ein anderer Genpool und andere Merkmale untersucht wurden. Es gab einen Locus, der in allen Studien identifiziert wurde, Nr. 49 auf 2HL. Allerdings sind sehr unterschiedliche Merkmale zu diesem Locus assoziiert. In zwei Studien sowie der vorliegenden Arbeit ist es u.a. Ertrag, es sind aber auch Sprossgewicht, Kochfarbe und Feinextrakt assoziiert. Möglicherweise ist es ein Cluster von Merkmalen, die sich oft auf das sehr komplexe Merkmal Ertrag auswirken.

Bei der Keimung wird α -Amylase synthetisiert (Matthies et al. 2009a), dies könnte erklären, warum die Loci Nr. 156 auf 5HL und Nr. 183 auf 7HS sowohl mit Merkmalen unter Stress (bzw. dem TI) im Keimlingsstadium gekoppelt sind, als auch mit α -Amylase, bei Beattie et al. (2010). Auch QTLs für Auswuchs auf 5H waren mit α -Amylase und mit der Keimrate gekoppelt (Ullrich et al. 2008). Locus Nr. 156 ist mit dem TI der Keimrate und Ertrag unter Stress im Feld- und Folientunnelversuch gekoppelt, sowie bei Beattie et al. (2010) mit α -Amylase, und weiteren Malzparametern. Gao et al. (2003) feinkartierten ein QTL für Dormanz in der Telomerregion von 5HL. Der Marker MWG851B, einer der flankierenden Marker des feinkartierten QTLs (Gao et al. 2003), liegt in etwa 3 cM Entfernung von Locus Nr. 156 (Wenzl et al. 2006), der zweite flankierende Marker ist nicht in der Konsenskarte enthalten, liegt aber proximal von MWG851B (Gao et al. 2003). Locus Nr. 156 kann somit mit dem feinkartierten Dormanz-QTL übereinstimmen. Es gibt auch einen Locus für α -Amylase bei Beattie et al. (2010), der in dieser Arbeit mit anderen Merkmalen als dem Wachstum im Keimlingsstadium assoziiert ist. Auf 2HL ist Locus Nr. 47 nur mit dem TI des WTG im Sämlingstest gekoppelt. Dieser Locus findet sich auch bei Naheif (2009), dort für das STG sowie bei Pswarayi et al. (2008), wo er mit Ertrag in einer der Umgebung mit niedrigem Ertragsniveau assoziiert war.

Beattie et al. (2010) untersuchten auch die Resistenz für die Netzfleckenkrankheit. Es fanden sich zwei übereinstimmende Loci, Nr.168 auf 6HS und Nr. 199 auf 7HS. Der Locus auf 6H ist in der vorliegenden Arbeit mit Toleranz in den beiden frühen Stadien assoziiert und mit Merkmalen aus dem Folientunnelversuch, weiterhin bei Naheif (2009) mit dem Welkegrad und bei Matthies et al. (2010 unpubliziert) mit dem Hektolitergewicht. Der zweite Locus Nr. 199 ist in der hier durchgeführten Studie mit der Halmanzahl im Stress und der Lagerungsneigung im Feldversuch assoziiert und bei Matthies et al. (2010 unpubliziert) mit dem Malzqualitätsindex und Feinextrakt. Abiotische und biotische Toleranz (oder Resistenz) können gemeinsame Mechanismen haben, auch wenn das Verständnis dieser Interaktionen bisher gering ist. Es ist wahrscheinlich, dass Abscisinsäure, Salicylsäure, Jasmonsäure und auch Ethylen eine Schlüsselrolle in gemeinsamen Stresssignalwegen haben (Fujita et al. 2006) und dass Stresssignale durch evolutionär konservierte Energie-Sensor-Proteinkinasen reguliert werden. In Pflanzen ist das die SnRK1 (SNF1-related kinase 1) (Baena-Gonzalez und Sheen 2008). Somit ließe sich die Interaktion von der Resistenz für die Netzfleckenkrankheit und Trockentoleranzparametern erklären, die Assoziation der Loci zu reinen Ertragsparametern und Malzqualität bei Matthies et al. (2010 unpubliziert) bleibt hingegen ungeklärt.

Naheif (2009) untersuchte Trockentoleranz in einem Stadium zwischen dem hier untersuchten Sämlingsstadium und adulten Stadium. Diese Studie lässt sich aufgrund der untersuchten Merkmale sowie der Population am besten mit der vorliegenden Arbeit vergleichen. Oft waren dieselben oder ähnliche Merkmale assoziiert. Es wurden drei gemeinsame Loci für die **Halmanzahl** gefunden: Nr. 102 auf 3HL, Nr. 142 auf 5HL und Nr. 165 auf 6HS. In Weizen wurde ein Gen (*tin3*), das die Halmbildung verhindert, auf dem langen Arm von 3AL identifiziert (Kuraparthi et al. 2007). In Gerste gibt es ein ähnliches Gen (*Int1*), das zum langen Arm von 3H kartiert (Franckowiak et al. 1997, Babb and Muehlbauer 2003). Allerdings war Locus Nr. 102 nur einer von vier Loci, welche in der vorliegenden Arbeit auf 3HL für die Halmanzahl gefunden wurden. Naheif (2009) untersuchte ebenfalls **Wurzelmerkmale**, es gibt 15 gemeinsame Wurzelloci. Davon verteilen sich vier Loci auf 1HL (Nr. 13, 15, 21, 28), fünf auf 2H (Nr.41, 43, 44, 57, 60), zwei auf 3H (Nr. 68, 79), ein weiterer auf 4H (Nr. 113) und die beiden letzten auf 6HS (Nr. 157 und 165). Sie stellen potentiell wertvolle Loci hinsichtlich der Züchtung auf ein verbessertes Wurzelsystems zur Trockenstressvermeidung dar. Weiterhin gibt es neun gemeinsame potentielle Loci für Sprossmerkmale wie SL, SFG und STG. Diese liegen auf 1HL (Nr. 28), 2H (Nr. 34, 49, 58), 3HS (Nr. 71 und 75), 5HL (Nr. 135 und 150) und 7HS (Nr. 190). Dabei

4 Diskussion

sind die beiden Loci auf 5H in der vorliegenden Arbeit nur mit der SL im Keimlingsstadium assoziiert sind, die anderen mit Sprossmerkmalen des Sämlingstests.

Naheif (2009) untersuchte außerdem den Welkegrad (WGr), das osmotische Potential (OP), den relativen Wassergehalt (RWC) sowie den Prolingehalt (Prol). Aus der Gesamtheit aller Assoziationen sind 21 der Loci für diese Merkmale auch in der vorliegenden Studie gefunden wurden. In zehn Fällen gab es dabei Assoziationen zu Ertragsmerkmalen, in elf hingegen nicht. Die übereinstimmenden Loci liegen auf 1HL (Nr. 17 für OP, 43, 44 und 58 für RWC), 2HL (Nr. 60 für OP), 3H (Nr. 72 für WGr, Nr. 75 und 89 für RWC, Nr. 64 und 95 für Prol), 4HL (Nr. 109 für WGr, RWC und Prol, Nr. 114 für WGr), 5HL (Nr. 133 und 142 für WGr), 6HS (Nr. 158 für OP, Nr. 168 für WGr) und 7H (Nr. 187, 201, 206, 209 für RWC). Auf 7H liegen mehrere QTLs für ‚Osmotic Adjustment‘ und das Osmotische Potential (Teulat et al. 2001). Es ist denkbar, dass sie mit einem oder mehreren der hier auf 7H gefundenen Loci übereinstimmen. Es ist allerdings kein Kartenvergleich möglich, um das zu verifizieren.

Mögliche Loci für Dehydrine

Es wurden mehrere Loci identifiziert, bei denen ein Dehydrin das ursächliche Gen sein könnte. Es wird vermutet, dass Dehydrine bei der Dehydrierung eine Schutzfunktion für Proteine und Membranen haben (siehe Punkt 1.2).

Eine mögliche Verbindung zu einem Dehydrin besteht für drei nahe beieinanderliegende Loci auf 4HS. Der erste Locus **Nr. 109** liegt bei 60 cM. Bei Naheif (2009) war dieser mit dem relativen Wassergehalt, Welkegrad, Prolingehalt und der Wurzellänge und dem –gewicht gekoppelt. In der vorliegenden Studie bestand eine Assoziation zur Pflanzenhöhe sowie zum TI für das Sprosstrockengewicht im Sämlingstest. Der zweite Locus, **Nr. 110** bei 60,6 cM, war mit Ertragsmerkmalen im Folientunnel sowie der WL in der Stressvariante des Sämlingstests gekoppelt. Der dritte Locus, **Nr. 111** bei 61,2 cM, ist mit dem TI des SFG und des STG sowie mit dem Ährgewicht und der Wachsschicht im Feldexperiment assoziiert. In der Region dieser drei Loci liegt ***Dhn6*** (Wenzl et al. 2006), welches einen Einfluss auf die assoziierten Merkmale haben könnte. Ein vierter nahe liegender Locus in der Centromerregion, **Nr. 112** bei ~ 65 cM ist mit Ertragsmerkmalen unter Stress im Feld- und Folientunnelversuch sowie dem TI der Wurzellänge im Keimlingstest assoziiert. Zur selben Position wie Marker des Locus Nr. 112 ist der SSR-Marker HVM3 kartiert (Wenzl et al. 2006), welcher in der Konsensuskarte in großer Nähe von Bmac181 liegt (Varshney et al. 2007). Bmac181 war in einer Studie in Wildgerste mit dem Korngewicht unter Stress assoziiert (Ivandic et al. 2003). In Bereich dieses Markers liegt auch ein QTL für

4 Diskussion

die ‚regrowth rate‘, dem Weiterwachsen bei Wiederbewässerung nach einer Trockenstressphase, in einer Wildgerstenstudie (Chen et al. 2010). Diese beiden QTLs und Locus Nr. 112 repräsentieren sehr wahrscheinlich einen gemeinsamen Locus. Ob auch hier noch eine Beziehung zu *Dhn6* vorliegt, bleibt fraglich. Der Marker ABC303, welcher zur selben Position wie *Dhn6* kartiert (Wenzl et al. 2006), ist in den beiden Karten von Wenzl et al. (2006) und Varshney et al. (2007) weiter entfernt von HVM3. Die vier Loci (Nr. 109 – 112) sind aber vor allem mit Stressmerkmalen gekoppelt und somit wäre ein Einfluss des Dehydrins funktionell bei allen vorstellbar.

Dhn9 liegt in der Konsensuskarte von Tondelli et al. (2006) auf dem langen Arm von 5H, etwa 12 cM distal von WG908. Dieser Marker liegt im Vertrauensbereich eines QTLs für die Toleranz von Salzstress in Sämlingen (Mano und Takeda 1997) und liegt in derselben Region wie Locus **Nr. 146** auf 5HL. In der vorliegenden Studie ist er mit dem TI der Wurzelgewichte des Sämlings- sowie mit der Sprosslänge in der Stressvariante des Keimlingsstadiums und weiterhin mit Korntragsmerkmalen gekoppelt. Salzstress beinhaltet auch osmotischen Stress (Munns 2002) und somit sind gemeinsame Loci wahrscheinlich. Ob der Locus mit dem Dehydrin verbunden ist, bleibt fraglich, da WG908 nicht eng mit *Dhn9* gekoppelt ist. Es könnte aber in die weiter distal liegenden Loci **Nr. 147 – 150** involviert sein. Es fehlt ein eng gekoppelter Marker, der zum Vergleich herangezogen werden könnte. Auch bei Teulat et al. (2003) fand sich ein Locus für den RWC im Bereich von *Dhn9*.

Locus **Nr. 165** auf 6HL bei 68 cM ist mit einer Reihe von Merkmalen assoziiert, unter anderem mit Ertragsmerkmalen und der Halmanzahl im Folientunnelversuch. In derselben Region finden sich bei Naheif (2009) Stresstoleranzmerkmale und bei Psarayi et al. (2008) Ertrag unter Niedrigertragbedingungen. Auch bei Matthies et al. (2010 unpubliziert) sind Merkmale assoziiert, die mit dem Ertrag zusammenhängen. Der Marker Bmac18 liegt in der Region des Locus Nr. 165 (Wenzl et al. 2006). Er ist mit dem Cluster der Dehydrin-Gene *Dhn3*, *Dhn4*, *Dhn5* und *Dhn7* gekoppelt (Choi et al. 2000). In einer Wildgerstenstudie ist er mit dem TI von Ertragsmerkmalen sowie der Pflanzenhöhe und der Halmanzahl gekoppelt (Ivandić et al. 2003). Weiterhin war er in der Gerstenpopulation von Inostroza et al. (2009) mit Ertrag und Ertragsstabilität assoziiert. Bmac18 liegt in der Konsensuskarte von Varshney et al. (2007) an derselben Position wie Ebmac674, der bei Chen et al. (2010) in einem QTL-Bereich für die ‚regrowth rate‘ liegt. Zur selben Position wie Bmac18 kartiert außerdem bei Wenzl et al. (2006) der Marker Bmag173, der bei Inostroza et al. (2009) mit Ertrag, Ertragsstabilität sowie der Pflanzenhöhe gekoppelt war. Ebenfalls mit Ertrag war der Marker in der Studie von Meyer et al. (2001) gekoppelt. Bei Teulat et al.

4 Diskussion

(2002) lag Bmag173 in einem QTL-Vertrauensintervall für die Merkmale Kohlenstoffisotopendiskriminierung, Hö, TKM, STG und HA. Offensichtlich liegt in dieser Region ein QTL, der Ertrag in verschiedensten Genotypen und unter sehr unterschiedlichen Bedingungen beeinflusst, möglicherweise durch Mechanismen, die zur Stresstoleranz gehören, was die Verbindung zum Dehydrin-Cluster erklären würde. In Frage käme aber ebenfalls *Hv-WRKY38*, das bei Mare et al. (2004) auf 6H zwischen den Markern Bmag173 und Bmag9 kartiert wurde und als Transkriptionsfaktor bei der Stresstoleranz ebenfalls involviert sein könnte. Die Genfamilie WRKY ist eine der Hauptgruppen der pflanzenspezifischen Transkriptionsregulatoren. In Gerste agiert *Hv-WRKY38* ABA-unabhängig und wird bei Kälte und Dehydrierung induziert (Mare et al. 2004).

Dhn8 auf 6H liegt laut Tondelli et al. (2006) etwa 6 cM distal von Bmag9, welcher in der Karte von Varshney et al. (2007) weniger als 1 cM von Bmac18 entfernt ist. Etwa 6 cM distal vom Locus Nr. 165 liegt der Locus **Nr. 168**. Dieser ist mit Stresstoleranz in beiden frühen Stadien sowie mit der Blüte und Ertragsmerkmalen im Folientunnelversuch gekoppelt. Matthies et al. (2010, unpubliziert) fanden hier eine Assoziation zu einem ertragsverwandten Merkmal, dem Hektolitergewicht, Naheif (2009) zum WFG, WTG, SFG und der Halmanzahl. Somit könnte auch für diesen Locus ein Dehydrin das ursächliche Gen sein.

Spekulativ ist auch, ob *Dhn10*, das von Choi et al. (2000) 11,9 cM proximal von ABG4 auf 3H kartiert wurde, mit einem der hier gefundenen Loci übereinstimmt. Der Marker ABG4 liegt in der Konsensuskarte bei 131,1 cM (Wenzl et al. 2006), was nahe am Locus **Nr. 88** auf 3HL ist. Dieser Locus ist stressspezifisch im Sämlingsstadium und ist im Folientunnelversuch mit dem TI des Ährengewichts sowie mit der Halmanzahl in Kontrollbedingungen gekoppelt. Bei Xue et al. (2009) wurden DArT-Marker im Bereich dieses Locus mit der Ährenanzahl in Kontrollbedingungen assoziiert. Nur 2 cM entfernt von ABG4 liegt der Marker Bmag13, welcher in einem QTL-Bereich für den Zeitpunkt des Schossens und für die Kohlenstoffisotopendiskriminierung liegt (Teulat et al. 2002). Ebenfalls mit der Zeit bis zum Schossen war dieser Marker bei Pillen et al. (2004) gekoppelt. Weiterhin hat Bmag13 in der Studie von Inostroza et al. (2009) einen Haupteffekt auf den Ertrag. Da aber *Dhn10* weiter von ABG4 entfernt liegt und das LD in der Gerstenkollektion schnell abfällt, bleibt unsicher, ob dieses Dehydrin wirklich ursächlich für diesen Locus sein könnte. Zumindest ein gemeinsamer Locus für Ertragskomponenten scheint aber in diesem Bereich zu liegen.

Weitere Übereinstimmungen mit SSR-Markern

Marker **Bmac93** war in der Studie von Inostroza et al. (2009) mit der Pflanzenhöhe assoziiert. Dieser Marker liegt in der Konsenskarte von Wenzl et al. (2006) auf 2HL bei 75 cM. Etwa 2 cM entfernt bei 77,4 cM liegt der Locus **Nr. 48**, der mit der Sprosslänge in der Kontrollvariante des Sämlingstest gekoppelt war und denselben Locus repräsentieren könnte. Bei Naheif (2009) bestand außerdem eine Assoziation zur Halmanzahl.

Ebenso einen Effekt auf die Pflanzenhöhe hatte **Bmag378** (Inostroza et al. 2009). In der Studie von Pillen et al. (2003) war derselbe Marker mit der TKM sowie mit dem Zeitpunkt des Schossens gekoppelt, in der nachfolgenden Studie allerdings auch mit der TKM, der Pflanzenhöhe und der Lagerungsneigung (Pillen et al. 2004). Im Bereich des Markers Bmag378 auf 2HL bei 84 cM (Wenzl et al. 2006) liegt Locus **Nr. 49**. Dieser ist mit Merkmalen aus den früheren Stadien sowie mit Ertragsmerkmalen im Folientunnelexperiment verbunden. Bei Naheif (2009) war ein Marker dieses Locus mit dem STG gekoppelt. Derselbe Marker war auch bei Pswarayi et al. (2008) mit Kornertrag in einer der Hohertragsumgebungen assoziiert. Auch in den Malzqualitätsstudien von Matthies et al. (2010, unveröffentlicht) und Beattie et al. (2010) hatte der Locus eine Bedeutung. Bei Teulat et al. (2003) lag Bmag378 in einem QTL-Bereich für das Merkmal RWC, was zu den assoziierten Merkmalen im Sämlingstest passen würde. Offensichtlich beeinflusst diese Region viele Merkmale und spielt sowohl beim Ertrag als auch bei Stresstoleranz eine Rolle.

Marker **EBmac415** liegt ebenso auf 2HL bei 128,8 cM (Wenzl et al. 2006). Dieser Marker ist in den Studien von Inostroza et al. (2009) und Pillen et al. (2003) mit dem Ertrag gekoppelt. Außerdem ist er in der Studie von Pillen et al. (2004) mit dem Zeitpunkt des Schossens gekoppelt. In der vorliegenden Studie gibt es einen Locus für die TKM in Kontrollbedingungen im Folientunnelversuch bei 125,1 cM, **Nr. 54**. Möglicherweise handelt es sich trotz der Entfernung von etwas über 3 cM um ein und denselben Locus, da in beiden Fällen Ertragsparameter assoziiert sind. Allerdings beeinflusste EBmac415 in der Studie von Bauer et al. (2009) nicht den Ertrag sondern die Zeit bis zum Schossen.

Der Marker **Bmag603** auf 3H liegt bei Chen et al. (2010) in einem QTL-Intervall für die ‚regrowth rate‘. Bmag603 fällt in dieselbe Region wie Locus **Nr. 79** bei 68 – 72 cM in der Centromerregion von 3H (Wenzl et al. 2006). In der vorliegenden Arbeit und in der Arbeit von Naheif (2009) waren die DArT-Marker in dieser Region mit Wurzelmerkmalen gekoppelt, sowie in der vorliegenden Arbeit mit dem Wuchstyp und dem Korngewicht unter Stress im Folientunnel- und der Wachsschicht im Feldexperiment. Denkbar ist, dass die ‚regrowth rate‘ mit den Wurzelmerkmalen in Zusammenhang steht. In der Studie von Bauer

4 Diskussion

et al. (2009) war der Marker Bmag603 mit der Pflanzenhöhe, dem Ertrag sowie der Ährenanzahl gekoppelt.

Marker Bmag323 liegt auf 5HL bei 55,5 cM (Wenzl et al. 2006) Dieser Marker ist mit einem Locus für Ertrag und Gärfähigkeit gekoppelt (Meyer et al. 2001). In der vorliegenden Studie ist der in diese Region fallende Locus **Nr. 132** im Keimlingstest mit der Wurzel- und Koleoptilenlänge, sowie mit Ertragsmerkmalen im Feld- und Folientunnelversuch in Stress- und Kontrollbedingungen assoziiert. Bei Matthies et al (2010 unpubliziert) gab es in dieser Region Assoziationen zu Malzqualitätsmerkmalen und dem Merkmal Marktwarenertrag. Auch hier kann ein gemeinsamer Ertragslocus vorliegen.

Marker **GMS61** liegt bei 132,5 cM auf 5HL in der Region von Locus **Nr. 143** (133,5 cM) (Wenzl et al. 2006) und ist in der Studie von Inostroza et al. (2009) mit der Pflanzenhöhe gekoppelt. Dieser ist in der vorliegenden Arbeit mit der Koleoptilenlänge der Kontrollvariante des Keimlingstests und dem WFG in der Stressvariante im Sämlingstest assoziiert. In der Arbeit von Bauer et al. (2009) ist GMS61 mit dem Ertrag gekoppelt. Auch hier könnte es sich um einen gemeinsamen Locus handeln.

Der Marker **GMS1** auf 5HL bei 188 cM (Wenzl et al. 2006) ist in der Studie von Inostroza et al. (2009) mit Ertrag und Ertragsstabilität gekoppelt, in der von Pillen et al. (2003) mit Ertrag und dem Zeitpunkt des Schossens. Im Bereich dieses Markers liegt Locus **Nr. 155**, der jedoch in der vorliegenden Arbeit nur mit dem SFG der Kontroll- und dem STG in der Stressvariante des Sämlingsexperiments gekoppelt ist und nicht mit Ertrag. Allerdings besteht bei Matthies et al. (2010 unpubliziert) eine Assoziation zu den Siebfraktionen 2,2 – 2,5, die auf der Korngröße beruhen und somit auch in den Ertrag involviert sind. Weiterhin liegt GMS1 in einem Intervall eines QTLs für Auswuchs (Li et al. 2003). Hier bleibt das Zusammenspiel der einzelnen Merkmale unklar, wenn es sich denn um ein und denselben Locus handelt.

Viele der in der vorliegenden Arbeit identifizierten Loci lassen sich auch in der Literatur wieder finden. Dabei ist ein Vergleich mit anderen Studien, die denselben Markertyp nutzen, einfacher als z.B. mit SSR-Markern, bei denen man Positionsvergleiche über verschiedene Konsensuskarten durchführen muss. Es wurden 137 Loci gefunden, die mit anderen DArT-Studien übereinstimmen. Oft waren dieselben oder verwandte Merkmale assoziiert. Weiterhin wurden Loci identifiziert, bei denen ein Dehydrin das ursächliche Gen sein könnte. Auch zu sieben weiteren SSR-Markern, die im Bereich von bekannten QTLs liegen, konnten Verbindungen gezogen werden.

4 Diskussion

Tab. 7 Übersicht der mit der Literatur zu QTL- und Assoziationsstudien mit DArT-Markern übereinstimmenden Loci

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Folientunnel	Feldexperiment	Xue (2009), Xue (2010)	Naheif (2009)	Pswarayi (2008)	Matthies (2010)	Beattie (2010)
2	1HS	4,8	bPb3451		WL S	Hö, KgwPf TI						bPb7112 bei 5 cM; Fextr
4	1HS	11,5 - 11,7	bPb2723, bPb9608, bPb7043, bPb7137	KL S	WL K	HA K+TI					bPb7137, bPb7043, bPb9608; KEr, MWE	
5	1HS	13,0 - 13,1	bPb2055, bPb8973, bPb1318		WTG K+TI	Wt, HA K+TI			bPb2055; STG		bPb1318; KEr, MWE	bPb8973; Protein
6	1HS	16,1	bPb9414, bPb9604		WL TI	Wt			bPb9414; HA			
7	1HS	18,9 - 19,1	bPb2183, bPb7306	WL K		Kz S				bPb2183; KEr SYR5N		
9	1HS	40,5	bPb7231, bPb6408, bPb9418, bPb3217	SL K	SL S	Ägw S, TKM TI, Kz S	Äl		bPb3217; Prol		bPb9418 und bPb3217; Visc	bPb3217; Protein
11	1HC	52,8	bPb9333		SL+STG TI				bPb0429 bei 52,8 cM; WTG			
13	1HL	58,7 - 59,7	bPb9717, bPb7186, bPb0579, bPb8960		WL K, SL K+S, SFG+STG K	TKM K+S, KzPf S			bPb4531 bei 60,2 cM; WL, WFG, WTG		bPb9717; Visc, Extr, Fria, VZ45, MQI	
15	1HL	63,0	bPb5683, bPb1922, bPb9611, bPb5292		WFG+WTG K		Wax, An		bPb5683; Wvo, bPb9767 bei 63,3 cM; WVo			
16	1HL	66,2	bPb3382		WTG K	KzPf TI		<i>bPb1193 (66,2 cM) - bPb5290 (64,9 cM); Äz K</i>				
17	1HL	67,9	bPb9005, bPb6133, bPb5334, bPb1723, bPb4590, bPb8897		WL+WFG K, WTG+SFG K+TI, STG K+S+TI		An		bPb5334; OP	bPb9005; KEr SYR5N		
19	1HL	82,2	bPb7949		SFG K			<i>bPb7609 - bPb1541 (82,1 cM); Äz K; bPb7609 (82,1) - bPb5249 (94,9 cM); Na⁺:K⁺ Vh</i>				
21	1HL	94,9 - 95,1	bPb9121, bPb5249, bPb6911, bPb4898, bPb6901, bPb1213, bPb1366		WL S+TI, WFG S, WTG S+TI			<i>bPb7609 (82,1) - bPb5249 (94,9 cM), Na⁺:K⁺ - Vh</i>	bPb4898; WL		bPb9121, bPb5249, bPb6911, bPb4898, bPb6901, bPb1213, bPb1366; solN, solP, VZ45	

4 Diskussion

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Folientunnel	Feldexperiment	Xue (2009), Xue (2010)	Naheif (2009)	Pswarayi (2008)	Matthies (2010)	Beattie (2010)
22	1HL	106,2	bPb9180, bPb1419, bPb7429, bPb4515		WL K	HA TI					bPb9180, bPb7429, bPb4515; TKM, hl, KF, GF, 2.2, 2.8, solP, Visc, Extr, Fria, VZ45, MQI	
23	1HL	116,0 - 116,5	bPb2063, bPb5014, bPb5198		WL TI, SFG S	TKMPf K, TKM K+S	Ägw K, Kz K+S				bPb5014 und bPb5198; Visc, Extr, Fria, VZ45, MQI	
25	1HL	126,7	bPb4902			Wt, TKMPf K, TKM K+S	TKM K+S	<i>bPb2240 (123,1 cM)-bPb0631 (128,5 cM); Äz Salz</i>				
28	1HL	139,6 - 141,3	bPb6502, bPb8112, bPb0589, bPb0395		WFG K+S, SFG K				bPb8112; WFG, bPb0395; STG		bPb6502; KF, 2.2; bPb0395 hl	
31	2HS	3,6	bPb4148, bPb0647, bPb3608		WL TI	Bl					bPb4148; 2.2	
32	2HS	5,8	bPb7057, bPb7602		SFG K	Bl					bPb7057; K_RP, VZ45	
34	2HS	14,4	bPb6848, bPb2086, bPb5991, bPb9757		STG K+TI	KgwPf+KzPf+Kz S	Sh, Bl		bPb9757; STG; bPb6848 (14,4 cM); HA		bPb2086; KEr, bPb9757; 2.5	
35	2HS	15,8	bPb5519, bPb7557	KL K, SL K+S	SL S	Ägw S			bPb5519; WVo			
37	2HS	25,7	bPb8399, bPb0003	SL K	WFG TI	Bl, KzPf S	TKM S+TI				bPb0003; hl	
39	2HS	30,2	bPb6963		WL TI							
40	2HS	33,0	bPb8750		WL K	KzPf S					bPb8750; solP	
41	2HS	39,0	bPb7229		WL S+TI, SL K+S, WFG S	KgwPf TI			bPb7229; WFG, W-S-Vh			
43	2HS	47,4	bPb4875, bPb4877, bPb7906, bPb2501		WL K, SL K+S, SFG K	Bl, Wt, Ägw TI, Kz S, TKMPf+TKM K	TKM K+S		bPb3574 bei 49,0 cM; WL, RWC		bPb4875; 2.5, Visc, bPb4877; Visc, bPb7906; Col, Extr, MQI	
44	2HS	50,1	bPb1664		WTG K+TI		Hö		bPb3574 bei 49,0 cM; WL, RWC	bPb3519 bei 49,0 cM; KEr ESP4N		
47	2HL	71,4	bPb9992, bPb2219, bPb3677		WTG TI				bPb1628 bei 70,0 cM; STG	bPb5087 bei 70,0 cM; KEr ESP4N		bPb9992, bPb2219, bPb3677; α -amylase,
48	2HL	77,4	bPb8779		SL K				bPb8779; HA;			

4 Diskussion

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Samlingstest	Folientunnel	Feldexperiment	Xue (2009), Xue (2010)	Naheif (2009)	Pswarayi (2008)	Matthies (2010)	Beattie (2010)
49	2HL	82,1 - 83,1	bPb6438, bPb4040, bPb9754, bPb8100	KL K+TI, SL K	WL S+TI, SL S, SFG K	KgwPf+Agw K, TKMPf K+TI, TKM K+S+TI		bPb9754; Kz K; bPb4040; KEr K, TKM S, Kz S; bPb6088 (81,7 cM); TKM K+S, KEr K+S, AI K+S; <i>bPb6088 (81,7 cM) - bPb4377 (81,9 cM) PTG Salz</i>	bPb4040; STG	bPb8100; KEr ESP4H	bPb6438; Col	bPb6438; Fext
51	2HL	108,2 - 108,7	bPb1772, bPb8737		STG K+TI			bPb1772 und bPb8737; TKM + Kz S			bPb8737; 2.8	
52	2HL	113,3	bPb0994	SL TI			Sh				bPb0994; K_RP	
53	2HL	114,4	bPb2481, bPb6822		WL S, WFG+WTG K			bPb2481; AI S			bPb2481; KEr	
55	2HL	131,5	bPb2971, bPb1103, bPb3925, bPb8302		WL K		Sh	bPb1103; AI S, <i>bPb7124 (129,1 cM) - bPb2481 (147,2 cM); Na⁺:K⁺-Vh K</i>				
56	2HL	136,6	bPb5942	KL+SL S	WL K			<i>bPb7124 (129,1 cM) - bPb2481 (147,2 cM); Na⁺:K⁺-Vh K</i>			bPb5942; 2.8, MQI	
57	2HL	138,2 - 139,9	bPb8464, bPb9267, bPb7588, bPb4768, bPb4094, bPb1066, bPb6047, bPb4228, bPb0326, bPb1154		WL K+TI, SL S+TI, WFG S, SFG K, WFG+WTG+ STG TI	Ho, Agw S, KzPf+Kz+TKM Pf S, TKMPf TI	Bl	<i>bPb7124 (129,1 cM) - bPb2481 (147,2 cM); Na⁺:K⁺-Vh K</i>	bPb0326 bei 139,9 cM; WFG, WTG, WVo	bPb4997 bei 138,2 cM; KEr SYR5N	bPb1066 und bPb0326; MQI, bPb4228 und bPb1154; 2.2, 2.5	
58	2HL	146,0	bPb2244, bPb9199		SFG S	Bl		<i>bPb7124 (129,1 cM) - bPb2481 (147,2 cM); Na⁺:K⁺-Vh K</i>	bPb9199; STG, RWC			
59	2HL	146,3 - 147,6	bPb7211, bPb0303, bPb1986, bPb7208		WFG+WTG TI	TKM TI	Agw+TKM TI	<i>bPb7124 (129,1 cM) - bPb2481 (147,2 cM); Na⁺:K⁺-Vh K</i>			bPb7211; 2.8, K_RP, bPb1986 und bPb7208; KEr, MWE	bPb1986; solP
60	2HL	149,4 - 150,1	bPb1566, bPb1184, bPb5460, bPb5558		WL+SL+WF G TI, WFG+WTG+ SFG+STG S	Bl, Wt, KgwPf K	Sh, Bl, Wax		bPb8530; WTG, bPb1566 WTG, OP			
61	2HL	155,6 - 157,1	bPb1611, bPb1051, bPb1415, bPb6222, bPb9587, bPb4601, bPb4232, bPb1181, bPb7212, bPb3533, bPb0299	KL S	SL K+S, WFG S+TI, WTG K+S, STG K+TI	Agw +TKMPf K, Kz K+S, TKM K+S	Wt, Wax, Agw+Kz S				bPb6222; TKM	bPb9587; -glucan

4 Diskussion

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Folientunnel	Feldexperiment	Xue (2009), Xue (2010)	Naheif (2009)	Pswarayi (2008)	Matthies (2010)	Beattie (2010)
62	2HL	160,4 - 161,1	bPb3102, bPb8698, bPb1085, bPb6296, bPb3993	WL K, KL S	SL S+TI, WFG+WTG K+TI	Kz TI					bPb3993; Extr	
64	3HS	1,0	bPb6884, bPb4022		WTG K		An		bPb0870 bei 1,5 cM; Prol			
66	3HS	7,6	bPb3689		SL K+S	TKM K					bPb3689; KEr, MWE	
67	3HS	9,9-10,2	bPb3025, bPb9945, bPb2891, bPb1137, bPb0650, bPb1799		SFG S	KgwPf S	Sh, Lg, Ägw K		bPb9945; HA			
68	3HS	12,4 - 13,7	bPb7770, bPb6127, bPb9402, bPb7199	KL TI	WFG+SFG+ WTG TI	Ägw+TKMPf+T KM+Kz TI, KzPf S			bPb7199; W-S-Vh		bPb7199; 2.2-2.5	
71	3HS	35,9	bPb9903		SFG S				bPb5289 bei 35,9 cM; WFG und WTG, bPb2203 bei 35,9 cM; SFG	bPb8913 bei 34,5 cM; KEr ESP4H; bPb3569 bei 35,9 cM; SYR5H	bPb9903; 2.2-2.8	
72	3HS	41,8	bPb7002, bPb0312, bPb4859		SFG K+S	Hö			bPb0312; WGr		bPb0312 und bPb4859; MQI	
74	3HS	50,4	bPb4660	KL S		TKM TI		<i>bPb7989 (50,4 cM) - bPb4660; Äz Salz</i>				
75	3HS	51,4 - 51,6	bPb7938, bPb2993, bPb5892, bPb2910		SL S, STG K	HA TI			bPb 2910; SFG und RWC			
79	3HC	68,0 - 72,2	bPb2394, bPb2433, bPb0040, bPb3805		WL TI, WFG S	Wt, KgwPf S, KzPf S+TI	Wax		bPb3805; WTG			
80	3HL	78,6	bPb8410, bPb3317			Hö, HA K+TI, KgwPf+KzPf S+TI, Ägw+TKMPf+ TKM S	Sh, Hö				bPb3317; Fria	
82	3HL	84,9	bPb8024			Ägw TI, TKMPf+TKM S+TI	Äl, TKM K					
83	3HL	97,4	bPb6722		WFG S			bPb6722; Äl S			bPb6722; Visc	
84	3HL	100,8	bPb3278, bPb2406, bPb2630		SFG+STG TI				bPb3278; HA			
87	3HL	118,6 - 118,7	bPb4925, bPb1961		WTG K+S, STG K	Wt, Kz S+TI			bPb1961; HA			
88	3HL	133,5	bPb8978		WL+SL TI, WFG+WTG S	HA K, Ägw TI		<i>bPb1961-bPb6504 (133,5 cM); Äz K</i>				
89	3HL	138,9	bPb4830	KL+SL K	SL+SFG+ST	HA TI	Ägw K, Kz K+S		bPb4830; RWC			

4 Diskussion

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Folientunnel	Feldexperiment	Xue (2009), Xue (2010)	Naheif (2009)	Pswarayi (2008)	Matthies (2010)	Beattie (2010)
					G K							
91	3HL	142,8	bPb4564			Ägw K+S	Ägw K, Kz K+S	<i>bPb 3634 (140,3 cM)- bPb4564 (142,8 cM); Hö K</i>			bPb4564; KF, 2.2- 2.8	bPb6249 bei 143 cM; Fextr
92	3HL	145,5	bPb4156, bPb5298, bPb5396		SL S	HA S		<i>bPb4564 (142,8 cM) - bPb0049 (147,9 cM); Hö Salz</i>			bPb4156, bPb5298, bPb5396; KF, 2.2, VZ45	
93	3HL	146,8	bPb5129, bPb7833		WFG K						bPb5129 und bPb7833; KF, VZ45	
95	3HL	148,0	bPb4739		STG TI				bPb6228 und bPb8021 bei 148,0 cM; HA, Prol, bPb5312 bei 148,8 cM; WFG,WTG			
96	3HL	154,2	bPb0200		WL K	Bl, Wt, TKMPf S	Hö	<i>bPb-8419 (153,5 cM)- HVM62 (155,5 cM); PTG K</i>			bPb0200; KEr, MWE	
100	3HL	167,3	bPb4112				TKM K				bPb4112; TKM, M RP, Visc, Fria	
102	3HL	178,1	bPb9923, bPb7247, bPb3933, bPb7738	KL TI, SL S+TI, KR K+S+TI		HA TI, TKM S+TI, TKMPf S			bPb7247 bei 178,6 cM; WL, HA		bPb3933; GF, 2.2- 2.5, solN, solP, VZ45	
105	4HL	14,6	bPb8569, bPb1469		WL K						bPb8569; VZ45, FiAt, bPb1469; FiAt	
109	4HL	60,0	bPb1408		STG TI	Hö	Hö	<i>bPb8437 (60,0 cM) - bPb0130 (65,3 cM); Äz Salz</i>	bPb1408; WL, WFG, Prol, WGr, RWC			
110	4HL	60,6	bPb6640, bPb6404, bPb6611		WL S	HA K+TI, Ägw K, KzPf TI		<i>bPb8437 (60,0 cM) - bPb0130 (65,3 cM); Äz Salz</i>				
111	4HL	61,2	bPb1762, bPb8896		SFG+STG TI		Wax, Ägw K	<i>bPb8437 (60,0 cM) - bPb0130 (65,3 cM); Äz Salz</i>				
112	4HC	65,3 - 65,6	bPb2427, bPb4183, bPb3268	WL TI		Kz S	Ägw S	<i>bPb1278 (65,6 cM)- bPb3512 (67,9 cM); HA K, Äz Salz; bPb1278 (65,6 cM)- bPb3512 (67,9 cM); HA Salz; bPb8437 (60,0 cM) - bPb0130 (65,3 cM); Äz Salz</i>	bPb4990 bei 64,2 cM; STG, HA		bPb2427; VZ45	

4 Diskussion

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Folientunnel	Feldexperiment	Xue (2009), Xue (2010)	Naheif (2009)	Pswarayi (2008)	Matthies (2010)	Beattie (2010)
113	4HC	67,9	bPb9504		WFG+SFG+ WTG K+TI			<i>bPb1278 (65,6 cM)- bPb3512 (67,9 cM); HA Salz</i>	bPb9504; WL			
114	4HL	72,2	bPb6872, bPb6949		WL K+TI, WFG TI				bPb6949; WGr	bPb6949; KEr SYR5H	bPb6949; M_RP, Extr	
116	4HL	93,6	bPb8701, bPb1329	KR TI		Hö, HA S+TI	TKM K				bPb8701 und bPb1329; Fria	
119	4HL	104,9	bPb0610, bPb1999		WFG+WTG K	Wt, Hö, Ägw K	Wt					
122	4HL	145,1	bPb5265		WL K+TI, SFG S							
123	5HS	1,7	bPb9562	KL K	WTG TI						bPb9562; KEr, MWE, KF, GF, VZ45	
126	5HS	15,4	bPb1909		WL S	Bl					bPb1909; TKM, 2.2, 2.2-2.5, 2.8	
127	5HS	21,5	bPb6568			KzPf TI	TKM TI		bPb1807 bei 21,5 cM; WFG, WTG		bPb6568; Visc	bPb0351 bei 21 cM; Fextr
129	5HS	44,0	bPb2424			HA S	Wax			bPb9163 bei 44,0 cM; KEr ESP4N und SYR5H		
132	5HL	56,8	bPb7627, bPb6260	WL S+TI, KL K		Bl, TKMPf S+TI, TKM K+S	Ägw K+S, Kz K+S				bPb6260; MWE, Visc, Extr, VZ45, MQI	
133	5HL	57,0	bPb4210, bPb0949, bPb8929, bPb8675, bPb0786, bPb1046		SL K	Wt, Hö			bPb0786; WFG, WTG, WGr			
134	5HL	57,7	bPb1159	KR S	WFG K		Lg, Hö, Äl			bPb3852 bei 58,0 cM; KEr ESP4H und SYR5H		
135	5HL	70,7 - 71,0	bPb2147, bPb4067, bPb9618, bPb0686, bPb7763	SL K		Ägw+Kz TI			bPb4040; STG	bPb2147; KEr SYR5H und SYR4N	bPb6438; Col	bPb6438; Fext
136	5HL	75,1 - 76,8	bPb7561, bPb0709		WL S	TKMPf+TKM K					bPb7561 und bPb0709; VZ45	
138	5HL	97,9 - 98,2	bPb2425, bPb4698, bPb9476, bPb8101	KL K	SL K, SFG+STG K+TI	HA K, Ägw+TKM+Kz S	Ägw K, Kz K+S	bPb2425- bPb9476; Kz S			bPb4698, bPb9476, bPb8101; Visc, Fria	
139	5HL	101,3	bPb7395, bPb8022, bPb5596	WL K, KR TI	WTG TI	KzPf+Kz K+S					bPb5596; solP	
141	5HL	120,4	bPb8553, bPb2325, bPb7854		WL S	TKMPf K, TKM K+S	TKM K			bPb2335; KEr SYR4N	bPb8553; VZ45, bPb2325; TKM,	

4 Diskussion

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Folientunnel	Feldexperiment	Xue (2009), Xue (2010)	Naheif (2009)	Pswarayi (2008)	Matthies (2010)	Beattie (2010)
											2.8	
142	5HL	126,4 - 126,8	bPb8731, bPb7953, bPb4758, bPb0071	KL+KR TI, WL+SL K	STG K	Bl, Wt, Hö, HA+KgwPf K, KzPf K+TI, TKM TI			bPb7569 bei 126,0 cM; HA, WGr		bPb4758 und bPb0071; TKM, 2.8	
143	5HL	133,5	bPb8462	KL K	WFG S							
144	5HL	134,9	bPb2960				Wt			bPb2960; WFG		
145	5HL	139,0	bPb6578, bPb4970, bPb4318, bPb1420		WL K+TI, SL K	Bl, TKMPf TI			bPb7277 bei 139,5 cM; WTG;			
146	5HL	140,7	bPb1494	SL S	WFG+WTG TI		Kz K+S, TKM K				bPb1494; K_RP	
149	5HL	162,6	bPb6195		SL K	HA TI, TKMPf S					bPb6195; M_RP, solP, Extr, Fria, VZ45, MQI	
150	5HL	163,6 - 163,8	bPb5854, bPb2314	WL K+S+TI, SL S+TI					bPb2314; STG		bPb2314; VZ45, MQI	
151	5HL	166,1 - 166,6	bPb6179, bPb3138		WL K, WTG K+TI, STG TI						bPb6179; K_RP, M_RP, solP, Col, Extr, Fria, MQI	
152	5HL	168,4	bPb4595, bPb0835		WTG K+TI	TKMPf K					bPb4595 und bPb0835; K_RP, M_RP, solP, Col, Extr, Fria, MQI	
155	5HL	187,0 - 188,8	bPb4809, bPb7008		SFG K, STG S						bPb4809; 2.2-2.5	
156	5HL	188,8 - 191,0	bPb5766, bPb7360, bPb6124	KR TI		KgwPf S	Sh, Ägw S					bPb6124; α - amylase, β -glucan, diastatic power, Fextr, solP
157	6HS	9,1 - 9,8	bPb8135, bPb9065		WL K+TI	Hö		<i>bPb7323 (5,4 cM) -bPb2751 (14,3 cM) KEr Salz</i>	bPb8135; WFG, WTG		bPb9065; KEr, MWE	
158	6HS	13,8	bPb1009			Hö	TKM K	<i>bPb1009; Äz K; bPb7323 (5,4 cM) -bPb2751 (14,3 cM) KEr Salz</i>	bPb1009; WTG, OP			
161	6HS	38,0	bPb2058, bPb3427, bPb6457, bPb9807	WL+KL+SL TI	WTG TI	Ägw K+S, Kz K+S, TKMPf+TKM S	Ägw+Kz K+S	<i>bPb6421- bPb-3921(38,2 cM); Äz Salz</i>	bPb3427; HA		bPb2058; KEr, MWE, bPb3427; 2.8, Visc, bPb6457; 2.2-2.5, 2.8, Visc	
162	6HS	58,6	bPb7179		SL K				bPb7179; HA	bPb0037 bei 58,0 cM; KEr SYR5N		

4 Diskussion

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Folientunnel	Feldexperiment	Xue (2009), Xue (2010)	Naheif (2009)	Pswarayi (2008)	Matthies (2010)	Beattie (2010)
163	6HS	60,9	bPb3746		SFG S						bPb3746; 2.8	
164	6HS	65,2	bPb3487	SL S							bPb3487; KF, GF	
165	6HS	68,2 - 68,5	bPb5698, bPb9082, bPb2593, bPb0019, bPb1657, bPb0055, bPb3722	KL+SL K	WL K+S, SL K, STG K+TI	Hö, HA K+S+TI, KgwPf+KzPf K, Kz TI		bPb9082 ('09 und '10); Hö	bPb3722; WFG, WTG, bPb0730; STG, HA	bPb1105 bei 68,8 cM; KEr SYR4N	bPb9082; MWE, TKM, 2.2.2-2.5, 2.8, K_RP	
166	6HS	70,6	bPb9051, bPb6142, bPb1466	SL K+S		Hö, TKM TI					bPb9051; MWE, 2.2-2.5, 2.8, bPb1466; 2.2-2.5, 2.8, Visc	
168	6HS	74,3	bPb3068, bPb4369, bPb4409, bPb1256	WL TI	WL TI, SL S	Bl, HA S+TI, Ägw K			bPb3068; WGr	bPb3068; KEr SYR4N	bPb1256; hl	bPb1256; NFNB
169	6HL	84,6 - 84,8	bPb6607, bPb5903, bPb5778, bPb4125	WL K	SFG S, STG S+TI	Hö, KgwPf K	An				bPb6607 und bPb4125; Col, bPb5903 und bPb5778; GF	
170	6HL	97,2	bPb4178, bPb0451		WTG K	Hö, TKM TI				bPb4178; KEr SYR4N		
171	6HL	107,7	bPb6477, bPb9063	KL K	SL+SFG S	TKM K	Sh, Bl, Wax, Hö, Äl				bPb6477; VZ45	
172	6HL	110,1	bPb6385, bPb5234, bPb2062	KL K		KgwPf S						bPb7209 bei 110,1 cM; Fextr
173	6HL	122,7	bPb4269, bPb2054, bPb5748				TKM K+S				bPb4269 und bPb5748; VZ45	
175	6HL	132,8	bPb1279	KR K	WL S, WTG K	Bl, Wt, HA K, Ägw+TKM TI	TKM TI	<i>bPb1103 (131,5 cM) - bPb3536 (132,8 cM); Na+ Konz. Salz</i>				
176	6HL	134,1 - 134,6	bPb6727, bPb9285		SL S	Wt	Bl, Wax, TKM S				bPb9285; 2.2-2.5, solN	
178	6HL	137,6 - 137,8	bPb6875, bPb3760, bPb6677, bPb0443, bPb2940, bPb2863, bPb0403	KL S	WTG K	Wt, Ägw+KzPf K, Kz K+S	Sh, Ägw+Kz K+S				bPb6677; M_RP, bPb0443; 2.2, bPb2940; Col, bPb2863; M_RP	
181	7HS	3,0	bPb2718, bPb7004, bPb6170, bPb8272, bPb3127, bPb5259		SL K, WFG K+S, SFG+STG K, WTG S+TI	KzPf K					bPb8272; VZ45	
182	7HS	3,5	bPb3732, bPb7038		WL K+TI, SL K, WFG+SFG+ WTG+STG	HA S+TI, Kgw Pf S, Kz TI	TKM+Kz K				bPb3732; Visc	

4 Diskussion

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Folientunnel	Feldexperiment	Xue (2009), Xue (2010)	Naheif (2009)	Pswarayi (2008)	Matthies (2010)	Beattie (2010)
					K+S							
183	7HS	5,0	bPb0844, bPb4445	WL S, KL+SL S+TI, KR S	SL K	HA K, KzPf S						bPb8084 bei 5 cM; α-amylase
187	7HS	16,2	bPb3718, bPb0179	KR S					bPb6029 bei 16,2 cM; RWC		bPb3718 und bPb0179; KF	
189	7HS	17,0 - 17,1	bPb8043, bPb1994			Bl, HA TI, Kz K	Äl, Kz K				bPb8043 und bPb1994; solN, Col	
190	7HS	35,0 - 35,2	bPb8660, bPb5172, bPb6747, bPb5494, bPb1806		SL K+S+TI, WFG TI, STG S	Bl, Wt, Hö, TKMPf+TKM+ Kz TI			bPb2478 bei 35,2 cM; STG, bPb2828 bei 36,5 cM W-S- Vh		bPb8660; Visc, bPb5494; KEr, MWE, KF, GF, solN, bPb1806; KEr, MWE, VZ45	
192	7HS	42,7	bPb9601		WL S	Hö, KgwPf K	Bl	bPb9601; Kz K+S, KEr S			bPb9601; Visc	
193	7HS	50,3	bPb6821		WTG TI			<i>bPb6821 (50,2 cM)- bPb1209 (55,7 cM); Äz Salz</i>			bPb6821; 2.2-2.5	bPb6821; Fria
194	7HS	55,8	bPb1209		WL TI	TKM TI		<i>bPb6821 (50,2 cM)- bPb1209 (55,7 cM); Äz Salz</i>				
195	7HS	65,9	bPb4541	WL K+S	WL K+S					bPb4541; KEr SYR5H	bPb4541; solN, solP, VZ45, FiAt	
196	7HS	78,2 - 79,2	bPb1447, bPb8051, bPb5599		STG S, SFG+STG TI	HA TI	TKM K				bPb1447; 2.2, Visc, Fria	bPb5599; Fria
199	7HS	84,8	bPb2097		SFG+STG K+TI		Wax				bPb2097; VZ45	
200	7HS	85,0	bPb1770, bPb7603			Ha S	Lg			bPb1770; KEr SYR5H	bPb7603; Extr, MQI	bPb2379 bei 85 cM; NFNB
201	7HS	87,4 - 87,6	bPb3227, bPb7915		WL S, SL S+TI, SFG TI		Bl, Lg		bPb7915; RWC			
202	7HS	91,0 - 91,4	bPb0125, bPb7875, bPb8020, bPb5126		WL S, SL S+TI, SFG+STG TI	KzPf S	Bl					
203	7HL	94,2	bPb7517		STG K+S	KgwPf S+TI, Ägw K+St			bPb9912 bei 94,4 cM; WGr			
204	7HL	106,6 - 106,9	bPb4191, bPb0202, bPb6214	KL+SL K	SL TI, WFG K+S+TI, SFG K+TI, WTG+STG TI	Bl, HA S, TKM TI, Kz K					bPb4191; Visc, bPb0202; TKM	

4 Diskussion

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Folientunnel	Feldexperiment	Xue (2009), Xue (2010)	Naheif (2009)	Pswarayi (2008)	Matthies (2010)	Beattie (2010)
205	7HL	123,1	bPb0182			KzPf TI, Kz K+TI	Äl	bPb0182; Äz S			bPb0182; solN	
206	7HL	125,4	bPb4389		SL TI	KgwPf+Ägw+KzPf K+TI, TKM TI	Sh, Bl		bPb0182; RWC	bPb4389; KEr ESP4N	bPb4389; K_RP	
208	7HL	140,9	bPb8644			Hö, TKM TI	Lg		bPb5923 bei 140,9 cM; WFG und WTG			
209	7HL	149,4 - 150,6	bPb9563, bPb3226, bPb2693	WL S, SL S+TI, KR TI		KzPf K			bPb5898 bei 149,4 cM; RWC		bPb9563; FiAt	
210	7HL	159,1 - 159,2	bPb5403, bPb5556, bPb9865, bPb2620, bPb9704		WL K	HA+KgwPf+KzPf TI			bPb9865; STG	bPb5556; KEr SYR5N		
211	7HL	160,2 - 160,7	bPb4419, bPb3566		STG TI						bPb4419 und bPb3566; solN, Fria	

Nr.- Locusnummer, Chr- Chromosom (S- kurzer Arm, L- langer Arm, C- in Centromerregion), Pos-Position in cM; Merkmalsabkürzungen der vorliegenden Studie in Tab.2

Weitere Merkmale in mehreren Studien: Äz- Ährenanzahl pro Linie, Fria- ‚Friability‘ (Malzmürbigkeit), Ker- Korntrag, solP- ‚soluble protein‘ (löslicher Proteinanteil),

Xue et al. (2009): Na⁺:K⁺-Verhältnis, PTG – Pflanzentrockengewicht

Naheif (2009): Prol- Prolingehalt, OP- Osmotisches Potential, RWC- relativer Wassergehalt, WGr- Welkegrad, W-S-Vh- Wurzel-Spross Verhältnis, WVo- Wurzelvolumen

Pswarayi et al. (2008): ESP- Spanien, SYR- Syrien; 4 bzw 5 – 2004 bzw. 2005; N- Niedrigertragsumgebung, H- Hohertragsumgebung

Matthies et al. (2010 unveröffentlicht): Col- Kochfarbe, Extr – Extraktergiebkeit des Malzes, FiAt- ‚final attenuation‘ (Endvergärungsgrad), GF- ‚glume finess‘ (Spelzenfeinheit), KF- Kornausbildung, K_RP- Rohprotein im Korn, MQI- Malzqualitätsindex, M_RP- Malzrohprotein, MWE- Marktwarenertrag, solN- löslicher Stickstoffanteil, VZ45- Verhältniszahl 45, Visc- Viskosität, Anteil an den Siebfractionen <2,2mm, >2,5mm, >2,8 und 2,2 bis 2,5mm: 2.2, 2.5, 2.8 bzw.2.2-2.5

Beattie et al. (2010): α-amylase, β-glucan, Fextr – Feinextrakt, diastatic Power, NFNB- Resistenz für Netzfleckenkrankheit, Protein - Proteingehalt

Zusammenfassung

Mit der vorliegenden Arbeit wurden die Vorteile von genomweiten Assoziationsstudien gegenüber QTL-Studien in bi-parentalen Populationen eindrücklich aufgezeigt. Die in der vorliegenden Arbeit genutzte diverse Gerstenkollektion hat ein schnell abfallendes LD schon innerhalb nur eines Centimorgans, so dass eine feine Auflösung der gefundenen Loci erreicht wird. Ihre Populationsstruktur ist komplex und beinhaltet die Trennung von Wild- und Kulturgersten, zwei- und sechszeiligen Genotypen sowie verschiedener Herkünfte. In Wildgerste fällt das LD etwas schneller ab als in Kulturgerste. Besonders deutlich war der Unterschied bei Markerpaaren in vollständigem LD, der in den Wildgersten erheblich niedriger lag. Auch in anderen Studien wurde dieser Umstand festgestellt. Angesichts des schnell abfallenden LDs in Gerste wird für genomweite Assoziationsstudien in Zukunft eine deutlich höhere Markerabdeckung von Nöten sein. Durch die Vielzahl unterschiedlicher Genotypen gab es für alle Merkmale eine hohe Varianz auf phänotypischer Ebene. Zusammen mit der Variabilität auf genotypischer Ebene konnten deshalb für alle Merkmale Loci identifiziert werden. Dabei gab es bei der Berechnung der Assoziationen modell- und merkmalsabhängige Unterschiede. Das MLM ergab in den meisten Fällen weniger signifikante Assoziationen als das GLM. Im GLM allein war führte die Verwendung der Q-Matrix zu mehr signifikanten Assoziationen als die Hauptkoordinatenmatrix. Beim MLM mit Einbezug der Kinship-Matrix zeigte sich solch ein Unterschied nicht.

Es erwies sich, dass das Zusammenspiel der einzelnen potentiell Trockentoleranz determinierenden Merkmale komplex ist. Hervorzuheben sind die längeren Wurzeln der Wildgersten, die eine morphologische Adaptation an trockene Gebiete darstellt, in denen in der Tiefe Wasser erreicht und somit Stress vermieden werden kann. Wildgerste hat geringere Wurzelgewichte, dafür aber lange Wurzeln, Kulturgerste höhere Gewichte aber kürzere Wurzeln. Wurzelmerkmale sind zu Loci auf allen Chromosomen assoziiert. Hervorzuheben ist aber ein Locus für die Wurzellänge auf 7H (Nr. 195), welcher mit der Wurzellänge in der Stress- und Kontrollvariante beider früher Entwicklungsstadien gekoppelt ist. Ein Teil der Loci für Wurzelmerkmale stimmte mit denen einer anderen Assoziationsstudie in einer mehrheitlich aus Wildgersten bestehenden Population überein. Diese Loci sind potentiell wertvoll für die weitere Züchtung. Von allen 211 identifizierten Loci stimmten insgesamt 137 mit anderen Studien, die DArT-Marker nutzten, überein. Oft, aber nicht immer, sind sie mit ähnlichen Merkmalen assoziiert. Das Zusammenspiel der einzelnen Merkmale muss noch genauer untersucht werden, möglicherweise in einem einfacheren genetischen Hintergrund, z.B. in bi-

Zusammenfassung

parentalen Populationen. Es wurden außerdem Loci gefunden, für die möglicherweise Dehydrine die ursächlichen Gene darstellen. Dies sind die Loci Nr. 88 (3HL), 109 – 112 (4HL), 146 – 150 (5HL), 165 und 168 (6HS). Weiterhin wurden sieben Loci, die mit in QTL-Intervallen liegenden SSRs in Beziehung stehen können, identifiziert. Sie liegen auf 2HL (Nr. 48, 49 und 54), in der Centromerregion von 3H (Nr. 79) sowie auf 5HL (Nr. 132, 143 und 155). Einige Loci waren mit dem Ertrag in mehreren Studien in sehr unterschiedlichen genetischen Hintergrund assoziiert. Sie stellen ebenfalls eine nützliche Ressource für die weitere Züchtung dar. Zwischen Loci aus dem adulten Stadium und Loci aus dem Sämlings- und Keimlingsstadium gab es viele Überschneidungen. Es erwies sich somit als wertvoll, Trockentoleranz nicht nur in einem Stadium zu untersuchen, weil sonst das komplexe genetische Zusammenspiel der einzelnen Merkmale verborgen bliebe. Um das Verständnis dieser vielfältigen Interaktionen zu erhöhen, sind aber wesentlich mehr Untersuchungen nötig. Diese Studie stellt eine gute Ausgangsposition dar, aus welcher sich neue Fragestellungen hinsichtlich der Komplexität und des Zusammenwirkens unterschiedlicher Mechanismen der Trockentoleranz ergeben. Mehr Konsensuskarten von DArT-Markern und anderen Markerformen sind erforderlich, um bessere Vergleiche zwischen QTL- und Assoziationsstudien durchführen zu können.

Summary

With this work the benefits of genomwide association studies compared to QTL-studies in bi-parental populations were made clearly visible. The diverse barley collection used in this work shows a rapid LD-decay already within one centimorgan, resulting in a fine resolution of the identified loci. The population structure is complex and includes a separation towards wild and cultivated barley, two and six row barley as well as towards origin. The LD decay in wild barley is slightly more rapid than in cultivated barley. Their difference becomes most visible in the number of pairs in total LD, which were in wild barley far less than in cultivated. The faster decay in subsp. *spontaneum* was already recognized in other studies. Regarding the fast LD decay in barley, it is clear a much higher marker number for genomwide association studies is required in future for genomwide studies.

There was a high phenotypic variance for all traits due to the high number of diverse genotypes. Because of that and the genotypic variance loci for all traits could be identified. The results of associations showed dependence on the choice of the used model and on the trait. In most cases there were less significant associations with the MLM than with the GLM. Regarding only the GLM, the GLM including the Q-Matrix lead to more significant associations as when the principal coordinate matrix was included. There were no differences between using Q-Matrix or PCA regarding only the MLM:

The interaction of potential drought tolerance determining traits proved to be complex. It is important to emphasize the longer roots in wild barley, that are a morphologic adaptation to dry areas and make water in the depth accessible and therefore avoid drought stress. Wild barley has lower root weights but longer roots, whereas cultivated barley has shorter roots but higher root weights. Root traits are associated to all chromosomes. One locus for root length on 7H (No.195) should be mentioned, which is associated with root length in control and stress conditions in both juvenile stages. Some of the loci for root traits were in accordance with another association study in a collection of mainly wild barley genotypes. They represent a valuable source for breeding. Out of all 211 identified loci for all traits, 137 were found in accordance with other studies using DArT-markers. Not always but often, they are associated with similar traits. The interaction of the associated traits should be further investigated, possibly in an easier genetic background, e.g. in bi-parental mapping populations. Furthermore, loci were found, where a dehydrin may represent the causing gene. These are loci no. 88 (3HL), 109 – 112 (4HL), 146 – 150 (5HL), 165 and 168 (6HS). Additionally, seven loci were identified, that may be in close relationship with SSR-markers in QTL-intervals of other studies. They are located on 2HL (No. 48, 49 and 54), in the

Summary

centromeric region of 3H (No. 79) as well as on 5HL (No. 132, 143 and 155). Some of the loci were associated with yield in different studies using very different germplasm. They represent a valuable resource for future breeding. There were many common loci between loci in juvenile and adult stage that indicates the usefulness of investigating drought tolerance in more than one developmental stage, as otherwise the complex genetic interaction of traits could not be seen. To deepen the understanding of these interactions further research in that area is necessary. The present study represents a good starting point for those questions but also leads to new questions about the complexity and the interaction of different mechanisms for drought tolerance. A higher number of consensus maps of DarTs and other markers are required for a better comparison between QTL and association studies.

Danksagung

An erster Stelle möchte ich mich von ganzem Herzen bei meinem wunderbaren Betreuer Herrn Dr. Andreas Börner bedanken. Ich wüsste nichts, was hätte besser laufen sollen. Es wurden mir nie ‚rollende Steine‘ in den Weg gelegt sondern immer alles an Unterstützung gegeben, was möglich war. Vielen Dank dafür, ich werde an diese Zeit immer mit den besten Erinnerungen zurückdenken. Ich bedanke mich ebenfalls bei allen Kollegen des PlantResource- Projektes für den Austausch und die gute Zusammenarbeit. Dies gilt besonders für Dr. Fruzi Balint und Dr. Andras Balint. Ich möchte mich weiterhin bei allen Kollegen der Arbeitsgruppe Ressourcengenetik und Reproduktion bedanken. Besonders bei Dr. Annette Weidner und Dr. Ulrike Lohwasser, die mir immer mit Rat und Tat zur Seite standen und mir auch als Freundinnen privat lieb und teuer geworden sind. Auch Michael Grau möchte ich für so manches längere Gespräch danken und für das Aushalten der Witze auf seine Kosten bei diversen Arbeitsgruppenfeiern. Bei Frau Voß und Frau Marlow möchte ich mich für die Hilfe bei der Versuchsdurchführung herzlich bedanken. Riesengroßer Dank gilt noch einmal im Besonderen meiner Kollegin und Freundin Dr. Anke Dittbrenner, ohne deren tatkräftige Unterstützung im Kampf mit der Formatierung dieser Arbeit sowie des geduldigen Anhörens diverser Unmutsäußerungen, diese Dissertation jetzt so nicht existieren würde. Ich werde diese Hilfe in Form von Rotwein- und Schokoladengelagen wieder abzutragen versuchen. Natürlich muss ich mich auch bei den deutschen Schokoladenherstellern bedanken, die in Dissertationsschreibzeiten ein existentielles Nervennahrungsmittel anbieten. Dr. Inge Matthies möchte ich herzlich für den oftmals nötigen Rat während des Einarbeitens in die Assoziationsgenetik danken sowie für die wertvollen Ratschläge beim Schreiben dieser Arbeit. Sie wurden in Form von Kringeln, lachenden oder weinenden Smilies sowie dem Wort ‚kürzen‘ mit Ausrufezeichen in einem satten Rotton zu Papier gebracht. Dank der Schokoladenhersteller bin ich darob nicht verzweifelt sondern sehr dankbar, denn sie hatte in den allermeisten Fällen recht. Ich danke allen Helfern im IPK, Herrn Schreiber, Herrn Marlow, allen Gärtner und Gärtnerinnen, welche bei den Versuchen zur Seite gestanden haben und nicht zu vergessen den Putzfrauen, die das Bürochaos zu ertragen hatten. In der Reihenfolge des Textes zuletzt aber ganz bestimmt nicht im realen Leben, möchte ich meinen Eltern danken sowie meiner besseren Hälfte Mirko. Zum einen, weil alles was aus mir geworden ist, ihnen zu verdanken ist, zum anderen, weil sie oft zugunsten meiner Arbeit zurückgesteckt haben. Ohne die Liebe, die Kochkünste und die hundertprozentige Unterstützung des Mannes an meiner Seite, hätte ich diese Arbeit nie geschafft. Dankeschön für alles.

Abkürzungsverzeichnis

ABA	Abscisinsäure
AFLP	Amplified fragment length polymorphism
An	Anthocyangehalt an den Nodien
ANOVA	Analysis Of Variance
Aqua dest.	destilliertes Wasser
AS-LR-6	sechszeilige Landrassen aus Asien (Dendrogrammgruppierung)
Ägw	Ährengewicht
Äl	Ährenlänge
BC	Backcross
Bl	Blüte
cM	Centimorgan
DArT	Diversity Arrays Technology
DH	Doppelt Haploid
ERF	Ethylene Response Factor
Extr	Extraktierbarkeit des Malzes
G x E	Umwelt-Genotyp-Interaktion
GC	Genomic control
GF	Glume Finess
GLM	Generalisiertes Lineares Modell
H	Hohertragsumgebung
HA	Halmanzahl
HI	Harvest Index
Hö	Pflanzenhöhe
ICARDA	International Centre for Agricultural Research for the Dry Areas
InDels	Insertions-Deletions
IPK	Leibniz Institut für Pflanzengenetik und Kulturpflanzenforschung
K	Kontrollvariante
KgwPf	Gesamtkorngewicht je Pflanze
KI	Kaliumiodid
KL	Koleoptillänge
KP	Kirschplantage
KR	Keimrate
Kv-2	Zweizeilige Kultivare (Dendrogrammgruppierung)
Kv-WG-2	Zweizeilige Wildgersten und Kultivare (Dendrogrammgruppierung)
Kz	Kornzahl
KzPf	Gesamtkornzahl je Pflanze
LD	Linkage Disequilibrium
LE	Linkage Equilibrium
LEA	Late embryogenesis abundant
Lg	Lagerungsneigung
MAGIC	Multi-parent Advanced Generation Inter-Cross
MAF	Minor Allele Frequency
MAS	Markergestützte Selektion
MCMC	Markov Chain Monte Carlo' Algorithmus
MLM	gemischtes lineares Modell
N	Niedrigertragsumgebung
NA-6	Sechszeilige Landrassen und Kultivare aus Nordafrika (Dendrogrammgruppierung)
NAM	Nested association mapping

Abkürzungsverzeichnis

NIL	Near isogenic line
PCA	Principal Component Analysis
PCoA	Principal Coordinate Analysis
PEG	Polyethylenglycol
PIC	Polymorphismusinformationsgehalt
Pop	Population
QTL	Quantitative Trait Locus
RAPD	Random amplified polymorphic DNA
RFLP	Restriction fragment length polymorphism
RIL	Rekombinante Inzuchtlinien
RWC	Relativer Wassergehalt
S	Stressvariante
SA	Structured Association
SB	Selkenbreite
SFG	Sprossfrischgewicht
Sh	Schossen
SL	Sprosslänge
SNP	Single nucleotide polymorphism
SSR	Simple Sequence Repeats'
STG	Sprosstrockengewicht
STS	Sequence Tagged Site
subsp.	Subspezies
TI	Toleranzindex
TKM	Tausendkornmasse (Hauptähre)
TKMPf	Tausendkornmasse der Körner einer Pflanze
Wax	Wachsschicht
WFG	Wurzelfrischgewicht
WG	Wildgersten (Dendrogrammgruppierung)
WL	Wurzellänge in cm
Wt	Wuchstyp
WTG	Wurzeltrockengewicht

Literaturverzeichnis

- Agrama, H.A, Eizenga, G.C, Yan, W. 2007. Association mapping of yield and its components in rice Cultivars. *Mol Breeding* 19:341–356.
- Agarwal, M., Shrivastava, N., Padh, H. 2008. Advances in molecular marker techniques and their applications in plant sciences. *Plant Cell Rep* 27:617–631. doi: 10.1007/s00299-008-0507-z.
- Akbari, M., Wenzl, P., Caig, V., Carling, J., Xia, L., Yang, S., Uszynski, G., Mohler, V., Lehmensiek, A., Kuchel, H., Hayden, M.J., Howes, N., Sharp, P., Vaughan, P., Rathmell, B., Huttner, E., Kilian, A. 2006. Diversity arrays technology (DArT) for high-throughput profiling of the hexaploid wheat genome. *Theor Appl Genet* 113:1409–1420.
- Alsop, B.P., Farre, A., Wenzl, P., Wang, J.M., Zhou, M.X., Romagosa, I., Kilian, A., Steffenson, B.J. 2010. Development of wild barley-derived DArT markers and their integration into a barley consensus map. doi: 10.1007/s11032-010-9415-3.
- Amri, A., Ouammou, L., Nassif, F. 2005. Barley-based Food in Southern Morocco. Grando, Stefania and Helena Gormez Macpherson (eds.). 2005. Food Barley: Importance, Uses and Local Knowledge. Proceedings of the International Workshop on Food Barley Improvement, 14-17 January 2002, Hammamet, Tunisia. ICARDA, Aleppo, Syria, S. 22 – 28.
- Aranzana, M.J., Kim, S., Zhao, K., Bakker, E., Horton, M., Jakob, K., Lister, C., Molitor, J., Shondo, C., Tang, C., Toomajian, C., Traw, B., Zheng, H., Bergelson, J., Dean, C., Marjoram, P., Nordborg, M. 2005. Genome-wide association mapping in *Arabidopsis* identifies previously known flowering time and pathogen resistance genes. *PLoS Genetics* 1 (5):e60.
- Araus, J.L., Slafer, G.A., Reynolds, P.M., Royo, C. 2002. Plant Breeding and Drought in C3 Cereals: What Should We Breed For? *Annals of Botany* 89:925-940.
- Azhaguvel, P. und Komatsuda, T. 2007. A Phylogenetic Analysis Based on Nucleotide Sequence of a Marker Linked to the Brittle Rachis Locus Indicates a Diphyletic Origin of Barley. *Annals of Botany* 100:1009–1015.
- Babb, S. und Muehlbauer, G.J. 2003. Genetic and morphological characterization of the barley *uniculm2* (*cul2*) mutant. *Theor Appl Genet* 106:846–857.
- Badr, A., Müller, K., Schäfer-Pregl, R., El Rabey, H., Effgen, S., Ibrahim, H.H., Pozzi, C., Rohde, W., Salamini, F. 2000. On the origin and domestication history of barley (*Hordeum vulgare*). *Mol. Biol. Evol.* 17 (4):499–510.
- Baena-Gonzalez, E. und Sheen, J. 2008. Convergent energy and stress signalling. *Trends Plant Sci* 13:474–482.
- Baum, M., Grando, S., Backes, G., Jahoor, A., Sabbagh, A., Ceccarelli, S. 2003. QTLs for agronomic traits in the Mediterranean environment identified in recombinant inbred lines of the cross 'Arta' x *H. spontaneum* 41-1. *Theor Appl Genet* 107:1215–1225.

Literaturverzeichnis

- Bauer, A.M., Hoti, F., von Korff, M., Pillen, K., Leon, J., Sillanpää, J. 2009. Advanced backcross-QTL analysis in spring barley (*H. vulgare* ssp. *spontaneum*) comparing a REML versus a Bayesian model in multi-environmental field trials. *Theor Appl Genet* 119:105–123. doi 10.1007/s00122-009-1021-6.
- Beattie, A.D, Edney, M.J., Scoles, G.J., Rossnagel, B.G. 2010. Association Mapping of Malting Quality Data from Western Canadian Two-row Barley Cooperative Trials. *Crop Sci.* 50:1649-1663. doi: 10.2135/cropsci2009.06.0334.
- Bennett, M.D.; Finch, R.A.; Barclay, I.R. 1976. The time rate and mechanism of chromosome elimination in *Hordeum* hybrids. *Chromosoma* 54:175-200.
- Blum, A.. 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilisation. *Euphytica* 100:77–83.
- Blum, A. 1996. Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. *Plant Growth Regulation* 20:135-148.
- Blum, A., Poyarkova, H., Golan, G., Mayer, J. 1983a. Chemical desiccation of wheat plants as a simulator of post-anthesis stress: Effects on translocation and kernel growth. *Field Crops Res* 6:51-58.
- Blum, A., Mayer, J., Golan, G. 1983b. Chemical desiccation of wheat plants as a simulator of post-anthesis stress, II. Relations to drought stress. *Field Crops Res* 6:149-155.
- Blum, A., Sinmena, B., Ziv, O. 1980. An evaluation of seed and seedling drought tolerance screening tests in wheat. *Euphytica* 29:727-736.
- Bothmer, R. von, Jacobsen, N., Baden, C., Jorgensen, R.B., Linde-Laursen, I. 1995. An ecogeographical study of the genus *Hordeum*. 2nd edition. International Plant Genetic Resources Institute, FAO, Rome.
- Botstein, D., White, R.L., Skolnick, M., Davis, R.W. 1980. Construction of a genetic map in man using restriction fragment length polymorphisms. *Am. J. Hum. Genet.* 32:314-331
- Börner, A., Schumann, E., Fürste, A., Cöster, H., Leithold, B., Röder, M. S., Weber, W.E. 2002. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) *Theor Appl Genet* 105:921–936.
- Börner, A. 2006. Preservation of plant genetic resources in the biotechnology era. *Biotechnol J.* 1(12):1393-404.
- Bradbury, P.J., Zhang, Z., Kroon, D.E., Casstevens, T.M., Ramdoss, Y., Buckler, E.S. 2007. TASSEL: software for association mapping of complex traits in diverse samples. *Bioinformatics* 23:2633–2635.
- Bray, E.A. 1997. Plant responses to water deficit. *Trends Plant Sci.* 2. 48-54.
- Breseghele, F. und Sorrells, M.E. 2006a. Association Analysis as a Strategy for Improvement of Quantitative Traits in Plants. *Crop Sci.* 46: 323–1330.

- Bresegheo, F. und Sorrells, M.E. 2006b. Association mapping of kernel size and milling quality in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Genetics* 172, 1165–1177.
- Buckler, E.S., Holland, J.B., Bradbury, P.J., Acharya, C.B., Brown, P.J., Browne, C., Ersoz, E., Flint-Garcia, S., Garcia, A., Glaubitz, J.C., Goodman, M.M., Harjes, C., Guill, K., Kroon, D.E., Larsson, S., Lepak, N.K., Li, H., Mitchell, S.E., Pressoir, G., Peiffer, J.A., Rosas, M.O., Rocheford, T.R., Romay, M.C., Romero, S., Salvo, S., Villeda, H.S., da Silva, H.S., Sun, O., Tian, F., Upadyayula, N., Doreen Ware, D., Yates, H., Yu, J., Zhang, Z., Kresovich, S., McMullen, M.D. 2009. The Genetic Architecture of Maize Flowering Time. *Science* 7: 325 (5941), 714-718. doi:10.1126/science.1174276.
- Caldwell, K.S., Russell, J., Langridge, P., Powell, P. 2006. Extreme Population-Dependent Linkage Disequilibrium Detected in an Inbreeding Plant Species, *Hordeum vulgare*. *Genetics* 172:557–567. doi: 10.1534/genetics.104.038489.
- Carlson, C.S., Eberle, M.A., Kruglyak, L., Nickerson, D.A. 2004. Mapping complex disease loci in whole-genome association studies. *Nature* 429: 446–452.
- Cattell, R.B. 1978. *The Scientific Use of Factor Analysis*. New York, Plenum.
- Cavanagh, C., Morell, M., Mackay, I., Powell, W. 2008. From mutations to MAGIC: resources for gene discovery, validation and delivery in crop plants. *Current Opinion in Plant Biology* 11:215–221.
- Ceccarelli, S. 1989. Wide adaptation: How wide? *Euphytica*. 40:197-205.
- Ceccarelli, S., Acevedo, E., Grando, S. 1991. Breeding for yield stability in unpredictable environments: single traits, interaction between traits, and architecture of genotypes. *Euphytica* 56:169-185.
- Ceccarelli, S. und Grando, S. 1996. Drought as a challenge for the plant breeder. *Plant Growth Regulation* 20:149-155.
- Chen, G., Krugman, T., Fahima, T., Chen, K., Hu, Y., Röder, M., Nevo, E., Korol, A. 2010. Chromosomal regions controlling seedling drought resistance in Israeli wild barley, *Hordeum spontaneum* C. Koch. *Genet Resour Crop Evol* 57:85–99. doi 10.1007/s10722-009-9453-z.
- Chloupek, O., Forster, B.P., Thomas, W.T.B. 2006. The effect of semi-dwarf genes on root system size in field-grown barley. *Theor Appl Genet* 112:779–786. DOI 10.1007/s00122-005-0147-4.
- Choi, D.-W., Koag, M.C., Close, T.J. 2000. Map locations of barley *Dhn* genes determined by gene-specific PCR. *Theor Appl Genet* 101:350–354.
- Choi, D.-W., Zhu, B., Close, T.J. 1999. The barley (*Hordeum vulgare* L.) dehydrin multigene family: sequences, allele types, chromosome assignments, and expression characteristics of 11 *Dhn* genes of cv Dicktoo. *Theor Appl Genet* 98:1234-1247.
- Clegg, M.T., Brown, A.H.D., Whitfeld, P.R. 1984. Chloroplast DNA diversity in wild and cultivated barley: implication for genetic conservation. *Genetical Research* 43:339–343.

- Close, T.J., Bhat P.R., Lonardi, S., Wu, Y., Rostoks, N., Ramsay, L., Druka, A., Stein, N., Svensson, J.T., Wanamaker, S., Bozdog, S., Roose, M.L., Moscou, M.J., Chao, S., Varshney, R.K., Szűcs, P., Sato, K., Hayes, P.M., Matthews, D.E., Kleinhofs, A., Muehlbauer, G.J., DeYoung, J., Marshall, D.F., Madishetty, K., Fenton, R.D., Condamine, P., Andreas Graner, A., Waugh, R. 2009. Development and implementation of highthroughput SNP genotyping in barley. *BMC Genomics* 10:582. doi:10.1186/1471-2164-10-582.
- Collard, B.C.Y., Jahufer, M.Z.Z., Brouwer, J.B., Pang, E.C.K. 2005. An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: The basic concepts. *Euphytica* 142:169–196.
- Comadran, J., Thomas, W.T.B., van Eeuwijk, F.A., Ceccarelli, S., Grando, S., Stanca, A.M., Pecchioni, N., Akar, T., Al-Yassin, A., Benbelkacem, A., Ouabbou, H., Bort, J., Romagosa, I., Hackett, C.A., Russell, J.R. 2009. Patterns of genetic diversity and linkage disequilibrium in a highly structured *Hordeum vulgare* association-mapping population for the Mediterranean basin. *Theor Appl Genet* 119:175–187.
- Condon, A.G., Richards, R.A., Rebetzke, G.J., Farquhar, G.D. 2004. Breeding for high water-use efficiency. *J. Exp. Bot.* 55:407, Water-Saving Agriculture Special Issue: 2447–2460. doi:10.1093/jxb/erh277.
- Crossa, J., Burgueno, J., Dreisigacker, S., Vargas, M., Herrera-Foessel, S.A., Lillemo, M., Singh, R.P., Trethowan, R., Warburton, M., Franco, J., Reynolds, M., Crouch, J.H., Ortiz, R. 2007. Association Analysis of Historical Bread Wheat Germplasm Using Additive Genetic Covariance of Relatives and Population Structure. *Genetics* 177:1889-1913.
- Cui, K., Huang, J., Xing, Y., Yu, S., Xu, C., Peng, S. 2008. Mapping QTLs for seedling characteristics under different water supply conditions in rice (*Oryza sativa*). *Physiologia Plantarum* 132: 53–68.
- Devaux, P., Kilian, A., Kleinhofs, A. 1993. Anther culture and *Hordeum bulbosum*-derived barley doubled haploids: mutations and methylation. *Mol Gen Genet* 241:674-679.
- Devlin, B. und Roeder, K. 1999. Genomic control for association studies. *Biometrics* 55:997–1004.
- Ecke, W., Clemens, R., Honsdorf, N., Becker, H.C. 2010. Extent and structure of linkage disequilibrium in canola quality winter rapeseed (*Brassica napus* L.) *Theor Appl Genet* 120:921–931. doi 10.1007/s00122-009-1221-0.
- Ellis, R.P., Forster, B.P., Robinson, D., Handley, L.L., Gordon, D.C., Russell, J.R., Powell, W. 2000. Wild barley: a source of genes for crop improvement in the 21st century? *J. Exp. Bot.* 51:9-17.
- Evanno, G., Regnaut, S., Goudet, J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Mol Ecology* 14:2611–2620.
- Fernie, A.R., Tadmor, Y., Zamir, D. 2006. Natural genetic variation for improving crop quality. *Current Opinion in Plant Biology* 9:196–202. doi: 10.1016/j.pbi.2006.01.010.

- Forster, B.P., Russell, J.R., Ellis, R.P., Handley, L.L., Robinson, D., Hackett, C.A., Nevo, E., Waugh, R., Gordon, D.C., Keith, R., Powell, W. 1997. Locating genotypes and genes for abiotic stress tolerance in barley: a strategy using maps, markers and the wild species. *New Phytol.* 137:141-147.
- Forster, B.P., Ellis, R.P., Thomas, W.T., Newton, A.C., Tuberosa, R., This, D., el-Enein, R.A., Bahri, M.H., Ben Salem, M. 2000. The development and application of molecular markers for abiotic stress tolerance in barley. *Journal of Experimental Botany* 51 (342):19-27.
- 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.
- Francki, M.G., Walker, E., Crawford, A.C., Broughton, S., Ohm, H.W., Barclay, I., Wilson, R.E., McLean R. 2009. Comparison of genetic and cytogenetic maps of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) using SSR and DArT markers. *Mol Genet Genomics* 281:181-191. doi:10.1007/s00438-008-0403-9.
- Franckowiak, J. 1997. Revised linkage maps for morphological markers in barley *Hordeum vulgare*. *Barley Genet Newslett* 26:9-21.
- Freisleben, R. 1940. Die phylogenetische Bedeutung asiatischer Gersten. *Züchter* 12:257-272.
- Fröst, S., Holme, G., Asker, S. 1975. Flavonoid patterns and phylogeny of barley. *Hereditas* 79:133-142.
- Fujita, M., Fujita, Y., Noutoshi, Y., Takahashi, F., Narusaka, Y., Yamaguchi-Shinozaki, K., Shinozaki, K. 2006. Crosstalk between abiotic and biotic stress responses: a current view from the points of convergence in the stress signaling networks. *Curr. Opin. Plant Biol.* 9:436-442.
- Gao, W., Clancy, J.A., Han, F., Prada, D., Kleinhofs, A., Ullrich, S.E. 2003. Molecular dissection of a dormancy QTL region near the chromosome 7 (5H) L telomere in barley. *Theor Appl Genet* 107:552-559.
- Giles, B.E. und Bothmer R. von 1985. The progenitor of barley (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*) - its importance as a gene source. *J. Swedish Seed Assoc.* 95:53 - 61.
- Godfray, H.C.J., Beddington, J.R., Crute, I.R., Haddad, L., Lawrence, D., Muir, J.F., Pretty, J., Robinson, S., Thomas, S.M., Toulmin, C. 2010. Food Security: The Challenge of Feeding 9 Billion People. *Science* 327:812- 818. doi: 10.1126/science.1185383.
- Grando, S. und Ceccarelli, S. 1995. Seminal root morphology and coleoptile length in wild (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*) and cultivated (*Hordeum vulgare* ssp. *vulgare*) barley. *Euphytica* 86:73-80.
- Graner, A., Jahoor, A., Schondelmaier, J., Siedler, H., Pillen, K., Fischbeck, G., Wenzel, G., Herrmann, R.G. 1991. Construction of an RFLP map of barley. *Theor Appl Genet* 83:250-256.

- Guo, B.H., Sleper, D.A., Beavis, W.D. 2010. Nested association mapping for identification of functional markers. *Genetics* 186:373–383.
- Hall, D., Tegström, C., Ingvarsson, P.K. 2010. Using association mapping to dissect the genetic basis of complex traits in plants. *Briefings in Functional Genomics* 9 (2):157-165.
- Hamblin, M.T., Warburton, M.L., Buckler, E.S. 2007. Empirical comparison of simple sequence repeats and single nucleotide polymorphisms in assessment of maize diversity and relatedness. *PLoS ONE* 2(12):e1367.
- Hamblin, J. (1994) Can resource capture principles assist plant breeders or are they too theoretical. In: Monte&h JL, Scott RK and Unsworth MH (eds) *Resource Capture by Crops* 211- 232. Loughborough, UK: Nottingham University Press.
- Harlan, J.R. 1976. Barley. In *Evolution of crop plants*. Edited by N.W. Simmonds. Longman, London, U.K. 93–98.
- Harlan, J.R. 1968. Barley: Origin, Botany, Culture, Winterhardiness, Genetics, Utilization, Pests (U.S. Department of Agriculture, Washington, DC). *Agriculture Handbook* 338:9–31.
- Harlan, J.R. und Zohary, D. 1966. Distribution of Wild Wheats and Barley. *Science* 153 (3740):1074 – 1080. doi: 10.1126/science.153.3740.1074.
- Harlan, J.R. und de Wet, J.M.J. 1971. Toward a rational classification of cultivated plants. *Taxon* 20:509-517.
- Haseneyer, G., Stracke, S., Paul, C., Einfeldt, C., Broda, A., Piepho, Graner, A., H.-P., Geiger, H.H. 2009. Population structure and phenotypic variation of a spring barley world collection set up for association studies. *Plant Breeding*. doi:10.1111/j.1439-0523.2009.01725.x.
- Hill, W. und A. Robertson. 1968. Linkage disequilibrium in finite populations. *Theor. Appl. Genet.* 38:226–331.
- Hori, K., Sato, K., Nankaku, N., Takeda, K. 2005. QTL analysis in recombinant chromosome substitution lines and doubled haploid lines derived from a cross between *Hordeum vulgare* ssp. *vulgare* and *Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*. *Molecular Breeding* 16:295–311.
- Igartua E., Edney, M., Rossnagel, B.G., Spaner, D., Legge, W.G., Scoles, G. J., Eckstein, P.E., Penner, G.A., Tinker, N.A., Briggs, K.G., Falk, D.E., Mather D. E. 2000. Marker-Based Selection of QTL Affecting Grain and Malt Quality in Two-Row Barley. *Crop Sci.* 40:1426–1433.
- Inghelandt van, D. Melchinger, A.E., Lebreton, C., Stich, B. 2010. Population structure and genetic diversity in a commercial maize breeding program assessed with SSR and SNP markers. *Theor Appl Genet* 120:1289–1299. doi 10.1007/s00122-009-1256-2.

- Inostroza, L., del Pozo, A., Matus, I., Castillo, D., Hayes, P., Machado, S., Corey, A. 2009. Association mapping of plant height, yield, and yield stability in recombinant chromosome substitution lines (RCSLs) using *Hordeum vulgare* subsp. *spontaneum* as a source of donor alleles in a *Hordeum vulgare* subsp. *vulgare* background. *Mol Breeding* 23:365–376. doi 10.1007/s11032-008-9239-6.
- Ivandic, V., Thomas, W.T.B., Nevo, E., Zhang, Z., Forster, B.P. 2003. Associations of simple sequence repeats with quantitative trait variation including biotic and abiotic stress tolerance in *Hordeum spontaneum*. *Plant Breeding* 122:300-304.
- Ivandic, V., Hackett, C.A., Nevo, E., Keith, R., Thomas, W.T.B., Forster, B.P. 2002. Analysis of simple sequence repeats (SSRs) in wild barley from the fertile crescent: associations with ecology, geography and flowering time. *Plant Mol Biol* 48:511–527.
- Jaccoud, D., Peng, K., Feinstein, D., Kilian, A. 2001. Diversity Arrays: a solid state technology for sequence information independent genotyping. *Nucl. Acids Res.* 29:e25.
- Jacoby, W.G. 2000. Loess: A Nonparametric, Graphical Tool for Depicting Relationships Between Variables. *Electoral Studies* 19 (4):577–613. doi:10.1016/S0261-3794(99)00028-1.
- Joehanes, R. und Nelson, J. C. 2008. QGene 4.0, an extensible Java QTLanalysis platform. *Bioinformatics* 24 (23):2788–2789. doi: 10.1093/bioinformatics/btn523.
- Kang, H.M., Zaitlen, M.A., Wade, C.M., Kirby, A., Heckerman, D., Daly, M.J., Eskin, E. 2008. Efficient Control of Population Structure in Model Organism Association Mapping. *Genetics* 178:1709–1723.
- Kelbert, A.J., Spaner, D., Briggs, K.G., King, J.R. 2004. The association of culm anatomy with lodging susceptibility in modern spring wheat genotypes. *Euphytica* 136:211–221.
- Kerepesi, I. und Galiba., G. 2000. Osmotic and Salt Stress induced alteration in carbohydrate content in wheat seedlings. *Crop Sci.* 40:482-487.
- Kicherer, S., Backes, G., Walther, U., Jahoor, A. 2000. Localising QTLs for leaf rust resistance and agronomic traits in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theor Appl Genet* 100:881–888.
- Kim, S., Zhao, K., Jiang, R., Molitor, J., Borevitz, J.O., Nordborg, M., Marjoram, P. 2006. Association mapping with singlefeature polymorphisms. *Genetics* 173:1125–1133. doi: 10.1534/genetics.105.052720.
- Kleinhofs, A., Kilian, A., Saghai Maroof, M., Byashev, R.M., Hayes ,P.M., Chen, F., Lapitan, N., Fenwick, A., Balkes, T.K., Kanazin, V., Ananiev, E., Dahleen, L., Kudrna, D., Bollinger, J., Knapp, S.J., Liu, B., Sorrels, M., Heun, M., Franckowiak, J.D., Hoffman, D., Skadsen, R., Steffenson, B.J. 1993. A molecular isozyme and morphological map of barley (*Hordeum vulgare*) genome. *Theor Appl Genet* 86:705-712.
- Kocheva, K., Georgiev, G. 2003. Evaluation of the reaction of two contrasting barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars in response to osmotic stress with PEG 6000. *Bulg. J. Plant Physiol, Special Issue*:290-294.

- Köbner, R.M. 2004. Marker-assisted selection in the cereals: the dream and the reality. In P.K. Gupta and R.K. Varshney (ed.) Cereal genomics. Kluwer Academic, Dordrecht, the Netherlands 317–329.
- Komatsuda, T., Pourkheirandish, M., He, C., Azhaguvel, P., Kanamori, H., Perovic, D., Stein, N., Graner, A., Wicker, T., Tagiri, A., Lundqvist, U., Fujimura, T., Matsuoka, M., Matsumoto, T., Yano, M. 2007. Six-rowed barley originated from a mutation in a homeodomain-leucine zipper I-class homeobox gene. PNAS 104 (4):1424–1429. doi: 10.1073/pnas.0608580104.
- Kosova, K., Vitamas, P., Prasil, T. 2007. The role of dehydrins in plant response to cold. *Biologia Plantarum* 51 (4): 601-617.
- Kraakman, A.T.W., Niks, R.E., Van den Berg, P.M., Stam, P., Van Eeuwijk, F.A. 2004. Linkage disequilibrium mapping of yield and yield stability in modern spring barley cultivars. *Genetics* 168:435–446.
- Kraakman, A.T.W., Martinez, F., Mussiraliev, B., Van Eeuwijk, F.A., Niks, R.E. 2006. Linkage disequilibrium mapping of morphological, resistance, and other agronomically relevant traits in modern spring barley cultivars. *Mol Breeding* 17:41–58.
- Kuraparthi, V., Sood, S., Dhaliwal, H.S., Chhuneja, P., Gill, B.S. 2007. Identification and mapping of a tiller inhibition gene (*tin3*) in wheat. *Theor Appl Genet* (2007) 114:285–294. doi: 10.1007/s00122-006-0431-y.
- Landjeva, S., Neumann, K., Lohwasser, U., Börner, A. 2008. Molecular mapping of genomic regions associated with wheat seedling growth under osmotic stress. *Biologia Plantarum* 52:259-266.
- Lawlor, D.W. 1970. Absorption of polyethylene glycols by plant and their effects on plant growth. *New Phytol.* 69:501-513.
- Levitt, J. 1972. Responses of Plants to Environmental Stresses, Academic Press, New York. 697ff.
- Lev-Yadun S., Gopher, A., Abbo, S. 2000. Enhanced: The Cradle of Agriculture. *Science* 288 (5471):1602–1603. doi: 10.1126/science.288.5471.1602.
- Li, C.D., Tarr, A., Lance, R.C.M., Harasymow, S., Uhlmann, J., Westcot, S., Young, K., Grime, C., Cakir, M., Broughton, S., Appels, R. 2003. A major QTL controlling seed dormancy and pre-harvest sprouting/grain alpha-amylase in two-rowed barley (*Hordeum vulgare* L.). *Aust J Agric Res* 54 (12):1303–1313.
- Liu, K. und Muse, S.V. 2005. PowerMarker: Integrated analysis environment for genetic marker data. *Bioinformatics* 21 (9):2128-2129.
- Lundqvist U., Franckowiak J.D. und Konishi T. 1996. New and revised descriptions of barley genes. *Barley Genet. Newsl.* 26:22-516.
- Maccaferri, M., Sanguineti, M.C., Noli, E., Tuberosa, R. 2005. Population structure and long-range linkage disequilibrium in a durum wheat elite collection. *Mol Breed* 15:271–289.

- Mace, E.S., Xia, L., Jordan, D.R., Halloran, K., Parh, D.K., Huttner, E., Wenzl, P., Kilian, A. 2008. DArT markers: diversity analyses and mapping in *Sorghum bicolor*. BMC Genomics 9:26. doi:10.1186/1471-2164-9-26.
- Malysheva-Otto L.V., Ganal, M.W., Röder, M.S. 2006. Analysis of molecular diversity, population structure and linkage disequilibrium in a worldwide survey of cultivated barley germplasm (*Hordeum vulgare* L.). BMC Genetics 7:6. doi: 10.1186/1471-2156-7-6.
- Malysheva-Otto, L. und Röder, M.S. 2006. Haplotype diversity in the endosperm specific β -amylase gene *Bmy1* of cultivated barley (*Hordeum vulgare* L.). Mol Breed 18:143–156. doi:10.1007/s11032-006-9023-4.
- Mano, Y. und Takeda, K. 1998. Genetic resources of salt tolerance in wild *Hordeum* species. Euphytica 103:137–141.
- Mano, Y. und Takeda, K. 1997. Mapping quantitative trait loci for salt tolerance at germination and the seedling stage in barley (*Hordeum vulgare* L.). Euphytica 94:263-272.
- Mare, C., Mazzucotelli, E., Crosatti, C., Francia, E., Stanca, A.M., Cattivelli, L. 2004. Hv-WRKY38: a new transcription factor involved in cold- and drought-response in barley. Plant Molecular Biology 55: 399–416.
- Mather, K.A., Caicedo, A.L., Polato, N.R., Olsen, K.M., McCouch, S., Purugganan, M.D. 2007. The extent of linkage disequilibrium in rice (*Oryza sativa* L.). Genetics 177:2223–2232. doi:10.1534/genetics.107.079616.
- Matthies, I.E., Weise, S., Röder, M.S. 2009a. Association of haplotype diversity in the α -amylase gene *amy1* with malting quality parameters in barley. Mol Breed 23 (1):139–152.
- Matthies, I.E., Weise, S., Förster, J., Röder, M.S. 2009b. Association mapping and marker development of the candidate genes (1 \rightarrow 3),(1 \rightarrow 4)- β -D-Glucan-4-glucanohydrolase and (1 \rightarrow 4)- β -Xylan-endohydrolase 1 for malting quality in barley. Euphytica 170:109–122. doi: 10.1007/s10681-009-9915-6.
- Matus, I., Corey, A., Filchkin, T., Hayes, P.M., Vales, M.I., Kling, J., Riera-Lizarazu, O., Sato, K., Powell, W., Waugh, R. 2003. Development and characterization of recombinant chromosome substitution lines (RCSLs) using *Hordeum vulgare* subsp. *spontaneum* as a source of donor alleles in a *Hordeum vulgare* subsp. *vulgare* background. Genome 46:1010–1023.
- Matus, I.A. und Hayes, P.M. 2002. Genetic diversity in three groups of barley germplasm assessed by simple sequence repeats. Genome 45:1095–1106. doi: 10.1139/G02-071.
- Maurel, C. und Chrispeels, M.J. 2001. Aquaporins. A molecular entry into plant water relations. Plant Physiol 125 (1):135-8.
- Meyer, R.C., Swanston, J.S., Young, G.R., Lawrence, P.E. Bertie, A., Ritchie, J., Wilson, A., Brosnan, J. Pearson, S., Bringham, T., Steele, G., Aldis, P.R., Field, M., Jolliffe, T., Powell, W., Thomas, W.T.B. 2001. A genome-based approach to improving barley for the

- malting and distilling industries. Home-Grown Cereals Authority Project Report No. 264:70-74.
- Mitra, J. 2001. Genetics and genetic improvement of drought resistance in crop plants. *Current Science* 80:758-763.
- Molina-Cano, J.L., Moralejo, M., Igartua, E., and Romagosa, I. 1999. Further evidence supporting Morocco as a center of origin of barley. *Theor Appl Genet* 98:913–918.
- Molina-Cano, J.L., Russell, J.R., Moralejo, M.A., Escacena, J.L., Arias, G. W. Powell, W. 2005. Chloroplast DNA microsatellite analysis supports a polyphyletic origin for barley. *Theor Appl Genet* 110:613–619.
- Neale, D. B., Shagai-Maroo, M. A., Allard, R. W., Zhang, Q. & Jorgensen, R. A. 1988. Chloroplast DNA diversity in populations of wild and cultivated barley. *Genetics* 120:1105–1110.
- Morrell, P.L., Toleno, D.M., Lundy, K.E., Clegg, M.T. 2005. Low levels of linkage disequilibrium in wild barley (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*) despite high rates of self-fertilization. *PNAS* 102:2442–2447. doi: 10.1073/pnas.0409804102.
- Munns, R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell & Environment* 25: 239–250.
- Naheif, E.M.M. 2009. Association mapping for drought stress related traits in a structured population with wild and cultivated barley. Dissertation Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn.
- Negassa, M. 1985. Patterns of phenotypic diversity in an Ethiopian barley collection, and the Arussi-Bale Highland as a center of origin of barley. *Hereditas* 102:139–150.
- Nei, M. und Li, W.-H. 1979. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 76:5269-5273.
- Neumann, K., Kobiljski, B., Denčić, S., Varshney, R.K., Börner, A. 2010. Genome-wide association mapping: a case study in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Mol Breeding* doi: 10.1007/s11032-010-9411-7.
- Nevo, E., Ordentlich, A., Beiles, A., Raskin, I. 1992. Genetic divergence of heat production within the wild progenitors of wheat and barley: evolutionary and agronomical implications. *Theor Appl Genet* 84:958-962.
- Nicolas, M.E., und Turner, N.C. 1993. Use of chemical desiccants and senescing agents to select wheat lines maintaining stable grain size during post-anthesis drought. *Field Crop Res* 31:155-171.
- Orabi, J., Backes, G., Wolday, A., Yahyaoui, A., Jahoor, A. 2007. The Horn of Africa as a centre of barley diversification and a potential domestication site. *Theor Appl Genet* 14:1117–1127 doi 10.1007/s00122-007-0505-5.

Literaturverzeichnis

- Oraguzie, N.C. und Wilcox, P.L. 2007. An Overview of association mapping, In: Association Mapping in Plants. (Eds: N.C. Oraguzie, E.H.A. Rikkerink, S.E. Gardiner, H.N. De Silva), Springer Science+Business Media, LLC.
- Parker, D.E., Alexander, L.V., Kennedy, J., 2004. Global and regional climate in 2003, *Weather* 59:145–152.
- Passioura, J.B. 1983. Roots and drought resistance. *Agricultural Water Management*, 7:265-280.
- Passioura, J.B. 1996. Drought and drought tolerance. *Plant Growth Regulation* 20:79-83.
- Patterson, N., Price, A.L., Reich, D. 2006. Population Structure and Eigenanalysis. *PLoS Genet* 2 (12): e190. doi:10.1371/journal.pgen.0020190.
- Paynter, B.H., Clarke, G.P.Y. Coleoptile length of barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars. *Genet Resour Crop Evol* 57:395–403.
- Peighambari, S.A., Samadi, B.Y., Nabipour, A., Charmet, G., Sarrafi, A. 2005. QTL analysis for agronomic traits in a barley doubled haploids population grown in Iran. *Plant Science* 169:1008–1013.
- Perry, M.W. und D'Antuono, M.F. 1989. Yield improvement and associated characteristics of some Australian spring wheat cultivars introduced between 1860 and 1982. *Aust J Agric Res* 40:457-472.
- Pillen, K., Zacharias, A., Leon, J. 2004. Comparative AB-QTL analysis in barley using a single exotic donor of *Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*. *Theor Appl Genet* 108:1591–1601.
- Pillen, K., Zacharias, A., Leon, J. 2003. Advanced backcross QTL analysis in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theor Appl Genet* 107:340–352.
- Powell, W. 1997. Molecular biology. In: Macfarlane Smith WH, Heilbron TD, eds. *Scottish Crop Reserch Institute Annual Report 1996/97*. Dundee: Burns and Harris 79–82.
- Presterl, T., Ouzunova, M., Schmidt, W., Möller, E.M., Röber, F.K., Knaak, C., Ernst, K., Westhoff, P., Geiger, H.H. 2007. Quantitative trait loci for early plant vigour of maize grown in chilly environments. *Theor Appl Genet* 114:1059–1070.
- Price, A.L., Patterson, N.J., Plenge, R.M., Weinblatt, M.E., Shadick, M.A., Reich, D. 2006. Principal components analysis corrects for stratification in genome-wide association studies. *Nature Genetics* 38: 904–909. doi:10.1038/ng1847.
- Price A.H. 2006. Believe it or not, QTLs are accurate! *TRENDS in Plant Science* 11 (5) doi:10.1016/j.tplants.2006.03.006.
- Pritchard, J.K., Stephens, M., Donnelly, P.J. 2000a. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945–959.
- Pritchard, J.K., Stephens, M., Rosenberg, N.A., Donnelly, P. 2000b. Association mapping in structured populations. *Am J Hum Genet.* 67 (1):170–181.

- Pswarayi, A., van Eeuwijk, F.A., Ceccarelli, S., Grando, S., Comadran, J., Russell, N., Pecchioni, N., Tondelli, A., Akar, T., Al-Yassin, A., A. Benbelkacem, A., Ouabbou, H., Thomas, W.T.B., Romagosa, I. 2008. Changes in allele frequencies in landraces, old and modern barley cultivars of marker loci close to QTL for grain yield under high and low input conditions. *Euphytica* 163:435–447. doi 10.1007/s10681-008-9726-1.
- Quarrie, S.A. 1996. New molecular tools to improve the efficiency of breeding for increased drought resistance. *Plant Growth Regulation* 20:167-178.
- Quarrie, S.A., Dodig, D., Pekiç, S., Kobiljski, B. 2003. Prospects for marker-assisted selection of improved drought responses in wheat. *Bulg. J. Plant Physiol., Special Issue* 83–95.
- Rafalski, A. und Morgante, M. 2004. Corn and humans: recombination and linkage disequilibrium in two genomes of similar size. *Trends Genet.* 20:103–111.
- Rahmstorf, S. und Schellnhuber, H.J. 2007. *Der Klimawandel*. 4. Aufl., C.H. Beck Verlag oHG, München. 144 S.
- Ramanjulu, S. und Bartels, D. 2002. Drought- and desiccation-induced modulation of gene expression in plants. *Plant, Cell and Environment* 25:141–151.
- Rebetez, M., Mayer, H., Dupont, O., Schindler, D., Gartner, K., Kropp, J.P., Menzel, A. 2006. Heat and drought 2003 in Europe: a climate synthesis. *Ann. For. Sci.* 63:569–577.
- Rebetzke, G.J., Ellis, M.H., Bonnett, D.G., Richards, R.A. 2007. Molecular mapping of genes for Coleoptile growth in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet* 114:1173–1183.
- Rebetzke, G.J., Bruce, S.E., Kirkegaard J.A. 2005. Longer coleoptiles improve emergence through crop residues to increase seedling number and biomass in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant and Soil* 272:87–100. doi 10.1007/s11104-004-4040-8.
- Reetz, T. und Leon, J. 2004. Die Erhaltung der genetischen Diversität bei Getreide. Auswahl einer Gersten Core-Collection aufgrund geographischer Herkunft, Abstammung, Morphologie, Qualität, Anbaubedeutung und DNA Markeranalysen. Forschungsbericht Nr. 119. Lehr- und Forschungsschwerpunkt „Umweltverträgliche und Standortgerechte Landwirtschaft“, Landwirtschaftliche Fakultät der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn.
- Remington, D.L., Thornsberry, J.M., Matsuoka, Y., Wilson, L.M., Whitt, S.R., Doebley, J., Kresovich, S., Goodman, M.M., Buckler, E.S. 2001. Structure of linkage disequilibrium and phenotypic associations in the maize genome. *PNAS* 98:11479 - 11484.
- Reymond, M., Muller, B., Leonardi, A., Charcosset, A., Tardieu, F. 2003. Combining Quantitative Trait Loci Analysis and an Ecophysiological Model to Analyze the Genetic Variability of the Responses of Maize Leaf Growth to Temperature and Water Deficit. *Plant Physiology* 131:664–675.
- Richards, R.A. 1996. Defining selection criteria to improve yield under drought. *Plant Growth Regulation* 20:157-166.

- Ribaut, J.M. und Hoisington, D. 1998. Marker-assisted selection: new tools and strategies. *Trends Plant Sci.* 3:236–239.
- Romagosa, I., Han, F., Ullrich, S.E., Hayes, P.M., Wesenberg, D.M. 1999. Verification of yield QTL through realized molecular marker-assisted selection responses in a barley cross. *Molecular Breeding* 5:143–152.
- Rostoks, N., Mudie, S., Cardle, L., Russell, J., Ramsay, L., Booth, A., Svensson, J.T., Wanamaker, S.I., Walia, H., Rodriguez, E.M., Hedley, P.E., Liu, H., Morris, J., Close, T.J., Marshall, D.F., Waugh, R. 2005. Genome-wide SNP discovery and linkage analysis in barley based on genes responsive to abiotic stress. *Mol Genet Genom* 274:515–527.
- Roy, J.K., Bandopadhyay, R., Rustgi, S., Balyan, H.S., Gupta, P.K. 2006. Association analysis of agronomically important traits using SSR, SAMPL and AFLP markers in bread wheat. *Curr Sci* 90:683–689.
- Saab, I.M. und Sharp, R.E. 1989. Non-hydraulic signals from maize roots in drying soil: Inhibition of leaf elongation but not stomatal conductance. *Planta* 179:466-474.
- Saidi, S., Lemtouni, A., Amri A., Moudden, M. 2005. Use of Barley Grain for Food in Morocco. Grando, Stefania and Helena Gormez Macpherson (eds.). *Food Barley: Importance, Uses and Local Knowledge. Proceedings of the International Workshop on Food Barley Improvement, 14-17 January 2002, Hammamet, Tunisia. ICARDA, Aleppo, Syria, S. 17-21.*
- Salamini, F., Özkan, H., Brandolini, A., Schäfer-Pregl, R., Martin, W. 2002. Genetics and geography of wild cereal domestication in the near east. *Nat Rev Genet* 3:429–441.
- Searle, S.R. 1987. *Linear Models for Unbalanced Data.* John Wiley & Sons.
- Sköt, L., Humphreys, M.O., Armstead, I., Heywood, S., Sköt, K.P., Sanderson, R., Thomas, I.D., Chorlton, K.H., Hamilton, N.R.S. 2004. An association mapping approach to identify flowering time genes in natural populations of *Lolium perenne* (L.). *Mol Breed* 15:233–245.
- Snape, J.W., Quarrie, S.A., Laurie, D.A. 1996. Comparative mapping and its use for the genetic analysis of agronomic characters in wheat. *Euphytica* 89:27-31.
- Sourdille, P., Snape, J.W., Cadalen, T., Charmet, G., Nakata, N., Bernard, S., Bernard, M. 2000. Detection of QTLs for heading time and photoperiod response in wheat using a doubled haploid population. *Genome* 43:487–494.
- Staudt, G. 1961. The origin of cultivated barleys: a discussion. *Econ. Bot.* 15:205–212.
- Stich, B., Möhring, J., Piepho, H-P., Heckenberger, M., Buckler, E.S., Melchinger, A.E. 2008. Comparison of mixed-model approaches for association mapping. *Genetics* 178:1745–1754.

Literaturverzeichnis

- Stich, B., Melchinger, A.E., Frisch, M., Maurer, H.P., Heckenberger, M., Reif J. 2006. Linkage disequilibrium in European elite maize germplasm investigated with SSRs. *Theor Appl Genet* 111:723–730.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Sinauer Associates, Sunderland MA.
- Takahashi, H., Noda, M., Sakurai, K., Watanabe, A., Akagi, H., Sato, K., Takeda, K. 2008. QTLs in barley controlling seedling elongation of deep-sown seeds. *Euphytica* 164:761–768. doi 10.1007/s10681-008-9720-7.
- Takahashi, H., Sato, K., Takeda, K. 2001. Mapping genes for deep-seeding tolerance in barley. *Euphytica* 122:37–43.
- Takahashi, R. 1955. The origin and evolution of cultivated barley. *Adv. Genet.* 7:227–276.
- Takahashi, R., 1964. Further studies on the phylogenetic differentiation of cultivated barley. *Barley Genetics* 1:19–26. Proceedings of the 1st international barley genetics symposium, Wageningen.
- Takahashi, R., 1972. Non-brittle rachis 1 and Non-brittle rachis 2. *Barley Genetics Newsletter* 2:181–2.
- Taketa, S., Amano, S., Tsujino, Y., Sato T., Saisho, D., Kakeda, K., Nomura, M., Suzuki, T., Matsumoto, T., Sato, K., Kanamori, H., Kawasaki, S., Takeda, K. 2008. Barley grain with adhering hulls is controlled by an ERF family transcription factor gene regulating a lipid biosynthesis pathway. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105:4062–4067.
- Tanksley, S.D und McCouch 1997. Seed banks and molecular maps unlocking genetics potential from the wild. *Science* 227:1063–1066.
- Tanno, K., Taketa, S., Takeda, K., Komatsuda, T. 2002. A DNA marker closely linked to the *vrs1* locus (row-type gene) indicates multiple origins of six-rowed cultivated barley (*Hordeum vulgare* L.) *Theor Appl Genet* 104:54-60. doi: 10.1007/s001220200006.
- Tanno K. und Takeda, K. 2004. On the origin of six-rowed barley with brittle rachis, agriocrithon [*Hordeum vulgare* ssp. *vulgare* f. *agriocrithon* (Aberg)]. *Theor Appl Genet* 110:145–150.
- Teulat, B., Zoumarou-Wallis, N., Rotter, B., Salem, M.B., Bahri, H., This, D. 2003. QTL for relative water content in field-grown barley and their stability across Mediterranean environments. *Theor Appl Genet* 108:181–188.
- Teulat, B., Merah, O., Sirault, X., Borries, C., Waugh, R., This, D. 2002. QTLs for grain carbon isotope discrimination in field-grown barley. *Theor Appl Genet* 106:118–126.
- Teulat, B., Borries, C., This, D. 2001. New QTLs identified for plant water status, water-soluble carbohydrates, osmotic adjustment in a barley population grown in a growth-chamber under two water regimes. *Theor Appl Genet* 103:161–170.

- Thornsberry, J.M., Goodman, M.M., Doebley, J., Kresovich, S., Nielsen, D., Buckler E.S. 2001. *Dwarf8* polymorphisms associate with variation in flowering time. *Nat Genet* 28:4673–4680.
- Tommasini, L., Schnurbusch, T., Fossati, D., Mascher, F., Keller, B. 2007. Association mapping of *Stagonospora nodorum* blotch resistance in modern European winter wheat varieties. *Theor Appl Genet* 115:697–708.
- Tondelli, A., Francia, E., Barabaschi, D., Aprile, A., Skinner, J.S., Stockinger, E.J., Stanca, A.M., Pecchioni, N. 2006. Mapping regulatory genes as candidates for cold and drought stress tolerance in barley. *Theor Appl Genet* 112:445–454.
- Tuberosa, R., Sanguineti, M.C., Landi, P., Salvi, S., Casarini, E., Conti, S. 1998. RFLP mapping of quantitative trait loci controlling abscisic acid concentration in leaves of drought-stressed maize (*Zea mays* L.). *Theor Appl Genet* 97:744-755.
- Tuberosa, R. und Salvi, S. 2004. QTLs and genes for tolerance to abiotic stress in cereals. P.K. Gupta and R.K. Varshney (ed.) *Cereal genomics*. Kluwer Academic, Dordrecht, the Netherlands, 253–315.
- Tuberosa, R., Sanguineti, M.S., Landi, P., Giuliani, M.M., Salvi, S., Conti, S. 2002. Identification of QTLs for root characteristics in maize grown in hydroponics and analysis of their overlap with QTLs for grain yield in the field at two water regimes. *Plant Molecular Biology* 48:697–712.
- Tuinstra, M.R., Ejeta, G., Goldsbrough, P. 1998. Evaluation of Near-Isogenic Sorghum Lines Contrasting for QTL Markers Associated with Drought Tolerance. *Crop Sci.* 38:835–842.
- Ullrich, S.E., Clancy, J.A., del Blanco, I.A., Lee, H., Jitkov, V.A., Han, F., Kleinhofs, A., Matsui, K. 2008. Genetic analysis of preharvest sprouting in a six-row barley cross. *Mol Breeding*. 21:249–259. doi 10.1007/s11032-007-9125-7.
- Umweltbundesamt. 2006. *Künftige Klimaänderungen in Deutschland – Regionale Projektionen für das 21. Jahrhundert*. Hintergrundpapier. 7S.
- Varschney, R.K., Hoisington, D.A., Tyagi, A.K. 2006. Advances in cereal genomics and applications in crop breeding. *TRENDS in Biotechnology* 24:490-499. doi:10.1016/j.tibtech.2006.08.006.
- Varshney, R.K., Marcel, C. Ramsay, L., Russell, J., Röder, M.S., Stein, N., Waugh, R., Langridge, P., Niks, E., Graner, A. 2007. A high density barley microsatellite consensus map with 775 SSR loci. *Theor Appl Genet* 114:1091–1103. doi 10.1007/s00122-007-0503-7.
- Villegas, D., Aparicio, N., Nachit, M.M., Araus, J.L., Royo, C. 2000. Photosynthetic and developmental traits associated with genotypic differences in durum wheat yield across the Mediterranean basin. *Australian Journal of Agricultural Research* 51:891-901.
- von Korff, M., Wang, H., Léon, H.J., Pillen, K. 2005. AB-QTL analysis in spring barley. I. Detection of resistance genes against powdery mildew, leaf rust and scald introgressed from wild barley. *Theor Appl Genet* 111:583–590.

- Wenzl, P., Carling, J., Kudrna, D., Jaccoud, D., Huttner, E., Kleinhofs, A., Kilian, A. 2004a. Diversity Arrays Technology (DArT) for whole-genome profiling of barley. *Proc Natl Acad Sci USA*. 101 (26):9915–9920.
- Wenzl, P., Caig, V., Carling, J., Cayla, C., Evers, M., Jaccoud, D., Patarapuwado, S., Uszynski, G., Xia, L., Yang, S., Huttner, E., Kilian, A. 2004b. Diversity Arrays Technology, a novel tool for harnessing crop genetic diversity. *New directions for a diverse planet: Proceedings of the 4th International Crop Science Congress Brisbane, Australia, 26 Sep – 1 Oct 2004*, ISBN 1 920842 20 9, Poster 1288. [http://www.cropscience.org.au/icsc2004/poster/3/4/1/1288_wenzldart.html](http://www.cropsscience.org.au/icsc2004/poster/3/4/1/1288_wenzldart.html).
- Wenzl, P., Li, H., Carling, J., Zhou, M., Raman, H., Paul, E., Hearnden, P., Maier, C., Xia, L., Caig, V., Ovesná, J., Cakir, M., Poulsen, D., Wang, J., Raman, R., Smith, K.P., Muehlbauer, G.J., Chalmers, K.J., Kleinhofs, A., Huttner, E., Kilian, A. 2006. A high-density consensus map of barley linking DArT markers to SSR, RFLP and STS loci and agricultural traits. *BMC Genomics* 7:206 doi:10.1186/1471-2164-7-206.
- Wittenberg, A.H.J., van der Lee, T., Cayla, C., Kilian, A., Visser, R.G.F., Schouten, H.J. 2005. Validation of the high-throughput marker technology DArT using the model plant *Arabidopsis thaliana*. *Mol Gen Genomics* 274:30–39. doi: 10.1007/s00438-005-1145-6.
- Xue, D., Huang, Y., Zhang, X., Wei, K., Westcott, S., Li, C., Chen, M., Zhang, G., Lance, R. 2009. Identification of QTLs associated with salinity tolerance at late growth stage in barley. *Euphytica* 169:187–196. doi 10.1007/s10681-009-9919-2.
- Xue, D., Zhou, M., Zhang, X., Chen, S., Wei, K., Zeng, F., Mao, Y., Wu, F., Zhang, G. 2010. Identification of QTLs for yield and yield components of barley under different growth conditions. *J Zhejiang Univ-Sci B (Biomed & Biotechnol)* 11 (3):169-176.
- Yin, X., Struik, P.C., van Eeuwijk, F.A., Stam, P., Tang, J. 2005. QTL analysis and QTL- based prediction of flowering phenology in recombinant inbred lines of barley. *Journal of Experimental Botany*, 56 (413):967–976.
- Yu, J., Pressoir, G., Briggs, W.H., Bi, I.V., Yamasaki, M., Doebley, J.F., McMullen, M.D., Gaut, B.S., Nielsen, D.M., Holland, J.B., Kresovich, S., Buckler, E.S. 2006. A unified mixed-model method for association mapping that accounts for multiple levels of relatedness. *Nat Genet* 38:203-208.
- Yu, J. und Buckler, E.S. 2006. Genetic association mapping and genome organization of maize. *Curr. Opin. Biotech.* 17:155–160.
- Yu, J., Holland, J.B., McMullen, M.D., Buckler, E.S. 2008. Genetic Design and Statistical Power of Nested Association Mapping in Maize. *Genetics* 178:539–551. doi: 10.1534/genetics.107.074245.
- Yu, J., Zhang, Z., Zhu, C., Tabanao, D.A., Pressoir, G., Tuinstra, M.R., Kresovich, S., Todhunter, R.J., Buckler E.S. 2009. Simulation Appraisal of the Adequacy of Number of Background Markers for Relationship Estimation in Association Mapping. *The Plant Genome* 2:63–77. doi: 10.3835/plantgenome2008.09.0009.

Literaturverzeichnis

- Zaynali Nezhad, K. 2010. Genetic linkage map construction and identification of QTLs determining post-anthesis drought tolerance and other agronomic traits in bread wheat. Dissertation, Martin-Luther-Universität Halle/Wittenberg, 162 S.
- Zhang, L.Y., Marchand, S., Tinker, N.A., Belzile, F. 2009. Population structure and linkage disequilibrium in barley assessed by DArT markers. *Theor Appl Genet.* 119:43-52.
- Zhao, X.Q., Xu, J.L., Zhao, M., Lafitte, R., Zhu, L.H., Fu, B.Y., et al. 2008. QTLs affecting morph-physiological traits related to drought tolerance detected in overlapping introgression lines of rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Sci.* 174:618–625.
- Zohary, D. 1963. Spontaneous brittle six-row barleys, their nature and origin. Proceedings of the First International Barley Genetics Symposium, Wageningen: Barley Genetics I (Pudoc Centre for Agricultural Publications and Documentations, Wageningen, The Netherlands), S. 27–31.
- Zohary, D. 1969. The progenitors of wheat and barley in relation to domestication and agriculture dispersal in the old world. S. 47–66 in P. J. UCKO and G. W. DIMBLEY, eds. *The domestication and exploitation of plants and animals.* Duckworth, London.
- Zohary, D. und Hopf, M. 1988. *Domestication of Plants in the Old World* 3rd edn (Oxford Univ. Press, Oxford, 2000).
- Zohary, D. und Hopf, M. 1993. *Domestication of plants in the old world. The origin and spread of cultivated plants in West Asia, Europe and the Nile Valley.* Clarendon Press, Oxford, England.
- Zohary, D. 1999. Monophyletic vs. polyphyletic origin of the crops on which agriculture was founded in the Near East. *Genetic Resources and Crop Evolution* 46 (2):133-142. doi: 10.1023/A:1008692912820.
- Zhu, C., Gore, M., Buckler, E.S., Yu, J. 2008. Status and Prospects of Association Mapping in Plants. *The Plant Genome* 1:5–20.
- FAO 2010. <http://faostat.fao.org/site/339/default.aspx>
- Triticarte 2010. <http://www.triticarte.com.au/>
- UN Country code 2009. <http://unstats.un.org/unsd/methods/m49/m49alpha.htm>

Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich mich mit der vorliegenden Dissertation zum ersten Mal um die Erlangung eines Doktorgrades bewerbe.

Weiterhin erkläre ich, dass die vorliegende Arbeit selbstständig und nur unter Verwendung der angeführten Quellen und Hilfsmittel angefertigt wurde. Wörtlich oder inhaltlich entnommene Stellen benutzter Werke wurden als solche kenntlich gemacht.

Gatersleben, den 20.12.2010

A handwritten signature in cursive script that reads "Kerstin Neumann".

Kerstin Neumann

Lebenslauf

Persönliche Daten

Name Kerstin Neumann
Adresse: Amselweg 7
Familienstand ledig
Staatsangehörigkeit deutsch
Geburtsdaten: 02.07.1977 in Rathenow

Schulische Ausbildung

1984 – 1991 Dr.-S.-Allende-Oberschule Rathenow
1991 – 1993 Jahn-Gymnasium Rathenow
1993 – 1997 Duncker-Gymnasium Rathenow
Abschluß: Abitur

Studium

1997 – 2004 Studium der Biologie an der Universität Potsdam,
Abschluss: Diplom-Biologin

Tätigkeiten

01.02.2005 - 31.09.2005 Studentische Hilfskraft am Max-Planck-Institut für
Molekulare Pflanzenphysiologie
15.11.2005 – 31.08.2010 IPK Gatersleben in der Abteilung Ressourcengenetik
und Reproduktion, Anfertigung der vorliegenden Arbeit
01.09.2009- 28.02.2010 Aufenthalt im Agricultural Research Institute of the
Hungarian Academy of Sciences im Rahmen des
Agrisafe-Projektes
Seit 01.09.2010 IPK Gatersleben in der Arbeitsgruppe Genomdiversität

Publikationen

Referierte Zeitschriften

Szira F, Börner A, Neumann K, Zaynali Nezhad K, Galiba G, Balint AF (2010) Could EST-based markers be used for the marker-assisted selection of drought tolerant barley (*Hordeum vulgare*) lines? *Euphytica* doi 10.1007/s10681-010-0317-6

Neumann K, Kobiljski B, Dencic S, Varshney RK and Börner A (2010): Genome-wide association mapping: a case study in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Mol. Breeding* doi 10.1007/s11032-010-9411-7

Landjeva S, Neumann K, Lohwasser U and Börner A (2008): Molecular mapping of genomic regions associated with wheat seedling growth under osmotic stress. *Biologia Plantarum* 52, 259-266.

Sonstige Publikationen

Börner M, Nagel M, Neumann K, Lohwasser U, Förster K und Börner A (2010): Assoziationsgenetische Pilotstudie zur Langlebigkeit von Gerste (*Hordeum vulgare* L.). *Berichte der Gesellschaft für Pflanzenbauwissenschaften*, Bd. 5, 101-103

Landjeva S, Neumann K, Lohwasser U and Börner A (2008): Genetic analysis of osmotic stress tolerance in early stages of plant development in two mapping populations of wheat. *Proceedings of the 14th International EWAC Conference Istanbul, Turkey, 6 – 10 May 2007*, 51-56.

Neumann K, Weidner A, Balint AF, Varshney RK and Börner A (2008): Detecting loci for abiotic stress tolerance via segregation- and association-based mapping in barley. *Proceedings of the 14th International EWAC Conference Istanbul, Turkey, 6 – 10 May 2007*, 60-64.

Neumann K, Varshney RK und Börner A (2007): Assoziationskartierung – ein neuer Ansatz zur Lokalisation von QTLs für die Trockentoleranz in Gerste (*Hordeum vulgare* L.). *Vorträge Pflanzenzüchtung* 72, 119-124.

Vorträge

Neumann K, Kobiljski B and Börner A (2009): The preservation and exploitation of ex situ genebank collections – Association mapping studies in wheat. *19th International Triticeae Mapping Initiative - 3rd COST Tritigen Clermont-Ferrand, France, August 31st - September 4th 2009 (31.08.09)* (vorgetragen von A. Börner)

Neumann K, Varshney R, Baum M and Boerner A (2008): Detecting drought tolerance loci in the barley genome via genome wide association mapping. *The 10th International Barley Genetics Symposium, Alexandria, Egypt, 5-10 April 2008. (07.04.08)*

Neumann K, Balint AF, Varshney RK and Börner A (2007): Association mapping – A new tool to detect QTL for drought tolerance in barley germplasm. *18th Eucarpia GR Meeting, Genetic Resources Section, 23-26 May 2007, Piestany, Slovakia. (26.05.07)*

Neumann K, Varshney RK und Börner A (2007): Assoziationskartierung – ein neuer Ansatz zur Lokalisation von QTLs für die Trockentoleranz in Gerste (*Hordeum vulgare* L.). GPZ-Vortragstagung Klimawandel als Herausforderung, Halle/Saale, 4./5. Oktober 2007. (05.10.07)

Neumann K, Weidner A, Balint AF, Varshney RK and Börner A (2007): Detecting loci for abiotic stress tolerance via segregation- and association-based mapping in barley. 14th International EWAC Conference Istanbul, Turkey, 6. – 10. May 2007. (08.05.07)

Neumann K, Weidner A and Börner A (2007): Fine Mapping of an early abiotic stress tolerance QTL in barley. PlantResource Meeting, Szeged, Hungary, 12 November 2007. (12.11.07)

Neumann K, Balint AF, Lohwasser U and Börner A (2006): Drought in early growth stage - the search for QTLs in the Steptoe x Morex mapping population. PlantResource Meeting, Gatersleben (12.12.2006).

Poster

Neumann K, Baum M, Lohwasser U, Börner A (2010): Genome wide association mapping – a strategy to unlock germplasm collections. IPK Gatersleben, 04.-05. Oktober 2010.

Neumann K, Banica C and Börner A (2008): Screening of a diverse barley population for drought tolerance. Institutstag, IPK Gatersleben, 29.-30. September 2008.

Neumann K, Weidner A, Varshney RK, el Schal M, Börner A (2007): *Hordeum* - an example for using intergeneric diversity for improving the abiotic stress tolerance. 17th International Symposium Biodiversity and Evolutionary Biology; Bonn. 24. - 28. September 2006

Neumann K, Balint AF, Szira F, Börner A (2006) Identifizierung von QTLs, verantwortlich für die Toleranz gegenüber Trockenstress in zwei *Hordeum*-Populationen. 8. GPZ-Vortragstagung, Freising-Weißenstephan, 14.-16. März 2006.

Anhang

Abbildungen

Abb. A1 Lageplan der beiden Standorte des Feldversuchs	8
Abb. A2 Genetische Karte der 703 DArT-Marker	9
Abb. A3 Prozentualer Anteil signifikant gekoppelter intrachromosomaler Paare in der Gerstenkollektion	13
Abb. A4 Prozentuale Verteilung der Linien mit im Stress signifikant kürzeren und längeren Koleoptilen	19
Abb. A5 Assoziierte Marker im Keimlingsstadium	20
Abb. A6 Assoziierte Marker im Sämlingsstadium	28
Abb. A7 Assoziierte Marker im Feldversuch	39

Tabellen

Tab. A1 Herkünfte und Sortennamen der Gerstengenotypen	2
Tab. A2 Zusammensetzung einer 100-prozentigen Hoaglandlösung	7
Tab. A3 Ergebnisse der Hauptkoordinatenanalyse	12
Tab. A4 Intrachromosomales LD der genetischen Klassen 1-4	14
Tab. A5 Statistik der Merkmale im Keimlingsstadium	15
Tab. A6 Signifikante Korrelationen zwischen den Merkmalen im Keimlingsstadium	15
Tab. A7 Gruppenunterschiede zwischen den Gruppen Wildgerste, Landrassen, Kultivaren und Kreuzungen aus Wildgersten und Kultivaren im Keimlingsstadium	16
Tab. A8 Gruppenunterschiede zwischen den zwei- und sechszeiligen Kulturgersten im Keimlingsstadium	17
Tab. A9 Gruppenunterschiede zwischen den Gruppen der Q-Matrix im Keimlingsstadium	18
Tab. A10 Statistik der Merkmale im Sämlingsstadium	22
Tab. A11 Signifikante Korrelationen zwischen den Merkmalen im Sämlingsstadium	23
Tab. A12 Gruppenunterschiede zwischen den Gruppen Wildgerste, Landrassen, Kultivaren und Kreuzungen aus Wildgersten und Kultivaren im Sämlingsstadium	24
Tab. A13 Gruppenunterschiede zwischen den zwei- und sechszeiligen Kulturgersten im Sämlingsstadium	26
Tab. A14 Posthoc-Test Tukey's b für die Merkmale im Sämlingsstadium zwischen den Gruppen der Q-Matrix (Q-Gruppen). Es sind die Merkmale mit signifikanten Gruppenunterschieden dargestellt. Signifikanzlevel $\alpha = 0,05$	26
Tab. A15 Statistik der Merkmale im Feldexperiment	32
Tab. A16 Signifikante Korrelationen zwischen den Merkmalen im Feldexperiment	33
Tab. A17 Gruppenunterschiede zwischen den Gruppen Wildgerste, Landrassen, Kultivaren und Kreuzungen aus Wildgersten und Kultivaren im Feldversuch	34
Tab. A18 Gruppenunterschiede zwischen den zwei- und sechszeiligen Kulturgersten im Feldversuch	36
Tab. A19 Gruppenunterschiede zwischen den Gruppen der Q-Matrix im Feldversuch	37
Tab. A20 Statistik für die Merkmale im Folientunnelexperiment	41
Tab. A21 Signifikante Korrelationen zwischen den Merkmalen im Folientunnelexperiment	42
Tab. A22 Gruppenunterschiede zwischen den Gruppen Wildgerste, Landrassen, Kultivaren und Kreuzungen aus Wildgersten und Kultivaren im Folientunnelexperiment	43
Tab. A23 Gruppenunterschiede zwischen den zwei- und sechszeiligen Kulturgersten im Folientunnelexperiment	45
Tab. A24 Gruppenunterschiede zwischen den Gruppen der Q-Matrix im Folientunnelexperiment	46
Tab. A25 Signifikante Korrelationen zwischen Merkmalen des Keimlings- und Sämlingstest	49
Tab. A26 Signifikante Korrelationen zwischen Merkmalen des Keimlingstests und des Feldexperiments	50
Tab. A27 Signifikante Korrelationen zwischen Merkmalen des Keimlingstests und des Folientunnelversuchs	51
Tab. A28 Signifikante Korrelationen zwischen Merkmalen des Sämlingstests und des Feldexperiments	52
Tab. A29 Signifikante Korrelationen zwischen Merkmalen des Sämlingstests und des Folientunnelversuchs	53
Tab. A30 Signifikante Korrelationen zwischen Merkmalen des Feldexperiments und des Folientunnelversuchs	54
Tab. A31 Übersicht über alle assoziierten Marker in allen vier Experimenten	55
Tab. A32 Überblick über alle Ertragsloci, die nicht mit dem Schossen oder der Blüte assoziiert sind	69
Tab. A33 Überblick über alle Loci, die mit der Blüte und/oder dem Schossen assoziiert sind	73
Tab. A34 Übersicht über Nicht-Ertragsloci ohne Assoziation zur Blüte oder dem Schossen	75

Anhang

Tab. A1 Herkünfte (Ländercode von der Webseite der UN) und Sortennamen (so vorhanden) der Gerstengenotypen, inklusive der Zeiligkeit und der Q-Gruppen ermittelt mit STRUCTURE

GT	UR-Code	Herkunft	Beschreibung	Sortenname	Zeiligkeit	Q-Gruppe
1	UR191	AFG	Wildgerste		zwei	Q5
2	UR192	AFG	Wildgerste		zwei	Q5
3	UR221	AZE	Wildgerste		zwei	Q5
4	UR199	EGY	Wildgerste		zwei	Q5
5	UR218	IRN	Wildgerste		zwei	
6	UR215	IRN	Wildgerste		zwei	Q5
7	UR216	IRQ	Wildgerste		zwei	Q5
8	UR201	JOR	Wildgerste		zwei	Q5
9	UR203	JOR	Wildgerste		zwei	Q5
11	UR208	JOR	Wildgerste		zwei	Q5
12	UR200	JOR	Wildgerste		zwei	Q5
13	UR206	JOR	Wildgerste		zwei	Q5
14	UR211	JOR	Wildgerste		zwei	Q5
15	UR209	JOR	Wildgerste		zwei	Q5
16	UR210	JOR	Wildgerste		zwei	Q5
17	UR202	JOR	Wildgerste		zwei	Q5
18	UR219	JOR	Wildgerste		zwei	Q5
19	UR207	JOR	Wildgerste		zwei	Q5
20	UR204	JOR	Wildgerste		zwei	Q4
21	UR194	PAK	Wildgerste		zwei	Q5
22	UR195	PAK	Wildgerste		zwei	Q5
23	UR196	PAK	Wildgerste		zwei	
24	UR189	SYR	Wildgerste		zwei	Q5
25	UR212	SYR	Wildgerste		zwei	Q5
26	UR197	SYR	Wildgerste		zwei	Q5
27	UR198	SYR	Wildgerste		zwei	Q5
28	UR190	SYR	Wildgerste		zwei	Q5
29	UR217	SYR	Wildgerste		zwei	Q5
30	UR213	TKM	Wildgerste		zwei	Q5
31	UR220	TKM	Wildgerste		zwei	
32	UR223	TKM	Wildgerste		zwei	Q5
33	UR222	TKM	Wildgerste		zwei	Q5
34	UR224	TKM	Wildgerste		zwei	Q5
35	UR214	TKM	Wildgerste		zwei	Q5
36	UR193	TUR	Wildgerste		zwei	
37	UR105	AFG	Landrasse		zwei	Q2
38	UR029	AFG	Landrasse		sechs	Q2
39	UR003	AFG	Landrasse		sechs	Q2
40	UR015	EGY	Landrasse		sechs	
41	UR054	EGY	Landrasse		zwei	Q1
42	UR043	EGY	Landrasse		sechs	
43	UR049	EGY	Landrasse		sechs	
44	UR050	EGY	Landrasse		sechs	Q5
45	UR013	IND	Landrasse		sechs	Q2
46	UR022	IRN	Landrasse		zwei	
47	UR025	IRN	Landrasse		sechs	
48	UR090	IRN	Landrasse		sechs	Q2

Anhang

GT	UR-Code	Herkunft	Beschreibung	Sortenname	Zeilig-keit	Q-Gruppe
49	UR118	JOR	Landrasse		zwei	Q4
50	UR034	JOR	Landrasse		sechs	Q4
51	UR119	JOR	Landrasse		zwei	Q4
52	UR061	OMN	Landrasse		zwei	Q1
53	UR055	OMN	Landrasse		sechs	Q1
54	UR094	SAU	Landrasse		zwei	
55	UR095	SAU	Landrasse		zwei	
56	UR069	SYR	Landrasse		zwei	Q4
57	UR033	SYR	Landrasse		sechs	Q4
58	UR070	SYR	Landrasse		sechs	Q4
59	UR114	SYR	Landrasse		sechs	Q4
60	UR064	SYR	Landrasse		zwei	Q2
61	UR035	SYR	Landrasse		zwei	Q1
62	UR038	SYR	Landrasse		zwei	Q4
63	UR053	SYR	Landrasse		zwei	Q4
64	UR115	SYR	Landrasse		sechs	Q4
65	UR052	SYR	Landrasse		zwei	Q4
66	UR075	TJK	Landrasse		zwei	
67	UR122	TJK	Landrasse		zwei	
69	UR031	TUR	Landrasse		zwei	
70	UR032	TUR	Landrasse		zwei	Q4
71	UR079	YEM	Landrasse		zwei	Q2
72	UR097	YEM	Landrasse		zwei	Q2
73	UR080	YEM	Landrasse		zwei	
74	UR005	ETH	Landrasse		zwei	Q2
75	UR030	SAU	Landrasse		zwei	Q2
76	UR028	AFG	Landrasse		sechs	Q2
77	UR004	AFG	Landrasse		sechs	Q2
78	UR016	AFG	Landrasse		zwei	Q2
79	UR023	AFG	Landrasse		zwei	Q2
80	UR009	AZE	Landrasse		sechs	Q2
81	UR018	AZE	Landrasse		sechs	Q2
82	UR104	AZE	Landrasse		sechs	Q1
83	UR066	CHN	Landrasse		sechs	Q2
84	UR067	CHN	Landrasse		sechs	Q2
86	UR068	CHN	Landrasse		sechs	Q2
87	UR007	DZA	Landrasse		sechs	Q1
88	UR113	DZA	Landrasse		sechs	Q3
89	UR062	DZA	Landrasse		sechs	Q3
90	UR063	DZA	Landrasse		sechs	Q3
91	UR071	DZA	Landrasse		sechs	Q3
92	UR072	DZA	Landrasse		sechs	Q3
93	UR073	DZA	Landrasse		sechs	Q3
94	UR014	EGY	Landrasse		sechs	Q3
95	UR120	EGY	Landrasse		sechs	Q3
96	UR116	EGY	Landrasse		sechs	Q2
97	UR044	EGY	Landrasse		sechs	Q3
98	UR045	EGY	Landrasse		sechs	Q3
99	UR006	ETH	Landrasse		sechs	Q2
100	UR012	IND	Landrasse		zwei	Q2

Anhang

GT	UR-Code	Herkunft	Beschreibung	Sortenname	Zeilig-keit	Q-Gruppe
101	UR024	IRN	Landrasse		sechs	Q2
102	UR107	IRN	Landrasse		zwei	Q2
103	UR085	IRN	Landrasse		sechs	Q2
104	UR086	IRN	Landrasse		sechs	Q2
105	UR021	IRN	Landrasse		sechs	Q2
106	UR098	IRN	Landrasse		sechs	Q2
107	UR106	IRN	Landrasse		sechs	Q2
108	UR027	IRN	Landrasse		zwei	Q2
109	UR108	IRN	Landrasse		sechs	Q2
110	UR002	IRN	Landrasse		sechs	Q2
111	UR026	IRN	Landrasse		sechs	Q2
112	UR099	IRN	Landrasse		sechs	Q2
113	UR089	IRN	Landrasse		sechs	Q2
114	UR109	IRN	Landrasse		sechs	Q3
115	UR020	IRN	Landrasse		zwei	Q2
116	UR088	IRQ	Landrasse		sechs	Q2
117	UR017	IRQ	Landrasse		sechs	Q2
118	UR123	JOR	Landrasse		zwei	Q1
119	UR117	JOR	Landrasse		sechs	Q2
120	UR091	LBY	Landrasse		sechs	Q3
121	UR077	LBY	Landrasse		sechs	Q3
122	UR078	LBY	Landrasse		sechs	Q3
123	UR100	LBY	Landrasse		sechs	Q3
124	UR076	LBY	Landrasse		sechs	Q3
125	UR092	LBY	Landrasse		sechs	Q3
126	UR121	LBY	Landrasse		sechs	Q3
127	UR074	LBY	Landrasse		sechs	Q3
128	UR011	LBY	Landrasse		sechs	Q3
129	UR042	MAR	Landrasse		sechs	Q3
130	UR041	MAR	Landrasse		sechs	Q3
131	UR039	MAR	Landrasse		sechs	Q3
132	UR040	MAR	Landrasse		sechs	Q3
133	UR058	OMN	Landrasse		sechs	Q2
134	UR056	OMN	Landrasse		sechs	Q2
135	UR057	OMN	Landrasse		sechs	Q2
136	UR060	OMN	Landrasse		sechs	Q3
137	UR059	OMN	Landrasse		zwei	Q2
138	UR019	PAK	Landrasse		sechs	Q2
139	UR087	PAK	Landrasse		sechs	Q2
140	UR112	PAK	Landrasse		sechs	Q2
141	UR048	PAK	Landrasse		sechs	Q2
142	UR110	PAK	Landrasse		sechs	Q2
143	UR111	PAK	Landrasse		sechs	Q2
144	UR047	PAK	Landrasse		sechs	Q2
145	UR046	PAK	Landrasse		sechs	Q2
146	UR096	SAU	Landrasse		zwei	Q1
147	UR037	SYR	Landrasse		zwei	Q1
148	UR036	SYR	Landrasse		zwei	Q1
149	UR051	SYR	Landrasse		zwei	Q3
150	UR001	TKM	Landrasse		zwei	Q2

Anhang

GT	UR-Code	Herkunft	Beschreibung	Sortenname	Zeilig-keit	Q-Gruppe
151	UR124	TKM	Landrasse		sechs	Q1
152	UR101	TKM	Landrasse		sechs	Q2
153	UR010	TKM	Landrasse		sechs	Q2
154	UR082	TUN	Landrasse		sechs	Q1
155	UR083	TUN	Landrasse		sechs	Q3
156	UR081	TUN	Landrasse		sechs	Q3
157	UR084	TUN	Landrasse		sechs	Q3
158	UR093	TUR	Landrasse		sechs	Q1
159	UR102	UZB	Landrasse		sechs	Q1
160	UR103	UZB	Landrasse		sechs	Q2
161	UR225	ICA	Wildgerstenkultivar	H. spont. 41-1	zwei	Q4
162	UR226	ICA	Wildgerstenkultivar	H. spont. 41-3	zwei	
163	UR227	ICA	Wildgerstenkultivar	H. spont. 41-5	zwei	
164	UR125	ICA	Kultivar	Harmal-02/ESP/1808-4L (P2)	zwei	Q1
165	UR126	ICA	Kultivar	Arta	zwei	Q4
166	UR127	ICA	Kultivar	Tadmor	zwei	Q4
167	UR128	ICA	Kultivar	ER/Apm	zwei	Q1
168	UR129	ICA	Kultivar	WI2291	zwei	Q1
169	UR130	ICA	Kultivar	Zanbaka	zwei	Q4
170	UR131	ICA	Kultivar	SLB05-96	zwei	Q4
171	UR132	ICA	Kultivar	Moroc9-75	zwei	Q1
172	UR133	ICA	Kultivar	SLB34-40	zwei	Q4
173	UR134	ICA	Kultivar	Zanbakian	zwei	
174	UR135	ICA	Kultivar	Harmal	zwei	Q1
175	UR136	ICA	Kultivar	Sara	zwei	Q4
176	UR137	ICA	Kultivar	Rihane-03	sechs	Q3
177	UR138	ICA	Kultivar	Alanda-01	sechs	Q1
178	UR139	TUN	Kultivar	Martin	sechs	Q3
179	UR140	DZA	Kultivar	Saida	sechs	Q3
180	UR141	DZA	Kultivar	Tichedrett	sechs	Q3
181	UR142	TUN	Kultivar	Manel	sechs	Q1
182	UR143	ICA	Kultivar	Badia	sechs	Q3
183	UR144	FRA	Kultivar	Express	sechs	Q1
184	UR145	IRQ	Kultivar	IPA7	sechs	Q3
185	UR146	MAR	Kultivar	Arig8	sechs	Q3
186	UR147	JOR	Kultivar	Rum	sechs	Q3
187	UR148	TUR	Kultivar	Tokak	zwei	Q1
188	UR149	RUS	Kultivar	Radical	sechs	Q1
189	UR150	TUR	Kultivar	Bulbul	zwei	Q1
190	UR151	ICA	Kultivar	Matnan-01	sechs	
191	UR152	ICA	Kultivar	Assala-04	sechs	Q3
192	UR153	ICA	Kultivar	Salmas	zwei	Q1
193	UR154	EGY	Kultivar	CalMr	sechs	Q3
194	UR155	CYP	Kultivar	Mari/Aths*2	sechs	
195	UR156	GRC	Kultivar	Aths	sechs	Q3
196	UR157	EGY	Kultivar	Giza 125	sechs	Q3
197	UR158	EGY	Kultivar	Giza126	sechs	Q3
198	UR159	SYR	Kultivar	Furat 1	sechs	
199	UR160	SYR	Kultivar	Furat-2	zwei	Q1
200	UR161	ICA	Kultivar	Sadik-1	zwei	Q1

Anhang

GT	UR-Code	Herkunft	Beschreibung	Sortenname	Zeilig-keit	Q-Gruppe
201	UR162	ICA	Kultivar	Sadik-2	zwei	Q1
202	UR163	ICA	Kultivar	Pamir-009	zwei	Q1
203	UR164	LBY	Kultivar	Katara	sechs	
204	UR165	LBY	Kultivar	Barjouj	sechs	Q3
205	UR166	ICA	Kultivar	Momtaz	sechs	Q1
206	UR167	ICA	Kultivar	Batal-01	zwei	Q2
207	UR168	LBN	Kultivar	Litani	zwei	Q1
208	UR169	ICA	Kultivar	Birlik	zwei	
209	UR170	SYR	Kultivar	Furat-3	zwei	
210	UR171	AUS	Kultivar	Keel	zwei	Q1
211	UR172	AUS	Kultivar	Barque	zwei	Q1
212	UR173	ETH	Kultivar	Shege	sechs	
213	UR174	ERI	Kultivar	Demhay	zwei	Q2
214	UR175	ERI	Kultivar	Atsa	zwei	Q2
215	UR176	LBY	Kultivar	Tarida	zwei	Q4
216	UR177	ICA	Kultivar x Wild	Arta/H.spont.41-5/Tadmor	zwei	Q4
217	UR178	ICA	Kultivar x Wild	Arta/H.spont.41-5/Tadmor	zwei	Q4
218	UR179	ICA	Kultivar x Wild	H.spont.41-1/Tadmor	zwei	
220	UR181	ICA	Kultivar x Wild	Hml//H.spont.41-1/Tadmor	zwei	
221	UR182	ICA	Kultivar x Wild	Zanbaka//SLB45-40/H.spont.41-1	zwei	Q4
222	UR183	ICA	Kultivar x Wild	SLB12-59//SLB45-40/H.spont.41-5	zwei	Q4
223	UR184	ICA	Kultivar x Wild	SLB39-39/H.spont.41-5	zwei	Q1
224	UR185	ICA	Kultivar x Wild	H.spont.41-5/Tadmor//Hml-02/Lignee131	zwei	
225	UR186	ICA	Kultivar x Wild	SLB05-96//H.spont.41-1/Tadmor	zwei	Q4
226	UR187	ICA	Kultivar x Wild	SLB05-96/H.spont.41-5	zwei	Q4
227	UR188	ICA	Kultivar	SLB34-65/Arar	zwei	

Tab. A2 Zusammensetzung einer 100-prozentigen Hoaglandlösung

<p>Hoaglandlösung (1 l): 100 ml Makrolösung 10 ml Eisenlösung 250 µl Mikrolösung</p> <p>Makrolösung (1 l): 5,055 g KNO₃ 11,81 g Ca(NO₃)₂*4H₂O 4,932 g MgSO₄*7H₂O 1,361 g KH₂PO₄</p> <p>Eisenlösung - Fe(III)-EDTA – Lösung (1 l) 4 g Fe(III)-EDTA</p> <p>Mikrolösung (100 ml) 286 mg H₃BO₃ 362 mg MnCl₂*4H₂O 22 mg ZnSO₄*7H₂O 12 mg Na₂MoO₄*2H₂O</p>

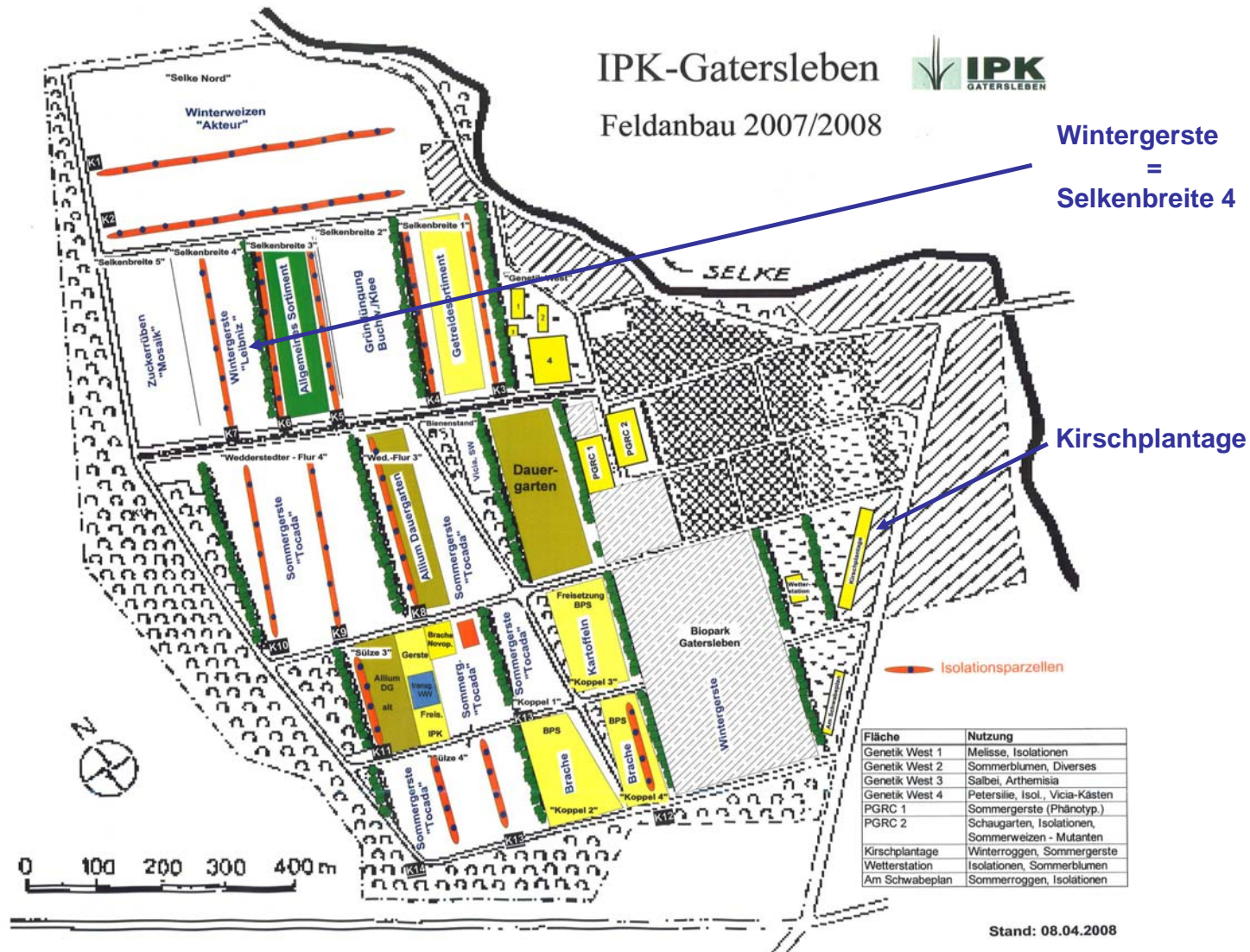


Abb. A1 Lageplan der beiden Standorte des Feldversuchs zur chemischen Desikkation 2008

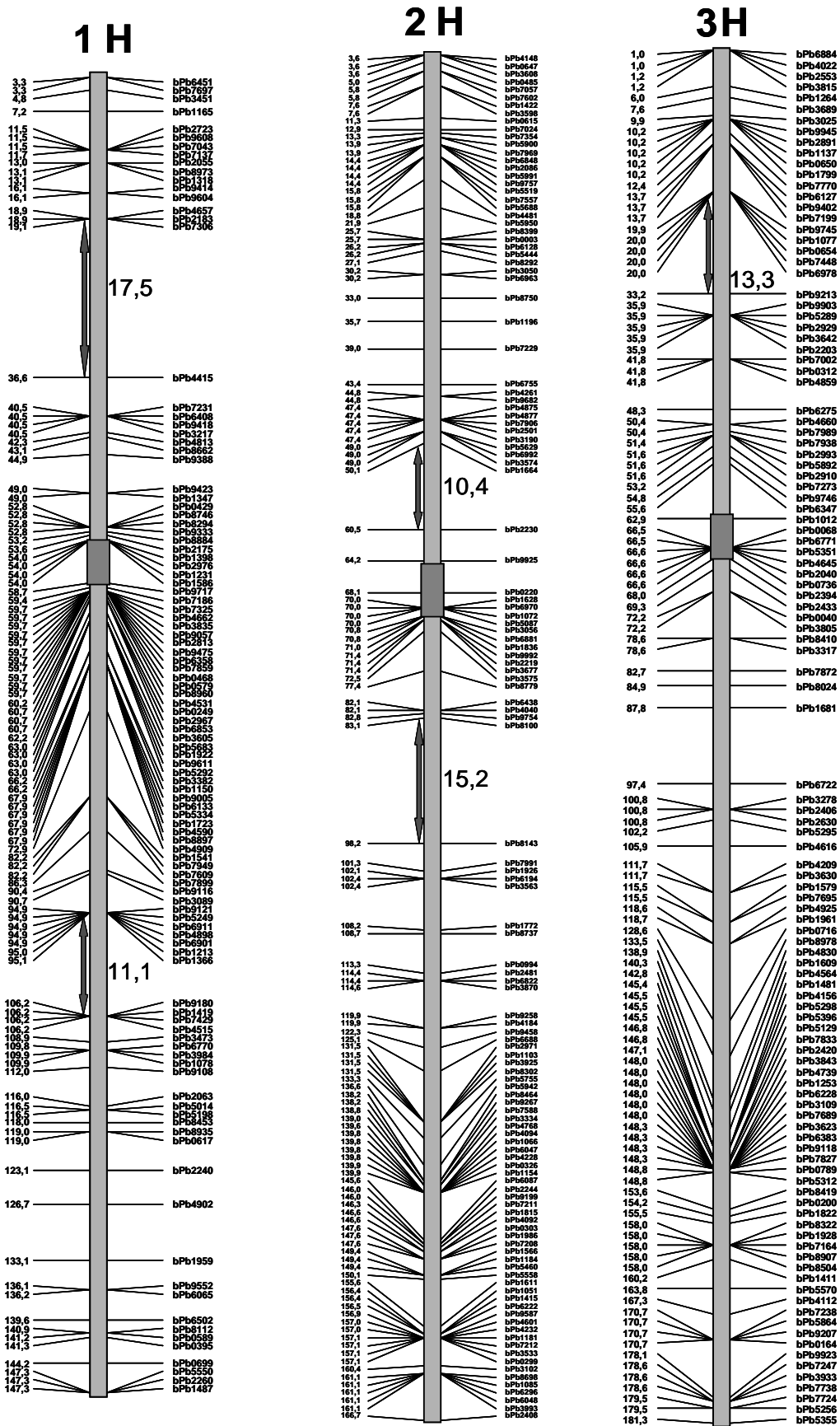


Abb. A2 Genetische Karte der 703 DaRT-Marker, graue Rechtecke zeigen Centromerpositionen; Lücken > 10 cM mit Pfeilen gekennzeichnet

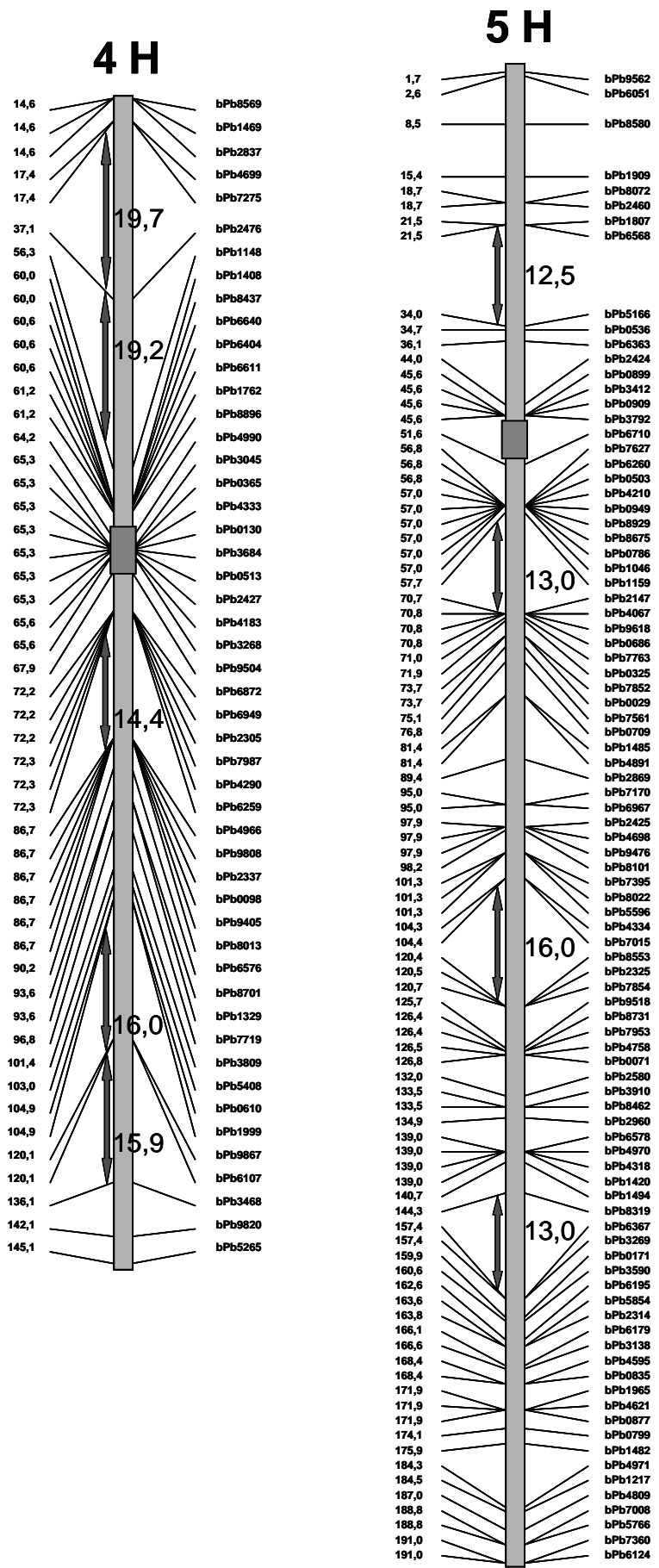


Abb. A2 Fortsetzung

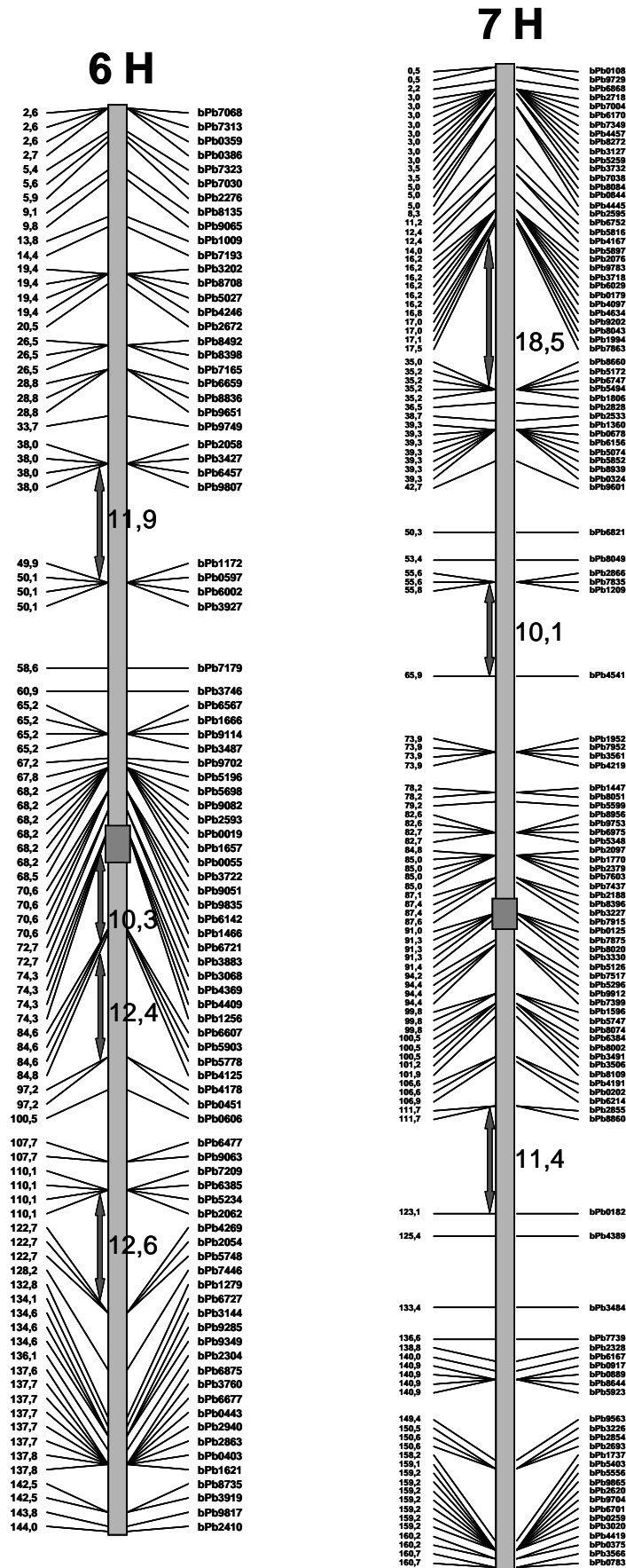


Abb. A2 Fortsetzung

Anhang

Tab. A3 Ergebnisse der Hauptkoordinatenanalyse mit den 703 kartierten Markern für die ersten 40 Koordinaten

Faktor	Eigenwert	Prozent der Gesamtvarianz	Prozentualer Anteil der kumulierten Varianz an Gesamtvarianz
1	15,8	10,9	10,9
2	8,3	5,8	16,7
3	7,2	5,0	21,7
4	5,2	3,6	25,3
5	4,4	3,1	28,3
6	4,2	2,9	31,2
7	3,6	2,5	33,7
8	3,5	2,4	36,1
9	2,8	1,9	38,1
10	2,7	1,9	39,9
11	2,5	1,7	41,6
12	2,5	1,7	43,3
13	2,3	1,6	44,9
14	2,3	1,6	46,5
15	2,2	1,5	48,0
16	2	1,4	49,4
17	1,9	1,3	50,7
18	1,8	1,3	51,9
19	1,7	1,2	53,1
20	1,6	1,1	54,3
21	1,6	1,1	55,4
22	1,6	1,1	56,4
23	1,5	1,0	57,4
24	1,4	1,0	58,4
25	1,4	0,9	59,4
26	1,3	0,9	60,3
27	1,3	0,9	61,2
28	1,2	0,8	62,0
29	1,2	0,8	62,8
30	1,2	0,8	63,7
31	1,1	0,8	64,4
32	1,1	0,8	65,2
33	1,1	0,8	66,0
34	1	0,7	66,7
35	1	0,7	67,4
36	1	0,7	68,1
37	1	0,7	68,7
38	1	0,7	69,4
39	0,9	0,6	70,0
40	0,9	0,6	70,6

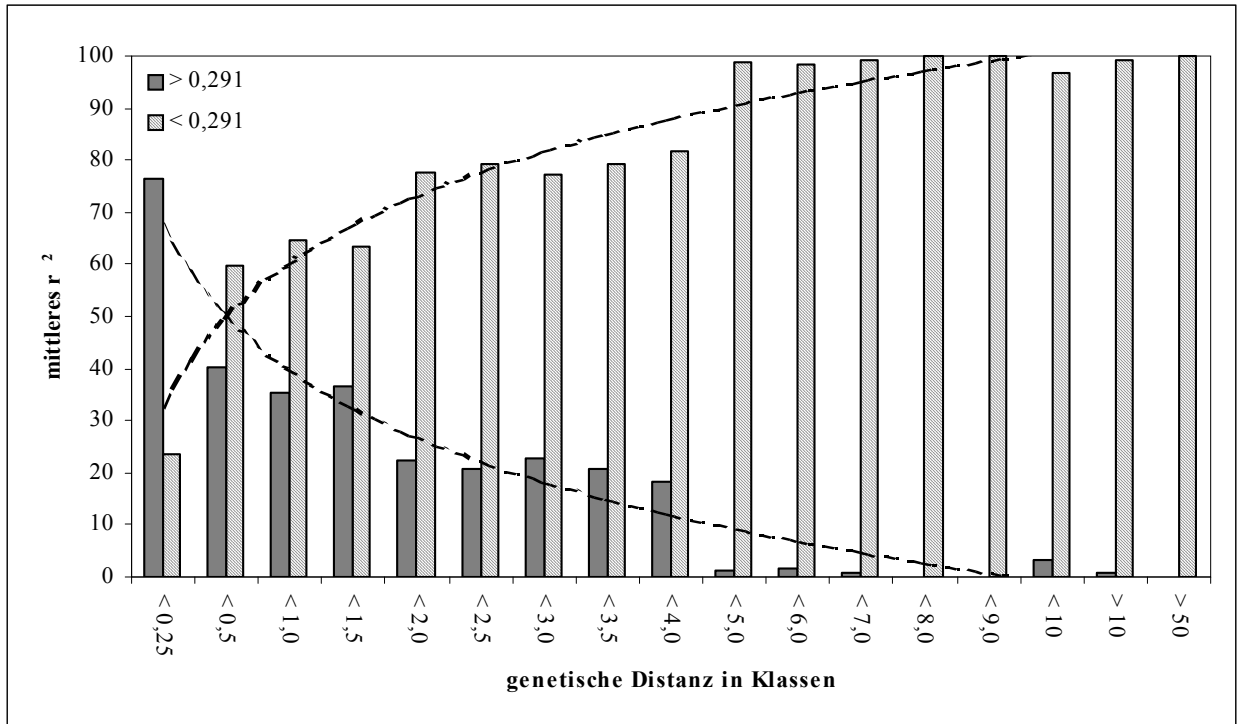


Abb. A3 Prozentualer Anteil (Y-Achse) signifikant gekoppelter intrachromosomaler Paare in der Gerstenkollektion ($P < 0,01$) aufgrund wahrscheinlich echter genetischer Kopplung (Paare mit $r^2 > 0,291$) und aufgrund von Populationsstruktur ($r^2 < 0,291$) in Abhängigkeit der genetischen Distanz (X-Achse). Diese ist in Klassen zusammengefasst. Eine logarithmische Trendlinie wurde an beide Anteilsklassen angepasst.

Anhang

Tab. A4 Intrachromosomales LD der genetischen Klassen 1-4 nach Maccaferri et al. (2005) in der gesamten Population (Pop) und den Q-Gruppen (Q1 bis Q5)

Q-Gruppe	Klasse	Paare gesamt	Median r^2	Anz s. LD	% s. LD	Mittleres r^2 s. LD	Paare in totalem LD
Q1	1	5082	0,061	1148	22,6	0,727	573
Q2	1	5097	0,027	814	16,0	0,719	568
Q3	1	4484	0,063	924	20,6	0,740	570
Q4	1	4454	0,058	576	12,9	0,929	549
Q5	1	4904	0,034	622	12,7	0,910	474
Pop	1	5320	0,021	2036	38,3	0,373	434
Q1	2	3427	0,038	180	5,3	0,395	5
Q2	2	3502	0,020	189	5,4	0,271	5
Q3	2	2964	0,028	181	6,1	0,333	3
Q4	2	2767	0,032	49	1,8	0,581	10
Q5	2	3330	0,028	56	1,7	0,385	4
Pop	2	3698	0,012	903	24,4	0,084	3
Q1	3	8920	0,030	248	2,8	0,349	0
Q2	3	8958	0,020	361	4,0	0,228	0
Q3	3	7756	0,023	338	4,4	0,323	2
Q4	3	7270	0,034	114	1,6	0,663	45
Q5	3	8294	0,025	99	1,2	0,421	5
Pop	3	9422	0,011	2161	22,9	0,076	0
Q1	4	17.780	0,026	271	1,5	0,351	2
Q2	4	17.912	0,019	708	4,0	0,238	1
Q3	4	15.450	0,028	740	4,8	0,333	1
Q4	4	14.622	0,028	76	0,5	0,529	15
Q5	4	16.616	0,024	114	0,7	0,381	5
Pop	4	18.541	0,009	3071	16,6	0,071	0
Q1	gesamt	35.209	0,031	1847	5,2	0,589	580
Q2	gesamt	35.469	0,020	2072	5,8	0,428	574
Q3	gesamt	30.654	0,029	2183	7,1	0,503	576
Q4	gesamt	29.113	0,033	815	2,8	0,833	619
Q5	gesamt	33.144	0,026	891	2,7	0,755	488
Pop	gesamt	36.981	0,011	8171	22,1	0,149	437

Median aller Paare für r^2 , s. LD - Anzahl und prozentualer Anteil sich signifikant in LD befindlicher Paare ($P < 0,01$), mittleres r^2 für diese Paare sowie die Anzahl der Paare in totalem LD ($r^2 = 1$) für die Q-Gruppen und der gesamten Population (Pop).

Anhang

Tab. A5 Statistik der Merkmale im Keimlingsstadium (mit dem Gesamtmittelwert über alle 3 Experimente)

Merkmals	Anzahl	Minimum	Maximum	Mittel	σ	Var	VarK
WL K (cm)	571	6,1	18,4	12,5	2,2	4,7	17,6
WL S (cm)	551	1,4	15,1	6,8	2,2	4,9	32,4
WL TI	571	0,0	111,8	52,5	18,3	334,4	34,9
KL K (cm)	571	1,9	5,0	3,1	0,4	0,2	12,9
KL S (cm)	551	0,2	4,7	2,9	0,7	0,5	24,1
KL TI	571	0,0	141,0	90,2	26,3	689,5	29,2
SL K (cm)	571	6,1	16,8	11,7	1,5	2,3	12,8
SL S (cm)	551	0,2	12,6	6,1	2,3	5,4	37,7
SL TI	571	0,0	116,2	50,4	21,3	451,9	42,3
KR K	571	2,0	10,0	8,9	1,7	2,8	19,1
KR S	565	0,0	10,0	7,6	2,5	6,4	32,9
KR TI	565	0,0	100,0	82,7	23,8	567,4	28,8

Merkmale: Wurzellänge (WL), Koleoptilenlänge (KL), Sprosslänge (SL) und Keimrate (KR) in der Kontrollvariante (K) und in der Stressvariante (S) sowie der jeweiligen Toleranzindizes (TI) der Merkmale in %; Minimum, Maximum, Mittelwert, Standardabweichung (σ), Varianz (Var), Varianzkoeffizient (VarK)

Tab. A6 Signifikante Korrelationen zwischen den Merkmalen im Keimlingsstadium (mit den Mittelwerten über die drei Experimente)

	WL K	WL S	KL K	KL S	SL K	SL S	KR K	KR S	WL TI	KL TI	SL TI	KR TI
WL K	1											
WL S	0,659**	1										
KL K	0,173**		1									
KL S	0,358**	0,548**	0,594**	1								
SL K	0,348**	0,241**	0,653**	0,540**	1							
SL S	0,408**	0,768**	0,143*	0,727**	0,427**	1						
KR K			0,261**	0,179*	0,247**		1					
KR S	0,321**	0,483**	0,196**	0,504**	0,326**	0,573**	0,457**	1				
WL TI		0,799**		0,468**		0,705**		0,382**	1			
KL TI	0,289**	0,629**		0,742**	0,139*	0,772**		0,429**	0,640**	1		
SL TI	0,295**	0,741**		0,594**		0,922**		0,481**	0,764**	0,818**	1	
KR TI	0,331**	0,493**		0,489**	0,271**	0,588**		0,901**	0,408**	0,481**	0,522**	1

* signifikant auf dem 0,05-Level, ** s. auf dem 0,01-Level; Merkmale: Wurzellänge (WL), Koleoptilenlänge (KL), Sprosslänge (SL) und Keimrate (KR) in der Kontrollvariante (K) und Stressvariante (S) sowie der jeweiligen Toleranzindizes (TI) der Merkmale

Anhang

Tab. A7 Posthoc-Test Tukey's b für die Merkmale im Keimlingsstadium zwischen den Gruppen Wildgerste (Wild), Landrassen, Kultivaren und Kreuzungen aus Wildgersten und Kultivaren (Wild x Kult.). Es sind die Merkmale mit signifikanten Gruppenunterschieden dargestellt. Signifikanzlevel $\alpha = 0,05$

Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2
WL K	Wild	29	12,0	
WL K	Kultivare	51	12,1	
WL K	Landrassen	114	12,6	12,6
WL K	Wild x Kult.	10		13,7
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2
KL K	Wild	29	2,8	
KL K	Kultivare	51	2,9	
KL K	Wild x Kult.	10	3,0	3,0
KL K	Landrassen	114		3,2
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2
KL S	Wild	28	2,5	
KL S	Wild x Kult.	10	2,7	2,7
KL S	Kultivare	51	2,8	2,8
KL S	Landrassen	114		3,0
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2
KR K	Wild	28	8,2	
KR K	Wild x Kult.	10	8,4	8,4
KR K	Kultivare	51		9,0
KR K	Landrassen	114		9,1

Merkmale: Wurzellänge (WL), Koleoptilenlänge (KL), Keimrate (KR);
Kontrollvariante (K) oder Stressvariante (S)

Anhang

Tab. A8 Gruppenunterschiede zwischen den zwei- und sechszeiligen Kulturgersten im Keimlingsstadium: Mittelwerte der beiden Gruppen, sowie Standardabweichung (Stabw.) und Signifikanz nach ANOVA. Es sind die Merkmale mit signifikanten Gruppenunterschieden dargestellt. Signifikanzlevel $\alpha = 0,05$

Merkmal	Zeiligkeit	Anzahl	Mittelwert	Stabw.	Signifikanz
WL S	2	56	6,4	2,4	0,005
	6	80	7,4	1,5	
WL TI	2	56	51,5	15,7	0,010
	6	80	57,2	9,3	
KL S	2	56	2,8	0,6	0,021
	6	80	3,0	0,5	
KL TI	2	56	90,5	16,2	0,011
	6	80	96,2	9,6	
SL K	2	57	12,1	1,4	0,030
	6	80	11,6	1,2	
SL S	2	56	5,7	2,0	0,027
	6	80	6,4	1,6	
SL TI	2	56	47,2	15,4	0,001
	6	80	55,1	11,5	
KR S	2	56	6,8	2,3	0,002
	6	80	7,9	1,7	
KR TI	2	56	75,8	22,3	0,001
	6	80	86,3	13,4	

Merkmale: Wurzellänge (WL), Koleoptillenlänge (KL), Sprosslänge (SL) und Keimrate (KR) in der Kontrollvariante (K) und in der Stressvariante (S) sowie der jeweiligen Toleranzindizes (TI) der Merkmale

Anhang

Tab. A9 Posthoc-Test Tukey's b für die Merkmale im Keimlingsstadium zwischen den Gruppen der Q-Matrix (Q-Gruppen). Es sind die Merkmale mit signifikanten Gruppenunterschieden dargestellt. Signifikanzlevel $\alpha = 0,05$

Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	
WL K	1	33	11,9		
WL K	5	22	12,0	12,0	
WL K	3	37	12,4	12,4	
WL K	4	27	12,4	12,4	
WL K	2	56		13,2	
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	
WL S	4	27	5,8		
WL S	1	33	6,5	6,5	
WL S	3	37	6,6	6,6	
WL S	5	21		7,3	
WL S	2	56		7,7	
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	
WL TI	4	27	45,9		
WL TI	3	37		53,9	
WL TI	1	33		55,1	
WL TI	2	56		57,6	
WL TI	5	21		60,0	
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
KL K	5	22	2,7		
KL K	3	37		3,0	
KL K	1	33		3,0	
KL K	4	27		3,1	
KL K	2	56			3,3
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
KL S	5	21	2,4		
KL S	4	27	2,7	2,7	
KL S	1	33		2,8	
KL S	3	37		2,8	
KL S	2	56			3,3
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	
KL TI	4	27	86,7		
KL TI	5	21	88,7	88,7	
KL TI	1	33	94,9	94,9	
KL TI	3	37	95,3	95,3	
KL TI	2	56		97,6	
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	
SL K	1	33	11,0		
SL K	3	37	11,2		
SL K	5	22	11,4		
SL K	4	27	11,7		
SL K	2	56		12,4	
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	
SL S	4	27	5,2		
SL S	5	21	5,8	5,8	
SL S	3	37	5,9	5,9	
SL S	1	33	5,9	5,9	
SL S	2	56		6,9	

Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
SL TI	4	27	44,5		
SL TI	5	21	49,6	49,6	
SL TI	3	37	52,6	52,6	
SL TI	1	33		54,0	
SL TI	2	56		55,3	
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
KR K	5	21	7,9		
KR K	3	37		8,6	
KR K	4	27		9,0	
KR K	1	33		9,0	
KR K	2	56		9,2	
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
KR S	5	21	6,3		
KR S	4	27	6,9	6,9	
KR S	3	37	7,3	7,3	7,3
KR S	1	33		7,7	7,7
KR S	2	56			8,3
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
KR TI	4	27	75,2		
KR TI	5	21	75,3		
KR TI	3	37	81,9	81,9	
KR TI	1	33	82,6	82,6	
KR TI	2	56		88,2	

Tab. A9 Fortsetzung

Merkmale: Wurzellänge (WL), Koleoptilenlänge (KL), Sprosslänge (SL) und Keimrate (KR) in der Kontrollvariante (K) und in der Stressvariante (S) sowie der jeweiligen Toleranzindizes (TI) der Merkmale

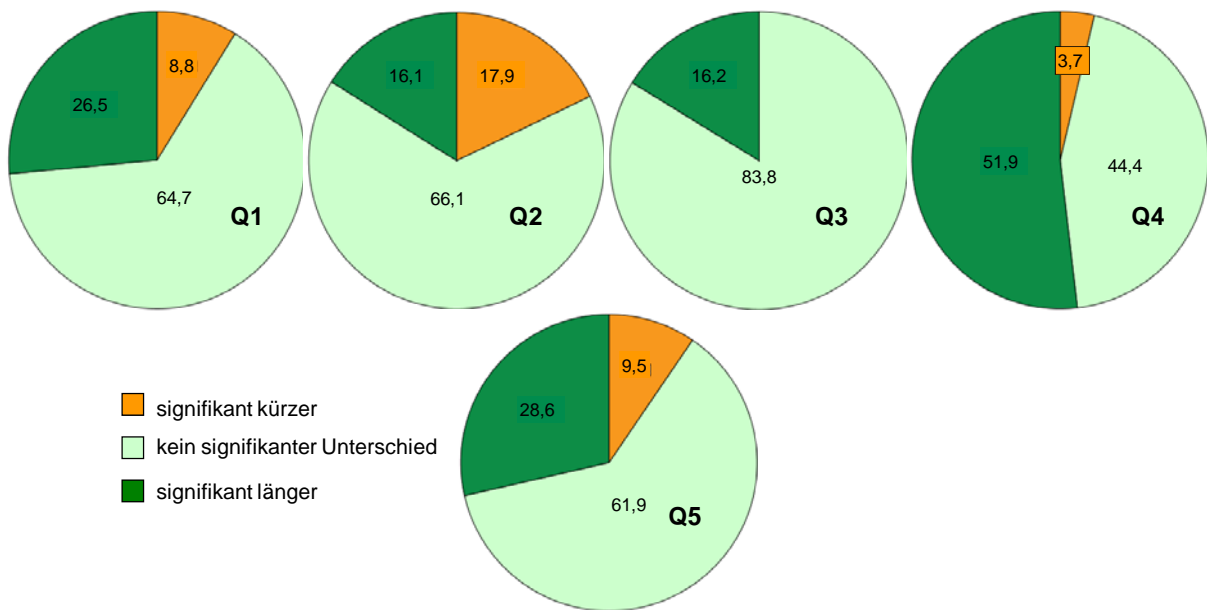


Abb. A4 Prozentuale Verteilung der Linien mit im Stress signifikant kürzeren und längeren Koleoptilen und Linien, bei denen kein signifikanter Unterschied zur Kontrolle besteht, in den fünf Q-Gruppen

Anhang

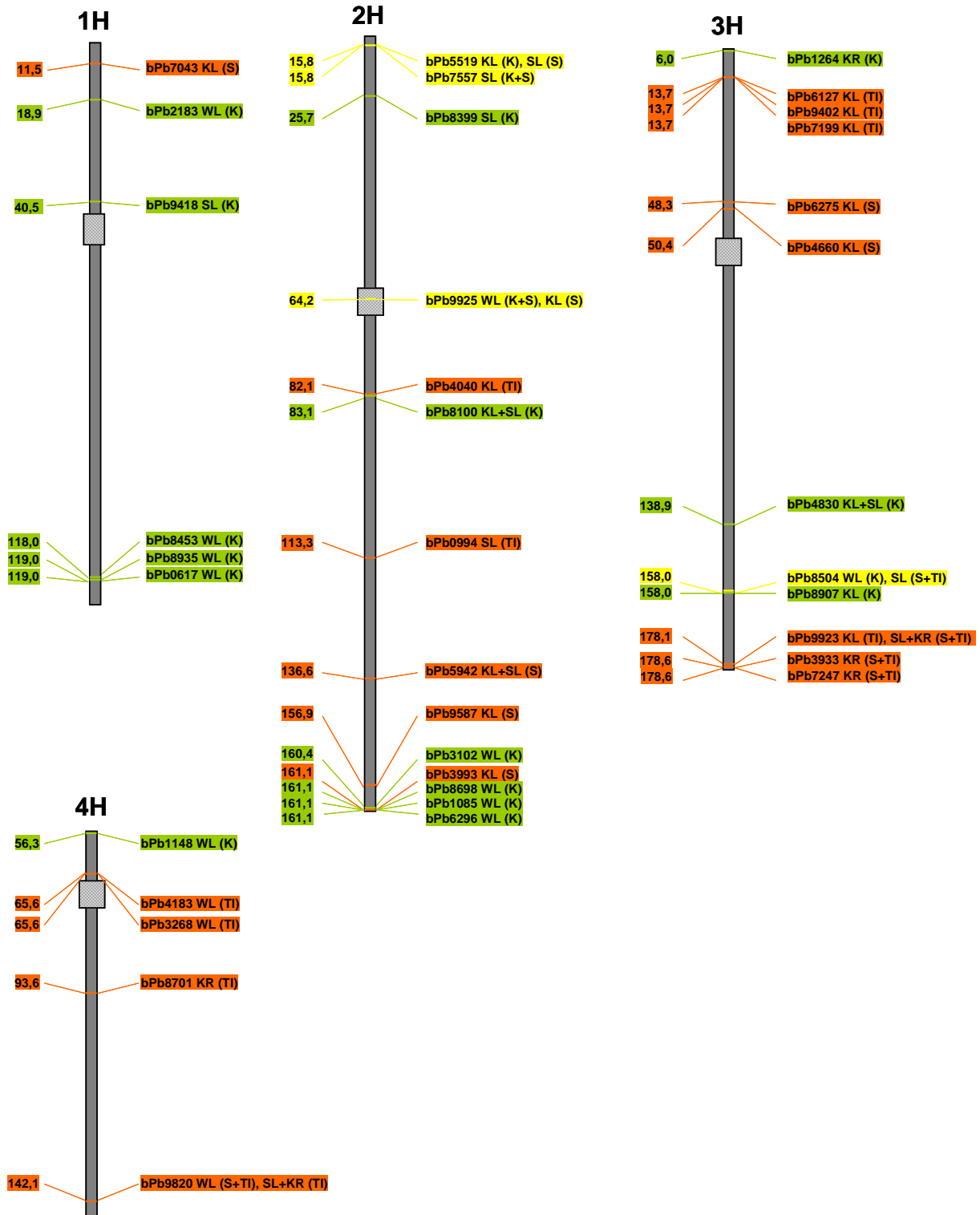


Abb. A5 Assoziierte Marker im Keimlingsstadium für Wurzellänge (WL), Koleoptilenlänge (KL), Sprosslänge (SL) und Keimrate (KR) in der Kontrollvariante (K) und in der Stressvariante (S) sowie sowie der jeweiligen Toleranzindizes (TI) der Merkmale, grün hinterlegt: nur K; orange: nur S sowie TI; gelb: K und S oder TI; Centromerpositionen durch graues Rechteck gekennzeichnet



Abb. A5 Fortsetzung

Tab. A10 Statistik der Merkmale im Sämlingsstadium

Merkmal	Anzahl	Minimum	Maximum	Mittel	σ	Var	VarK
WL K (cm)	199	10,7	43,3	21,2	5,3	28,2	25,0
WL S (cm)	199	5,9	22,1	13,2	2,8	7,6	20,9
WL TI	199	32,8	108,4	64,4	15,3	232,8	23,7
SL K (cm)	199	26,6	48,4	38,0	4,0	15,6	10,4
SL S (cm)	199	16,1	42,4	25,2	3,4	11,2	13,3
SL TI	199	44,3	91,3	66,6	7,8	61,3	11,8
WFG K (mg)	199	201,3	643,1	375,7	88,1	7760,8	23,4
WFG S (mg)	199	54,7	318,0	157,0	35,2	1236,5	22,4
WFG TI	199	20,8	118,1	43,4	12,1	146,3	27,9
WTG K (mg)	199	12,9	49,7	25,1	5,7	32,9	22,8
WTG S (mg)	199	8,0	24,9	16,4	3,1	9,5	18,8
WTG TI	199	34,8	121,6	67,1	14,0	195,9	20,9
SFG K (mg)	199	788,0	2262,1	1476,3	287,0	82351,6	19,4
SFG S (mg)	199	220,7	1333,3	610,5	160,6	25793,1	26,3
SFG TI	199	16,4	93,6	42,1	11,0	121,5	26,2
STG K (mg)	199	74,0	220,0	141,5	28,9	834,5	20,4
STG S (mg)	199	57,3	181,3	105,7	20,5	419,3	19,4
STG TI	199	43,0	119,2	76,0	13,1	171,7	17,2

Merkmale: Wurzellänge (WL), Sprosslänge (SL), Frisch- und Trockengewicht für Wurzel (WFG, WTG) und Spross (SFG, STG) in der Kontrollvariante (K) und in der Stressvariante (S) sowie der jeweiligen Toleranzindizes (TI) der Merkmale in %, Minimum, Maximum, Mittelwert, Standardabweichung (σ), Varianz (Var), Varianzkoeffizient in % (VarK)

Anhang

Tab. A11 Signifikante Korrelationen zwischen den Merkmalen im Sämlingsstadium

	WL K	WL S	SL K	SL S	WFG K	WFG S	WTG K	WTG S	SFG K	SFG S	STG K	STG S	WL TI	SL TI	WFG TI	WTG TI	SFG TI	STG TI
WL K	1																	
WL S	0,481**	1																
SL K			1															
SL S	-0,220**		0,513**	1														
WFG K			0,349**		1													
WFG S	-0,199**		0,321**	0,585**	0,359**	1												
WTG K			0,359**	0,198**	0,872**	0,367**	1											
WTG S	-0,309**		0,337**	0,474**	0,441**	0,840**	0,515**	1										
SFG K	-0,143*		0,478**	0,302**	0,747**	0,389**	0,730**	0,476**	1									
SFG S	-0,397**	-0,237**	0,374**	0,702**	0,180*	0,699**	0,328**	0,656**	0,387**	1								
STG K	-0,223**		0,473**	0,340**	0,677**	0,366**	0,748**	0,508**	0,909**	0,415**	1							
STG S	-0,318**		0,429**	0,600**	0,406**	0,648**	0,516**	0,713**	0,588**	0,834**	0,652**	1						
WL TI	-0,601**	0,371**		0,227**		0,338**		0,393**	0,149*	0,231**	0,179*	0,236**	1					
SL TI	-0,217**		-0,316**	0,646**	-0,225**	0,357**		0,225**		0,433**		0,274**	0,225**	1				
WFG TI	-0,194**			0,432**	-0,559**	0,532**	-0,444**	0,317**	-0,333**	0,439**	-0,297**	0,198**	0,261**	0,506**	1			
WTG TI				0,213**	-0,551**	0,366**	-0,598**	0,333**	-0,391**	0,248**	-0,392**		0,200**	0,335**	0,828**	1		
SFG TI	-0,297**	-0,248**		0,470**	-0,381**	0,415**	-0,224**	0,303**	-0,365**	0,701**	-0,268**	0,392**	0,129	0,511**	0,723**	0,570**	1	
STG TI				0,243**	-0,382**	0,276**	-0,341**	0,179*	-0,455**	0,415**	-0,493**	0,320**	0,055	0,370**	0,610**	0,600**	0,780**	1

* signifikant auf dem 0,05-Level, ** s. auf dem 0,01-Level; Merkmale: Wurzellänge (WL), Sprosslänge (SL), Frisch- und Trockengewicht für Wurzel (WFG, WTG) und Spross (SFG, STG) in der Kontrollvariante (K) und in der Stressvariante (S) sowie der jeweiligen Toleranzindizes (TI) der Merkmale

Tab. A12 Posthoc-Test Tukey's b für die Merkmale im Sämlingsstadium zwischen den Gruppen Wildgerste (Wild), Landrassen, Kultivaren und Kreuzungen aus Wildgersten und Kultivaren (Wild x Kult.). Es sind die Merkmale mit signifikanten Gruppenunterschieden nach ANOVA dargestellt. Signifikanzlevel $\alpha = 0,05$

Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
WL K	Kultivare	48	19,4		
WL K	Landrassen	112	20,4		
WL K	Wild x Kult.	10	22,1		
WL K	Wild	29		27,3	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	3
WL S	Kultivare	48	11,1		
WL S	Wild x Kult.	10	12,1	12,1	
WL S	Landrassen	112		13,5	
WL S	Wild	29			15,9
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
WL TI	Wild x Kult.	10	56,1		
WL TI	Kultivare	48	58,7	58,7	
WL TI	Wild	29	59,4	59,4	
WL TI	Landrassen	112		68,9	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
SL K	Wild	29	36,1		
SL K	Kultivare	48	38,2	38,2	
SL K	Landrassen	112	38,2	38,2	
SL K	Wild x Kult.	10		39,6	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
SL S	Wild	29	22,2		
SL S	Wild x Kult.	10	23,0		
SL S	Kultivare	48		25,4	
SL S	Landrassen	112		26,1	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
SL TI	Wild x Kult.	10	58,0		
SL TI	Wild	29	61,7		
SL TI	Kultivare	48		66,9	
SL TI	Landrassen	112		68,6	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
WFG K	Wild	29	355,8		
WFG K	Landrassen	112	374,1		
WFG K	Kultivare	48	375,2		
WFG K	Wild x Kult.	10		454,8	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
WFG S	Wild	29	122,0		
WFG S	Wild x Kult.	10		148,7	
WFG S	Kultivare	48		161,2	
WFG S	Landrassen	112		165,0	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
WFG TI	Wild x Kult.	10	33,4		
WFG TI	Wild	29	35,7		
WFG TI	Kultivare	48		45,0	
WFG TI	Landrassen	112		45,5	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
WTG K	Wild	29	22,9		
WTG K	Kultivare	48	24,6		
WTG K	Landrassen	112	25,4		
WTG K	Wild x Kult.	10		30,9	

Anhang

Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2
WTG S	Wild	29	13,5	
WTG S	Kultivare	48		16,6
WTG S	Wild x Kult.	10		16,7
WTG S	Landrassen	112		17,0
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2
WTG TI	Wild x Kult.	10	56,6	
WTG TI	Wild	29	61,9	61,9
WTG TI	Landrassen	112		68,4
WTG TI	Kultivare	48		69,5
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2
SFG K	Wild	29	1327,2	
SFG K	Kultivare	48	1459,5	
SFG K	Landrassen	112	1495,8	
SFG K	Wild x Kult.	10		1770,6
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2
SFG S	Wild	29	405,8	
SFG S	Wild x Kult.	10		634,9
SFG S	Landrassen	112		643,4
SFG S	Kultivare	48		652,3
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2
SFG TI	Wild	29	31,9	
SFG TI	Wild x Kult.	10	36,3	
SFG TI	Landrassen	112		43,7
SFG TI	Kultivare	48		45,8
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2
STG K	Wild	29	128,6	
STG K	Kultivare	48	141,9	
STG K	Landrassen	112	142,5	
STG K	Wild x Kult.	10		166,4
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2
STG S	Wild	29	86,8	
STG S	Landrassen	112		107,4
STG S	Kultivare	48		111,1
STG S	Wild x Kult.	10		116,6
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2
STG TI	Wild	29	69,9	
STG TI	Wild x Kult.	10	70,9	70,9
STG TI	Landrassen	112	76,5	76,5
STG TI	Kultivare	48		79,8

Tab. A12 Fortsetzung

Merkmale: Wurzellänge (WL), Sprosslänge (SL), Wurzelfrisch- und –trockengewicht (WFG, WTG), Sprossfrisch- und –trockengewicht (SFG, STG) in der Kontrollvariante (K) und in der Stressvariante (S) sowie der jeweiligen Toleranzindizes (TI) der Merkmale

Anhang

Tab. A13 Gruppenunterschiede zwischen den zwei- und sechszeiligen Kulturgersten im Sämlingsstadium: Mittelwerte der beiden Gruppen, sowie Standardabweichung (Stabw.) und Signifikanz nach ANOVA. Es sind die Merkmale mit signifikanten Gruppenunterschieden dargestellt. Signifikanzlevel $\alpha = 0,05$

Merkm	Zeiligkeit	Anzahl	Mittelwert	Stabw.	Signifikanz
SL K	2	68	39,0	3,9	0,045
	6	97	37,8	3,6	
SFG K	2	68	1561,6	319,1	0,036
	6	97	1469,6	240,6	
STG K	2	68	154,2	29,2	0,000
	6	97	137,2	25,3	
STG S	2	68	115,0	19,5	0,000
	6	97	104,5	17,6	

Merkmale: Sprosslänge (SL), Sprossfrischgewicht (SFG), Sprosstrockengewicht (STG) in Kontrolle (K) und Stress (S)

Tab. A14 Posthoc-Test Tukey's b für die Merkmale im Sämlingsstadium zwischen den Gruppen der Q-Matrix (Q-Gruppen). Es sind die Merkmale mit signifikanten Gruppenunterschieden dargestellt. Signifikanzlevel $\alpha = 0,05$

Merkm	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	
WL K	3	34	19,6		
WL K	2	56	19,6		
WL K	4	26	19,6		
WL K	1	33	21,5		
WL K	5	23		28,0	
Merkm	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	
WL S	1	33	12,5		
WL S	3	34	12,6		
WL S	4	26	12,9		
WL S	2	56	13,2		
WL S	5	23		16,5	
Merkm	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
SL S	5	23	22,0		
SL S	4	26		24,1	
SL S	1	33		25,5	25,5
SL S	3	34		25,7	25,7
SL S	2	56			26,1
Merkm	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	
SL TI	5	23	61,0		
SL TI	4	26	64,8	64,8	
SL TI	3	34		66,9	
SL TI	2	56		67,9	
SL TI	1	33		68,5	
Merkm	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	
WFG S	5	23	125,5		
WFG S	4	26	138,9		
WFG S	2	56		158,9	
WFG S	3	34		171,4	
WFG S	1	33		173,2	

Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
WFG TI	5	23	36,0		
WFG TI	4	26	39,0	39,0	
WFG TI	2	56		44,7	44,7
WFG TI	3	34		45,0	45,0
WFG TI	1	33			46,4
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
WTG S	5	23	14,0		
WTG S	4	26	15,2	15,2	
WTG S	2	56		16,6	16,6
WTG S	1	33			17,4
WTG S	3	34			18,0
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	
WTG TI	5	23	61,9		
WTG TI	4	26	63,9	63,9	
WTG TI	2	56	67,1	67,1	
WTG TI	3	34	67,9	67,9	
WTG TI	1	33		72,0	
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
SFG S	5	23	409,3		
SFG S	4	26		550,4	
SFG S	2	56		617,9	617,9
SFG S	1	33			664,0
SFG S	3	34			691,4
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
SFG TI	5	23	32,3		
SFG TI	4	26		38,6	
SFG TI	2	56		42,2	42,2
SFG TI	1	33			44,8
SFG TI	3	34			46,5
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
STG S	5	23	89,0		
STG S	4	26		102,4	
STG S	2	56		103,2	
STG S	1	33		112,1	112,1
STG S	3	34			115,3
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	
STG TI	5	23	71,4		
STG TI	2	56	74,0	74,0	
STG TI	4	26	74,2	74,2	
STG TI	1	33	78,0	78,0	
STG TI	3	34		80,6	

Tab. A14 Fortsetzung

Merkmale: Wurzellänge (WL), Sprosslänge (SL), Wurzelfrisch- und –trockengewicht (WFG, WTG), Sprossfrisch- und –trockengewicht (SFG, STG) in der Kontrollvariante (K) und in der Stressvariante (S) sowie der jeweiligen Toleranzindizes (TI) der Merkmale

Anhang

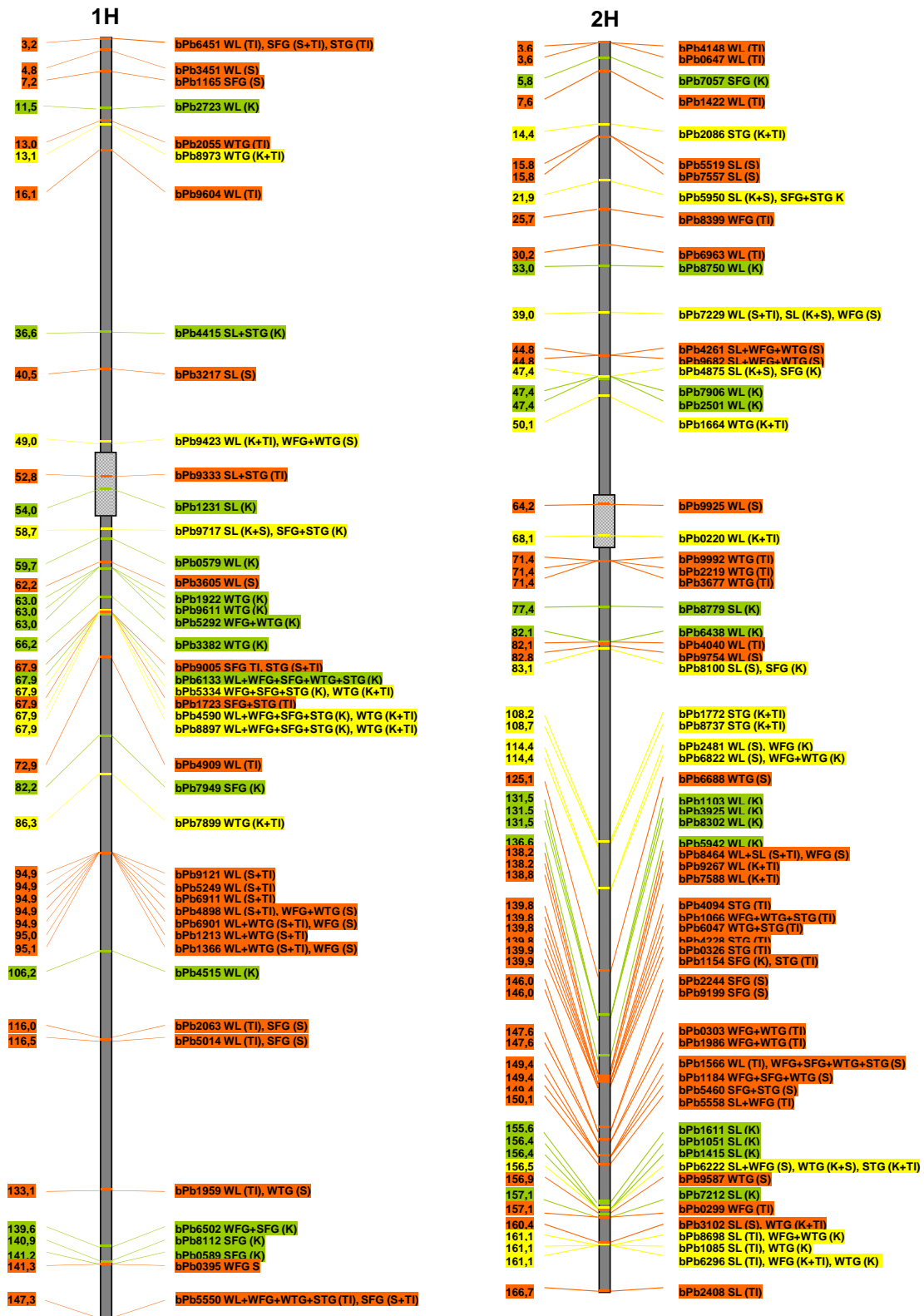


Abb. A6 Assoziierte Marker im Sämlingsstadium für Wurzellänge (WL), Sprosslänge (SL), Wurzelfrisch- und -trockengewicht (WFG, WTG), Sprossfrisch- und -trockengewicht (SFG, STG) in der Kontrollvariante (K) und in der Stressvariante (S) sowie der jeweiligen Toleranzindizes (TI) der Merkmale; grün hinterlegt: nur K; orange: nur S sowie TI; gelb: K und S oder TI, Centromerpositionen durch graues Rechteck gekennzeichnet

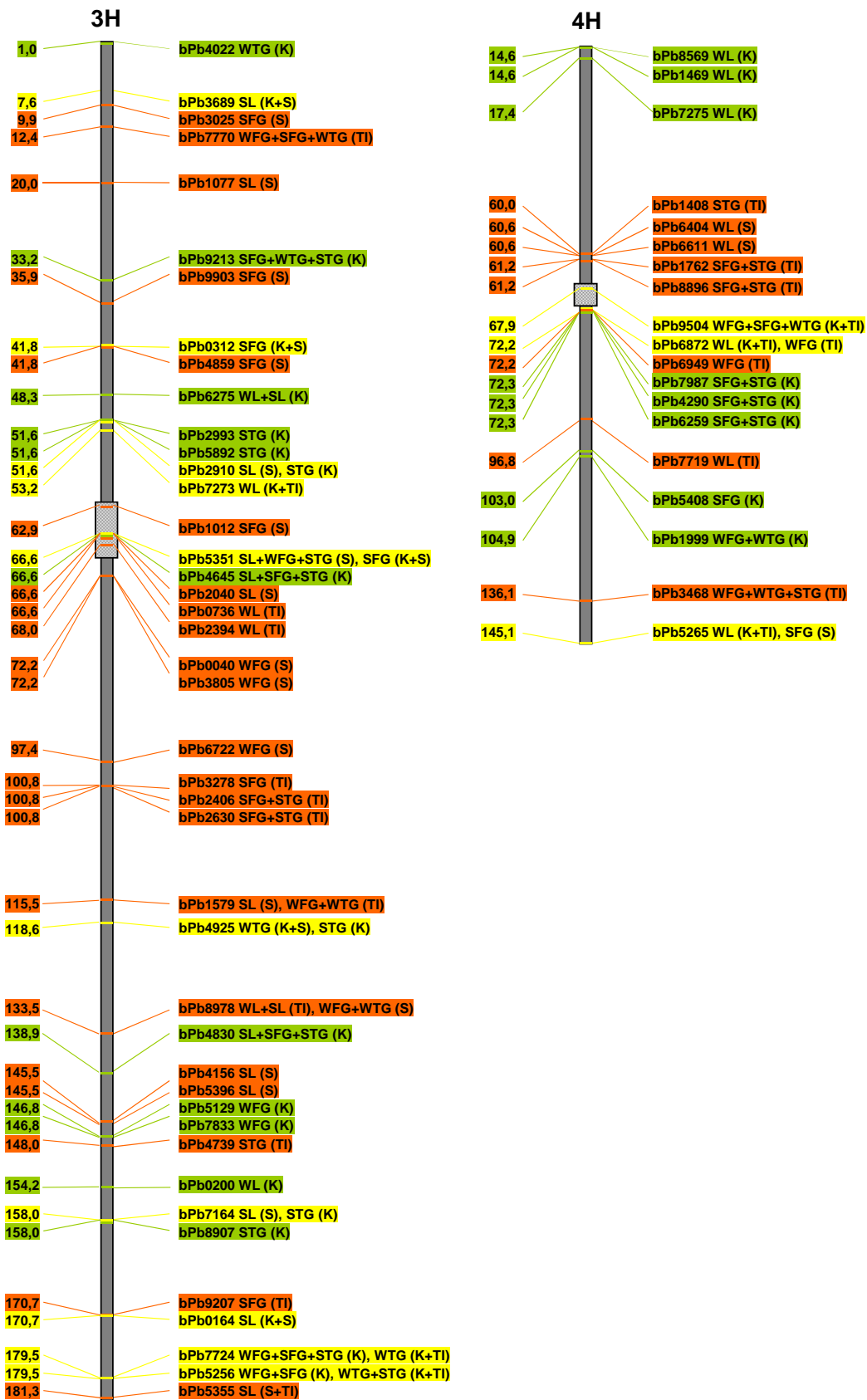


Abb. A6 Fortsetzung



Abb. A6 Fortsetzung

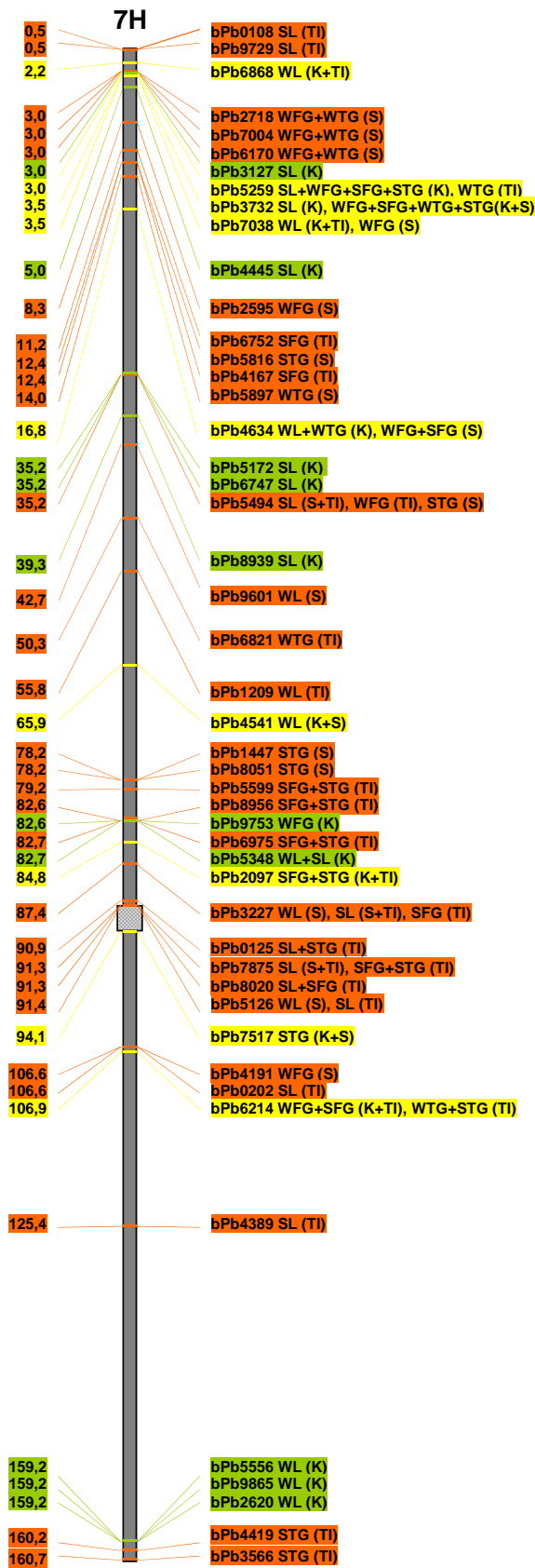


Abb. A6 Fortsetzung

Tab. A15 Statistik der Merkmale im Feldexperiment

Merkm ^{al}	Anzahl	Minimum	Maximum	Mittel	σ	Var	VarK
Wax	370	1	3	2,25	0,51	0,26	22,8
An	370	1	3	1,58	0,70	0,49	44,3
Lg	370	1	4	1,81	0,77	0,59	42,4
Wt	370	1	5	2,70	0,70	0,49	25,9
Hö (cm)	365	40	125	80,50	13,92	193,83	17,3
Sh	370	74	96	82,39	4,25	18,09	5,2
Bl	369	79	99	87,92	3,82	14,60	4,3
Ägw K (g)	353	0,38	3,58	1,59	0,69	0,48	43,6
Ägw S (g)	356	0,06	2,80	1,06	0,53	0,28	49,8
Ägw TI	342	9,64	119,30	67,77	17,85	318,55	26,3
TKM K (g)	353	18,59	81,48	54,41	9,47	89,74	17,4
TKM S (g)	356	5,47	65,18	39,38	11,18	125,03	28,4
TKM TI	342	14,87	135,18	71,49	15,08	227,45	21,1
Äl K (cm)	306	3,48	14,80	6,93	1,63	2,65	45,0
Äl S (cm)	282	3,00	12,52	6,73	1,54	2,38	15,1
Kz K	353	10,60	66,70	29,49	12,53	156,89	23,5
Kz S	356	9,20	70,80	27,29	12,28	150,78	22,9
Kz TI	342	45,05	160,11	94,21	14,21	201,81	42,5

Merkmale: Wachsschicht (Wax), Anthocyangehalts (An), der Lagerungsneigung (Lg), Wuchstyp (Wt), Pflanzenhöhe (Hö), Tage bis zum Schossen (Sh), Tage bis zur Blüte (Bl), Ährengewicht (Ägw), Tausendkornmasse (TKM), Kornzahl pro Ähre (Kz) und Ährenlänge (Äl) in der Kontrollvariante (K) und in der Stressvariante (S) sowie der jeweiligen Toleranzindizes (TI) der Merkmale in %; Minimum, Maximum, Mittelwert, Standardabweichung (σ), Varianz (Var), Varianzkoeffizient in % (VarK)

Anhang

Tab. A16 Signifikante Korrelationen zwischen den Merkmalen im Feldexperiment

	Wax	An	Lg	Hö	Wt	Sh	Bl	ÄgwK	ÄgwS	Ägw TI	TKMK	TKMS	TKM TI	ÄlK	ÄlS	KzK	KzS	Kz TI
Wax	1																	
An		1																
Lg	-0,224**		1															
Hö	-0,334**		0,141**	1														
Wt	-0,218**		-0,105*	0,320**	1													
Sh	-0,251**	-0,152**		0,267**		1												
Bl	-0,233**	-0,123*		0,334**	0,215**	0,875**	1											
ÄgwK	0,222**	-0,149**	0,146**	0,136*		0,312**	0,423**	1										
ÄgwS	0,227**	-0,155**		0,109*		0,378**	0,448**	0,831**	1									
Ägw TI						0,157**			0,432**	1								
TKMK	0,317**	-0,138**		-0,117*	-0,156**	0,143**		0,250**	0,293**	0,192**	1							
TKMS	0,336**		-0,124*	-0,168**					0,380**	0,698**	0,728**	1						
TKM TI	0,220**		-0,128*	-0,124*					0,332**	0,846**	0,206**	0,809**	1					
ÄlK	-0,192**			0,436**	0,267**	0,462**	0,395**				0,271**	0,258**	0,153**	1				
ÄlS	-0,274**			0,441**	0,315**	0,582**	0,514**		0,150*	0,279**	0,272**	0,286**	0,187**	0,899**	1			
KzK	0,116*	-0,106*	0,157**	0,167**		0,293**	0,414**	0,930**	0,741**	-0,157**		-0,175**	-0,151**			1		
KzS		-0,160**	0,187**	0,197**		0,397**	0,511**	0,870**	0,849**			-0,115*				0,925**	1	
Kz TI	-0,135*					0,288**	0,304**		0,326**	0,642**		0,159**	0,162**		0,261**		0,282**	1

* signifikant auf dem 0,05-Level, ** s. auf dem 0,01-Level; Merkmale: Wachsschicht (Wax), Anthocyangehalt an den Nodien (An), Lagerungsneigung (Lg), Wuchstyp (Wt), Pflanzenhöhe (Hö), Tage bis zum Schossen (Sh) und zur Blüte (Bl) sowie Ährengewicht (Ägw), Tausendkornmasse (TKM), Ährenlänge (Äl) und Kornzahl (Kz) in der Kontrollvariante (K) und in der Stressvariante (S) sowie sowie der jeweiligen Toleranzindizes (TI) der Merkmale

Anhang

Tab. A17 Posthoc-Test Tukey's b für die Merkmale im Feldexperiment zwischen den Gruppen Wildgerste (Wild), Landrassen, Kultivaren und Kreuzungen aus Wildgersten und Kultivaren (Wild x Kult.). Es sind die Merkmale mit signifikanten Gruppenunterschieden dargestellt. Signifikanzlevel $\alpha = 0,05$

Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	3
Wax	Wild	46	1,74		
Wax	Landrassen	214		2,19	
Wax	Wild x Kult.	18		2,22	
Wax	Kultivare	92			2,65
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
An	Kultivare	92	1,43		
An	Landrassen	214	1,55		
An	Wild	46		1,89	
An	Wild x Kult.	18		1,94	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
Lg	Kultivare	92	1,38		
Lg	Wild x Kult.	18	1,50		
Lg	Wild	46	1,65		
Lg	Landrassen	214		2,06	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
Wt	Landrassen	214	2,53		
Wt	Kultivare	92	2,65		
Wt	Wild x Kult.	18	2,67		
Wt	Wild	46		3,57	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
Hö	Kultivare	92	76,4		
Hö	Wild x Kult.	16	77,9		
Hö	Landrassen	211	80,2		
Hö	Wild	46		91,2	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
Sh	Wild x Kult.	18	80,3		
Sh	Wild	46	80,8	80,8	
Sh	Kultivare	92	82,2	82,2	
Sh	Landrassen	214		83,0	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
Bl	Wild x Kult.	18	85,3		
Bl	Wild	46		87,2	
Bl	Kultivare	92		87,8	
Bl	Landrassen	213		88,3	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
Ägw K	Wild	45	0,75		
Ägw K	Wild x Kult.	8	0,96		
Ägw K	Landrassen	209		1,73	
Ägw K	Kultivare	91		1,75	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
Ägw S	Wild	45	0,48		
Ägw S	Wild x Kult.	17	0,71		
Ägw S	Landrassen	208		1,13	
Ägw S	Kultivare	86		1,28	

Anhang

Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
Ägw TI	Wild	44	64,4		
Ägw TI	Landrassen	206	66,0		
Ägw TI	Kultivare	85	72,7	72,7	
Ägw TI	Wild x Kult.	7			80,5
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
TKM K	Wild	45	42,3		
TKM K	Landrassen	209		55,1	
TKM K	Wild x Kult.	8			57,0
TKM K	Kultivare	91		58,5	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	3
TKM S	Wild	45	29,1		
TKM S	Landrassen	208		38,5	
TKM S	Wild x Kult.	17			45,6
TKM S	Kultivare	86			45,6
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
TKM TI	Wild	44	68,6		
TKM TI	Landrassen	206	69,1		
TKM TI	Kultivare	85	77,6	77,6	
TKM TI	Wild x Kult.	7			85,6
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
Kz K	Wild x Kult.	8	16,8		
Kz K	Wild	45	17,7		
Kz K	Kultivare	91		30,0	
Kz K	Landrassen	209		32,3	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
Kz S	Wild x Kult.	17	15,6		
Kz S	Wild	45	16,6		
Kz S	Kultivare	86		28,4	
Kz S	Landrassen	208		30,1	

Tab. A17 Fortsetzung

Merkmale: Wachsschicht (Wax), Anthocyangehalt an den Nodien (An), Lagerungsneigung (Lg), Wuchstyp (Wt), Pflanzenhöhe (Hö), Tage bis zum Schossen (Sh) und zur Blüte (Bl) sowie Ährengewicht (Ägw), Tausendkornmasse (TKM) und Kornzahl (Kz) in der Kontrollvariante (K) und in der Stressvariante (S) sowie der jeweiligen Toleranzindizes (TI) der Merkmale

Anhang

Tab. A18 Gruppenunterschiede zwischen den zwei- und sechszeiligen Kulturgersten im Feldexperiment: Mittelwerte der beiden Gruppen, sowie Standardabweichung (Stabw.) und Signifikanz (p-Wert) nach ANOVA. Es sind die Merkmale mit signifikanten Gruppenunterschieden dargestellt. Signifikanzlevel $\alpha = 0,05$

Merkm ^{al}	Zeiligkeit	Anzahl	Mittel	Stabw.	Signifikanz
Lg	2	130	1,62	0,65	0,000
	6	190	1,98	0,84	
Bl	2	130	87,1	3,80	0,001
	6	189	88,7	3,94	
Ägw K	2	117	1,12	0,28	0,000
	6	187	2,08	0,53	
Ägw S	2	123	0,81	0,24	0,000
	6	184	1,37	0,52	
Ägw TI	2	111	73,6	16,61	0,000
	6	183	65,6	17,75	
TKM K	2	117	61,0	7,08	0,000
	6	187	53,2	7,47	
TKM S	2	123	47,1	9,22	0,000
	6	184	36,8	9,20	
TKM TI	2	111	77,5	14,92	0,000
	6	183	68,8	13,38	
Äl K	2	117	7,96	1,50	0,000
	6	185	6,28	1,36	
Äl S	2	108	7,63	1,49	0,000
	6	170	6,15	1,30	
Kz K	2	117	18,2	3,81	0,000
	6	187	39,1	8,63	
Kz S	2	123	17,1	4,05	0,000
	6	184	36,7	9,56	

Merkmale: Lagerungsneigung (Lg), Tage bis zur Blüte (Bl), Ährengewicht (Ägw), Tausendkornmasse (TKM), Ährenlänge (Äl) und Kornzahl (Kz) in der Kontrollvariante (K) und in der Stressvariante (S) sowie der jeweiligen Toleranzindizes (TI) der Merkmale

Anhang

Tab. A19 Posthoc-Test Tukey's b für die Merkmale im Feldexperiment zwischen den Gruppen der Q-Matrix (Q-Gruppen). Es sind die Merkmale mit signifikanten Gruppenunterschieden dargestellt. Signifikanzlevel $\alpha = 0,05$

Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3	
Wax	5	34	1,88			
Wax	4	50	2,00	2,00		
Wax	2	108		2,11		
Wax	1	60			2,55	
Wax	3	66			2,64	
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3	
Lg	1	60	1,3			
Lg	4	50		1,7		
Lg	5	34		1,8	1,8	
Lg	3	66		2,0	2,0	
Lg	2	108			2,1	
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3	
Wt	2	108	2,4			
Wt	3	66	2,6	2,6		
Wt	4	50		2,7		
Wt	1	60		2,8		
Wt	5	34			3,8	
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2		
Hö	3	66	75,3			
Hö	1	60	77,1			
Hö	4	48	80,1			
Hö	2	105	81,7			
Hö	5	34		90,4		
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2		
Sh	5	34	80,6			
Sh	3	66	80,6			
Sh	4	50		83,3		
Sh	2	108		83,3		
Sh	1	60		83,5		
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3	4
Ägw K	5	34	0,80			
Ägw K	4	42		1,17		
Ägw K	2	104			1,69	
Ägw K	1	59			1,71	
Ägw K	3	66				2,09
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3	4
Ägw S	5	33	0,56			
Ägw S	4	46		0,84		
Ägw S	2	105			1,08	
Ägw S	1	57			1,21	1,21
Ägw S	3	64				1,35
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3	
TKM K	5	34	42,6			
TKM K	2	104		52,6		
TKM K	4	42		53,4		
TKM K	1	59			58,4	
TKM K	3	66			58,5	

Anhang

Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3	4
TKM S	5	33	31,5			
TKM S	2	105	35,7	35,7		
TKM S	4	46		39,0	39,0	
TKM S	3	64			41,4	41,4
TKM S	1	57				46,0
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2		
TKM TI	2	103	66,9			
TKM TI	3	64	70,6			
TKM TI	4	39	71,0			
TKM TI	5	33	73,3	73,3		
TKM TI	1	56		78,4		
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2		
Äl K	3	65	6,0			
Äl K	2	104		7,0		
Äl K	4	39		7,2		
Äl K	1	58		7,7		
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2		
Äl S	3	60	5,7			
Äl S	2	99		6,8		
Äl S	4	32		7,1		
Äl S	1	53		7,4		
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2		
Kz K	5	34	18,6			
Kz K	4	42	22,3			
Kz K	1	59		30,1		
Kz K	2	104		33,0		
Kz K	3	66		35,7		
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2		
Kz S	5	33	17,3			
Kz S	4	46	22,3			
Kz S	1	57		27,7		
Kz S	2	105		31,2		
Kz S	3	64		31,9		
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2		
Kz TI	3	64	90,7			
Kz TI	1	56	92,4			
Kz TI	5	33	93,1			
Kz TI	2	103	94,9	94,9		
Kz TI	4	39		101,0		

Tab. A19 Fortsetzung

Merkmale: Wachsschicht (Wax), Lagerungsneigung (Lg), Wuchstyp (Wt), Pflanzenhöhe (Hö), Tage bis zum Schossen (Sh), Ährengewicht (Ägw), Tausendkornmasse (TKM), Ährenlänge (Äl) und Kornzahl (Kz) in der Kontrollvariante (K) und in der Stressvariante (S) sowie der jeweiligen Toleranzindizes (TI) der Merkmale. Bei der Äl wurde die Gruppe Q5 ausgeschlossen, da die Wildgersten nicht vermessen wurden.

Anhang

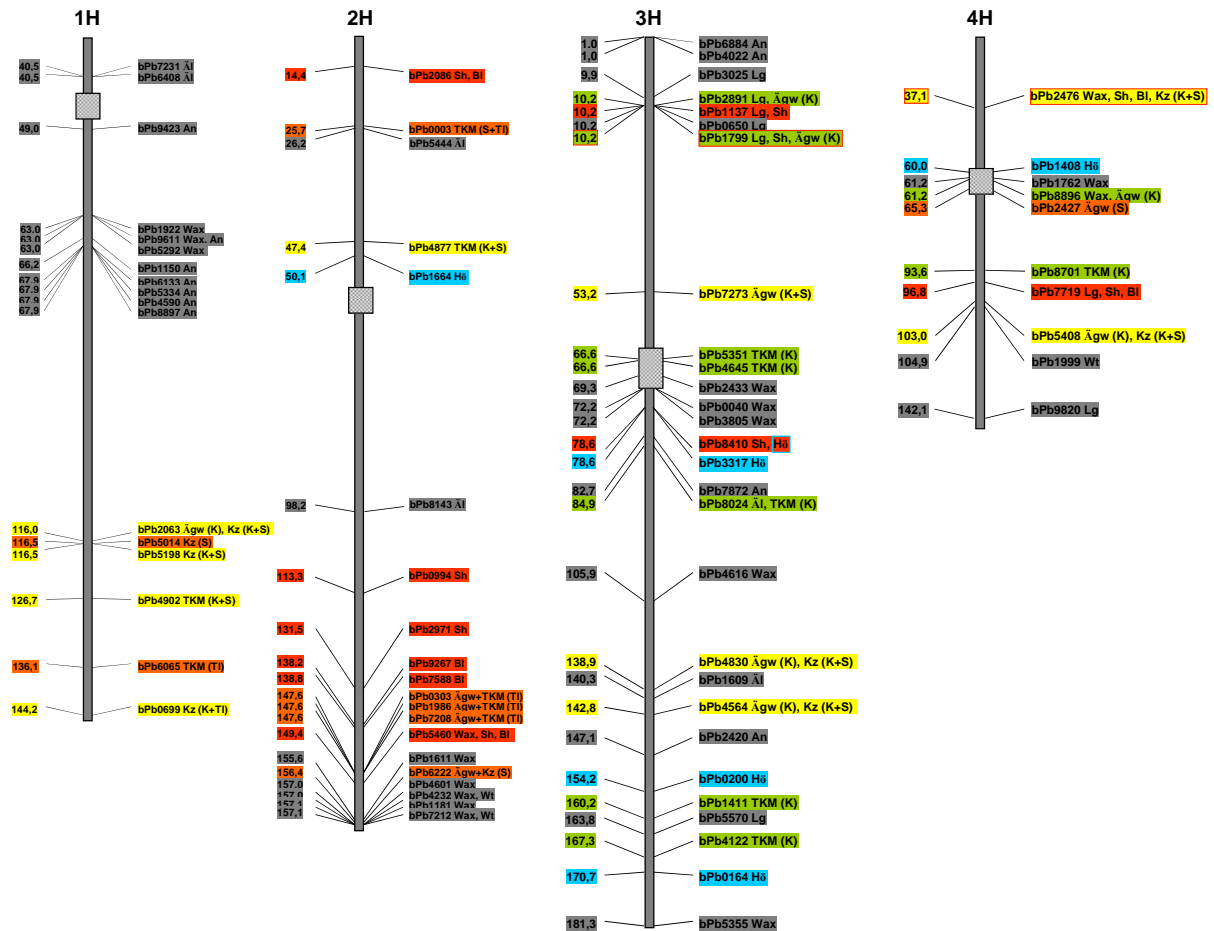


Abb. A7 Assoziierte Marker im Feldversuch: Centromerpositionen durch graues Rechteck dargestellt; Wachsschicht (Wax), Anthocyangehalt an den Nodien (An), Lagerungsneigung (Lg), Wuchstyp (Wt), Pflanzenhöhe (Hö), Tage bis zum Schossen (Sh) und zur Blüte (Bl) sowie Ährengewicht (Ägw), Tausendkornmasse (TKM), Ährenlänge (Äl) und Kornzahl (Kz) in der Kontrollvariante (K) und in der Stressvariante (S) sowie der jeweiligen Toleranzindizes (TI) der Merkmale *grün hinterlegt*: assoziiert mit Ertragsmerkmalen in Kontrollbedingungen, *orange hinterlegt*: assoziiert mit Ertragsmerkmalen im Stress oder TI, *gelb hinterlegt*: assoziiert mit Ertragsmerkmalen in K und S/TI *rot hinterlegt oder umrandet*: Assoziationen mit Sh und/oder Bl, *blau hinterlegt oder umrandet*: Assoziationen mit Hö, grau hinterlegt: Loci für morphologische Merkmale

Anhang

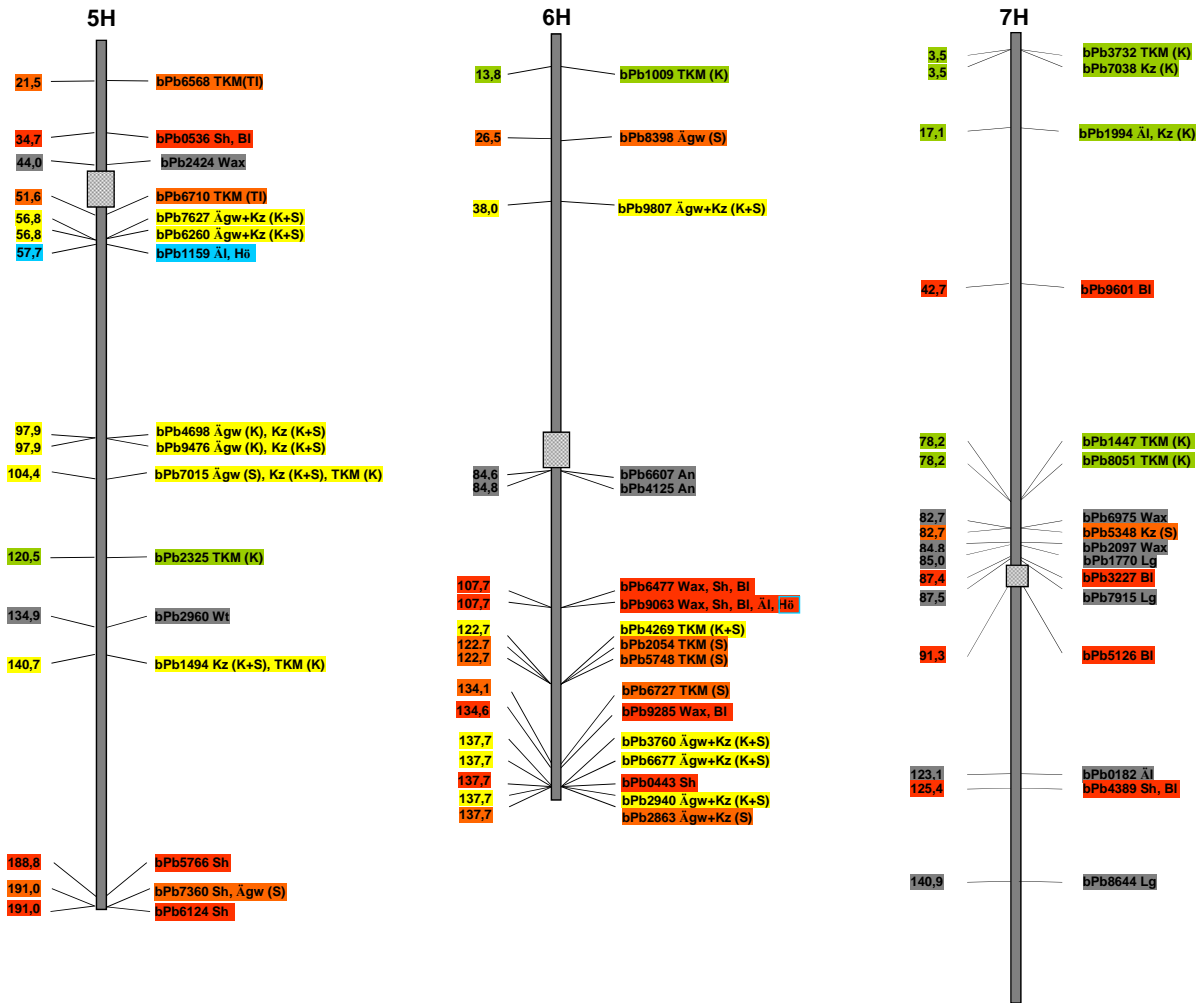


Abb. A7 Fortsetzung

Anhang

Tab. A20 Statistik für die Merkmale im Folientunnelexperiment basierend auf den Mittelwerten für jeden Genotyp

Merkm ^{al}	Anzahl	Minimum	Maximum	Mittel	σ	Varianz	VarK
Bl	200	42,0	166,0	67,5	26,4	694,5	39,1
Hö (cm)	199	38,2	111,5	78,6	13,2	175,5	16,9
Wt	200	1,0	5,0	2,6	1,0	1,1	38,9
HA K	187	4,0	58,4	16,8	9,8	96,3	58,5
HA S	187	3,6	49,0	16,7	9,7	93,9	57,9
HA TI	187	30,1	327,1	109,1	50,6	2563,6	46,4
KgwPf K (g)	188	1,0	16,0	6,5	2,9	8,5	44,9
KgwPf S (g)	187	0,4	17,6	5,8	2,7	7,3	46,8
KgwPf TI	187	8,5	362,5	99,1	55,4	3066,0	55,9
Ägw K (g)	181	0,2	2,5	1,2	0,5	0,3	45,9
Ägw S (g)	186	0,1	2,2	1,0	0,5	0,2	45,9
Ägw TI	181	25,0	200,0	91,7	20,8	430,7	22,6
KzPf K	188	27,0	340,8	144,9	61,2	3750,6	42,3
KzPf S	187	16,7	420,8	136,4	62,2	3863,8	45,6
KzPf TI	187	11,3	364,3	104,1	53,1	2823,7	51,0
Kz K	181	5,0	52,0	23,5	11,0	120,9	46,8
Kz S	186	3,0	51,8	22,3	10,7	114,0	47,9
Kz TI	181	32,0	166,0	97,0	19,0	360,8	19,6
TKWPf K (g)	188	21,8	67,6	44,7	8,2	67,8	18,4
TKWPf S (g)	187	15,0	63,0	41,2	8,2	68,0	20,0
TKW Pf TI	187	63,9	123,0	92,3	10,1	101,6	10,9
TKW K (g)	181	27,7	69,5	49,8	8,0	63,7	16,0
TKW S (g)	186	23,2	71,0	45,9	8,0	64,0	17,4
TKW TI	181	64,0	114,0	92,9	8,8	77,8	9,5

Merkmale: Tage bis zur Blüte (Bl), Pflanzenhöhe (Hö), Wuchstyp (Wt), Halmanzahl pro Pflanze (HA), Korngewicht pro Pflanze (KgwPf), Ährgewicht der Hauptähre (Ägw), Kornzahl pro Pflanze (KzPf), Kornzahl der Hauptähre (Kz), Tausendkornmasse aller Körner einer Pflanze (TKMPf), Tausendkornmasse der Hauptähre (TKM) in der Kontrollvariante (K) und in der Stressvariante (S) sowie der jeweiligen Toleranzindizes (TI) der Merkmale in %; Minimum, Maximum, Mittelwert, Standardabweichung (σ), Varianz (Var), Varianzkoeffizient in % (VarK)

Anhang

Tab. A21 Signifikante Korrelationen zwischen den Merkmalen im Folientunnelexperiment

Merkmal	Bl	Hö	Wt	HA K	HA S	HA TI	KgwPf K	KgwPf S	KgwPf TI	Ägw K	Ägw S	Ägw TI	KzPf K	KzPf S	KzPf TI	Kz K	Kz S	Kz TI	TKW Pf K	TKW Pf S	TKW Pf TI	TKW K	TKW S	TKW TI	
Bl	1																								
Hö		1																							
Wt	0,843**	0,333**	1																						
HA K	0,377**	0,386**	0,409**	1																					
HA S	0,305**	0,412**	0,366**	0,638**	1																				
HA TI				-0,318**	0,421**	1																			
KgwPf K	-0,162*	0,338**		0,368**	0,233**		1																		
KgwPf S	-0,323**	0,169*	-0,240**		0,322**	0,451**	0,405**	1																	
KgwPf TI				-0,284**	0,161*	0,574**	-0,437**	0,468**	1																
Ägw K	-0,180*	0,232**		-0,215**	-0,193**		0,531**	0,395**		1															
Ägw S	-0,307**	0,187*	-0,257**	-0,319**	-0,176*	0,191**	0,419**	0,528**		0,901**	1														
Ägw TI	-0,180*			-0,231**		0,269**	-0,247**	0,180*	0,265**	-0,232**		1													
KzPf K		0,352**		0,468**	0,294**	-0,157*	0,909**	0,298**	-0,468**	0,434**	0,320**	-0,250**	1												
KzPf S	-0,276**	0,153*	-0,188*		0,321**	0,406**	0,370**	0,918**	0,428**	0,400**	0,510**		0,391**	1											
KzPf TI			-0,178*	-0,317**		0,567**	-0,410**	0,499**	0,978**			0,263**	-0,455**	0,481**	1										
Kz K		0,234**		-0,180*	-0,155*		0,459**	0,356**		0,942**	0,850**	-0,216**	0,481**	0,476**		1									
Kz S	-0,216**	0,213**	-0,154*	-0,242**	-0,146*		0,374**	0,429**		0,868**	0,928**		0,389**	0,534**		0,923**	1								
Kz TI	-0,183*					0,169*	-0,157*		0,174*	-0,168*	0,171*	0,867**	-0,165*		0,208**	-0,182*	0,162*	1							
TKW Pf K	-0,431**		-0,436**				0,386**	0,366**		0,261**	0,302**								1						
TKW Pf S	-0,401**		-0,393**				0,202**	0,205**	0,412**	0,176*		0,218**			0,157*				0,855**	1					
TKW Pf TI							0,215**	-0,273**	0,148*	0,369**	-0,224**		0,225**	-0,269**	0,250**	-0,213**	-0,205**			0,409**	1				
TKW K	-0,253**		-0,306**				0,240**	0,228**		0,156*	0,163*									0,922**	0,821**		1		
TKW S	-0,366**		-0,407**	-0,222**		0,172*	0,156*	0,337**	0,159*		0,207**	0,222**	-0,167*		0,148*	-0,163*				0,814**	0,889**	0,229**	0,846**	1	
TKW TI	-0,159*		-0,162*	-0,254**		0,306**	-0,197**	0,179*	0,291**			0,505**	-0,180*	0,147*	0,239**			0,155*		0,216**	0,500**	-0,170*	0,375**	1	

* signifikant auf dem 0,05-Level, ** s. auf dem 0,01-Level; Merkmale: Tage bis zur Blüte (Bl), Pflanzenhöhe (Hö), Bonitur des Wuchstyps (Wt), Halmanzahl pro Pflanze (HA),

Korngewicht pro Pflanze (KgwPf), Ährgewicht der Hauptähre (Ägw), Kornzahl pro Pflanze (KzPf), Kornzahl der Hauptähre (Kz), Tausendkornmasse aller Körner einer Pflanze (TKMPf), Tausendkornmasse der Hauptähre (TKM) in der Kontrollvariante (K) und in der Stressvariante (S) sowie der jeweiligen Toleranzindizes (TI) der Merkmale

Tab. A22 Posthoc-Test Tukey's b für die Merkmale im Folientunnel zwischen den Gruppen Wildgerste (Wild), Landrassen, Kultivaren und Kreuzungen aus Wildgersten und Kultivaren (Wild x Kult.). Es sind die Merkmale mit signifikanten Gruppenunterschieden dargestellt. Signifikanzlevel $\alpha = 0,05$

Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	3
Bl FT	Kultivare	52	61,0		
Bl FT	Landrasse	109	61,7		
Bl FT	Wild x Kult.	10		78,7	
Bl FT	Wild	29			96,8
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	3
Wt FT	Kultivare	52	2,2		
Wt FT	Landrasse	109	2,4		
Wt FT	Wild x Kult.	10		3,0	
Wt FT	Wild	29			4,1
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
HA K	Kultivare	51	15,1		
HA K	Landrasse	106	16,7	16,7	
HA K	Wild	20	18,5	18,5	
HA K	Wild x Kult.	10		23,0	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	3
KgwPf K	Wild	21	3,9		
KgwPf K	Wild x Kult.	10	5,3	5,3	
KgwPf K	Kultivare	51		6,0	6,0
KgwPf K	Landrasse	106			7,4
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
KgwPf S	Wild	20	2,8		
KgwPf S	Wild x Kult.	10	3,8		
KgwPf S	Kultivare	51		5,5	
KgwPf S	Landrasse	106		6,6	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
Ägw K	Wild	15	0,6		
Ägw K	Wild x Kult.	10	0,7		
Ägw K	Kultivare	51		1,1	
Ägw K	Landrasse	105		1,3	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
Ägw S	Wild	19	0,5		
Ägw S	Wild x Kult.	10	0,6		
Ägw S	Kultivare	51		1,0	
Ägw S	Landrasse	106		1,2	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
KzPf K	Wild	21	112,9		
KzPf K	Kultivare	51	128,7	128,7	
KzPf K	Wild x Kult.	10	129,7	129,7	
KzPf K	Landrasse	106		160,5	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	3
KzPf S	Wild	20	80,2		
KzPf S	Wild x Kult.	10	100,0	100,0	
KzPf S	Kultivare	51		128,4	128,4
KzPf S	Landrasse	106			154,3

Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
Kz K	Wild	15	14,8		
Kz K	Wild x Kult.	10	15,5		
Kz K	Kultivare	51	21,9	21,9	
Kz K	Landrasse	105		26,3	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
Kz S	Wild x Kult.	10	13,0		
Kz S	Wild	19	13,9		
Kz S	Kultivare	51		21,3	
Kz S	Landrasse	106		25,2	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
Kz TI	Wild x Kult.	10	85,4		
Kz TI	Landrasse	105	96,8	96,8	
Kz TI	Kultivare	51	98,4	98,4	
Kz TI	Wild	15		101,3	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
TKW Pf K	Wild	21	35,1		
TKW Pf K	Wild x Kult.	10	39,6		
TKW Pf K	Landrasse	106		46,0	
TKW Pf K	Kultivare	51		46,8	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
TKW Pf S	Wild	20	33,3		
TKW Pf S	Wild x Kult.	10	35,3		
TKW Pf S	Kultivare	51		42,3	
TKW Pf S	Landrasse	106		42,7	
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	3
TKW K	Wild	15	41,7		
TKW K	Wild x Kult.	10	45,7	45,7	
TKW K	Landrasse	105		50,5	50,5
TKW K	Kultivare	51			51,6
Merkmal	Gruppe	Anzahl	1	2	
TKW S	Wild	19	38,4		
TKW S	Wild x Kult.	10	42,3	42,3	
TKW S	Landrasse	106		47,0	
TKW S	Kultivare	51		47,2	

Tab. A22 Fortsetzung

Merkmale: Tage bis zur Blüte (Bl), Bonitur des Wuchstyps (Wt), Halmanzahl pro Pflanze (HA), Korngewicht pro Pflanze (KgwPf), Ährgewicht der Hauptähre (Ägw), Kornzahl pro Pflanze (KzPf), Kornzahl der Hauptähre (Kz), Tausendkornmasse aller Körner einer Pflanze (TKMPf), Tausendkornmasse der Hauptähre (TKM) in der Kontrollvariante (K) und in der Stressvariante (S) sowie der jeweiligen Toleranzindizes (TI) der Merkmale in %

Anhang

Tab. A23 Gruppenunterschiede zwischen den zwei- und sechszeiligen Kulturgersten im Folientunnel: Mittelwerte der beiden Gruppen, sowie Standardabweichung (Stabw.) und Signifikanz (p-Wert) nach ANOVA. Es sind die Merkmale mit signifikanten Gruppenunterschieden dargestellt. Signifikanzlevel $\alpha = 0,05$

Merkmal	Zeiligkeit	Anzahl	Mittel	Stabw.	Signifikanz
Bl FT	2	101	75,13	29,10	0,000
	6	95	59,63	20,92	
Wt FT	2	101	2,92	1,18	0,000
	6	95	2,34	0,74	
HA K	2	91	19,34	9,54	0,000
	6	92	14,25	9,42	
HA TI	2	91	99,91	45,65	0,023
	6	92	117,02	54,57	
KgwPf K	2	92	5,70	2,89	0,000
	6	92	7,32	2,79	
KgwPf S	2	91	4,95	2,60	0,000
	6	92	6,54	2,55	
Ägw K	2	86	0,77	0,31	0,000
	6	91	1,51	0,44	
Ägw S	2	90	0,66	0,25	0,000
	6	92	1,36	0,37	
KzPf K	2	92	126,93	57,54	0,000
	6	92	163,40	60,52	
KzPf S	2	91	112,60	52,29	0,000
	6	92	160,13	62,06	
Kz K	2	86	15,07	6,00	0,000
	6	91	31,41	8,64	
Kz S	2	90	14,05	4,89	0,000
	6	92	30,29	8,58	

Merkmale: Tage bis zur Blüte (Bl), Bonitur des Wuchstyps (Wt), Halmanzahl pro Pflanze (HA), Korngewicht pro Pflanze (KgwPf), Ährgewicht der Hauptähre (Ägw), Kornzahl pro Pflanze (KzPf), Kornzahl der Hauptähre (Kz) in der Kontrollvariante (K) und in der Stressvariante (S) sowie der jeweiligen Toleranzindizes (TI) der Merkmale

Anhang

Tab. A24 Posthoc-Test Tukey's b für die Merkmale im Folientunnel zwischen den Gruppen der Q-Matrix (Q-Gruppen). Es sind die Merkmale mit signifikanten Gruppenunterschieden dargestellt. Signifikanzlevel $\alpha = 0,05$

Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
Bl FT	1	33	56,56		
Bl FT	3	37	57,97		
Bl FT	2	53	60,03		
Bl FT	4	26		87,21	
Bl FT	5	22			102,32
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
Hö FT	3	37	73,18		
Hö FT	1	33	73,75		
Hö FT	5	21	78,73	78,73	
Hö FT	4	26	81,94	81,94	
Hö FT	2	53		83,24	
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
Wt FT	3	37	2,09		
Wt FT	1	33	2,27		
Wt FT	2	53	2,41		
Wt FT	4	26		3,28	
Wt FT	5	22			4,26
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
HA K	3	36	11,38		
HA K	5	15	15,59	15,59	
HA K	1	33	16,23	16,23	
HA K	2	52		18,41	18,41
HA K	4	24			24,10
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
HA S	5	15	11,32		
HA S	3	36	11,82		
HA S	1	33	15,03	15,03	
HA S	2	52		19,76	19,76
HA S	4	24			23,29
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
KgwPf K	5	15	3,07		
KgwPf K	4	24		6,17	
KgwPf K	3	36		6,44	
KgwPf K	1	33		6,95	
KgwPf K	2	52		7,71	
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
KgwPf S	5	15	2,10		
KgwPf S	4	24		5,30	
KgwPf S	1	33		5,70	5,70
KgwPf S	3	36		5,79	5,79
KgwPf S	2	52			7,19
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
Ägw K	5	9	0,54		
Ägw K	4	24	0,88	0,88	
Ägw K	1	33		1,12	1,12
Ägw K	2	52			1,29
Ägw K	3	35			1,48

Anhang

Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
Ägw S	5	13	0,49		
Ägw S	4	24	0,71		
Ägw S	1	33		0,99	
Ägw S	2	52		1,18	1,18
Ägw S	3	36			1,33
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	
KzPf K	5	15	89,61		
KzPf K	3	36		132,36	
KzPf K	1	33		145,17	
KzPf K	4	24		151,80	
KzPf K	2	52		171,71	
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
KzPf S	5	15	59,51		
KzPf S	1	33		130,62	
KzPf S	3	36		130,64	
KzPf S	4	24		131,93	
KzPf S	2	52			172,60
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
Kz K	5	9	12,69		
Kz K	4	24	18,98	18,98	
Kz K	1	33		22,42	22,42
Kz K	2	52			27,08
Kz K	3	35			28,14
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
Kz S	5	13	12,12		
Kz S	4	24	16,74	16,74	
Kz S	1	33		21,44	21,44
Kz S	2	52			26,15
Kz S	3	36			26,91
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	3
TKW Pf K	5	15	34,21		
TKW Pf K	4	24		40,42	
TKW Pf K	2	52			44,87
TKW Pf K	1	33			47,73
TKW Pf K	3	36			47,88
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	
TKW Pf S	5	15	32,52		
TKW Pf S	4	24	37,02		
TKW Pf S	2	52		41,83	
TKW Pf S	1	33		43,00	
TKW Pf S	3	36		44,13	
Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2	
TKW K	5	9	43,40		
TKW K	4	24	45,77		
TKW K	2	52	48,95	48,95	
TKW K	1	33		52,24	
TKW K	3	35		52,51	

Tab. A24 Fortsetzung

Anhang

Merkmal	Q-Gruppe	Anzahl	1	2
TKW S	5	13	39,28	
TKW S	4	24	41,43	
TKW S	2	52		46,10
TKW S	1	33		47,49
TKW S	3	36		48,99

Tab. A24 Fortsetzung

Merkmale: Tage bis zur Blüte (Bl), Pflanzenhöhe (Hö), Bonitur des Wuchstyps (Wt), Halmanzahl pro Pflanze (HA), Korngewicht pro Pflanze (KgwPf), Ährgewicht der Hauptähre (Ägw), Kornzahl pro Pflanze (KzPf), Kornzahl der Hauptähre (Kz), Tausendkornmasse aller Körner einer Pflanze (TKMPf), Tausendkornmasse der Hauptähre (TKM) in der Kontrollvariante (K) und in der Stressvariante (S) sowie der jeweiligen Toleranzindizes (TI) der Merkmale

Tab. A25 Signifikante Korrelationen zwischen Merkmalen des Keimlings- und Sämlingstest ($p < 0,05$)

	WL K	WL S	WL TI	KL K	KL S	KL TI	SL K	SL S	SI TI	KR K	KR S	KR TI
WL K		0,281			0,332	0,302			0,291		0,266	0,300
WL S	0,200		0,793		0,523	0,654			0,767		0,538	0,543
WL TI	-0,642	0,508		0,175		-0,203			-0,259			
WFG K						0,175	0,331			-0,172		
WFG S		0,339					0,245	0,509				
WFG TI								0,413				
WTG K							0,397					
WTG S	-0,240	0,233					0,302	0,378				
WTG TI		0,176					-0,200					
SL K				0,673	0,520		0,363	0,478		0,199	0,225	0,182
SL S	0,192	0,733			0,698	0,787			0,915		0,622	0,609
SL TI							-0,353	0,607		0,182		
SFG K					0,193		0,456	0,221				
SFG S	-0,202						0,391	0,640				
SFG TI								0,438				
STG K	-0,207		-0,294	0,193	0,181		0,519	0,335	-0,214			
STG S							0,443	0,553				
STG TI					-0,226	-0,180	-0,191					

Pink hinterlegt: Merkmale des Keimlingstests; hellblau hinterlegt: Merkmale des Sämlingstest; Merkmalsabkürzungen aus Tab. 2

Tab. A26 Signifikante Korrelationen zwischen Merkmalen des Keimlingstests und des Feldexperiments ($p < 0,05$)

	W LK	W L S	W L TI	KL K	KL S	KL TI	SL K	SL S	SI TI	KR K	KR S	KR TI
Sh	-0,194							0,174				
Bl		-0,204										
Hö							0,207		-0,216			
Lg	-0,207	0,223		0,294	0,217					0,196		
Wax		-0,177		-0,361	-0,219					-0,177		
Wt					-0,179							
An						-0,191						
Äl								0,173				
Ägw K		-0,270	0,282	-0,267		0,176					0,245	0,240
Ägw S		-0,275	0,176	-0,308							0,178	0,180
Ägw TI			-0,187									
TKM K			-0,345	0,186		-0,249	0,307	0,281	-0,360		-0,215	-0,168
TKM S			-0,302		-0,168	-0,171	0,181	0,178	-0,260		-0,239	-0,168
TKM TI				-0,185	-0,182					-0,178		
Kz K		-0,223	0,386	-0,294		0,251			0,231		0,299	0,272
Kz S		-0,219	0,342	-0,256		0,229			0,179		0,317	0,276
Kz TI									-0,172			

Pink hinterlegt: Merkmale des Keimlingstests; gelb hinterlegt: Merkmale des Feldexperiments; Merkmalsabkürzungen aus Tab. 2

Tab. A27 Signifikante Korrelationen zwischen Merkmalen des Keimlingstests und des Folientunnelversuchs
($p < 0,05$)

	WL K	WL S	WL TI	KL K	KL S	KL TI	SL K	SL S	SI TI	KR K	KR S	KR TI
Bl		-0,172					-0,215		-0,182	-0,346	-0,314	
Hö	-0,177					0,239						
Wt								-0,200			-0,194	-0,188
HA K			0,181									
HA S				0,201								
HA TI												
KgwPf K		0,201									0,268	0,261
KgwPf S		0,218		0,238	0,266	0,208	0,273			0,240	0,341	0,293
KgwPf TI							0,170					
Ägw K	-0,175	0,326				0,210					0,254	0,270
Ägw S		0,312				0,179					0,260	0,260
Ägw TI										0,195		
KzPf K		0,267									0,280	0,252
KzPf S		0,335			0,285	0,233		0,257		0,244	0,390	0,329
KzPf TI							0,171					
Kz K		0,419		-0,193		0,268		0,252			0,285	0,277
Kz S		0,406		-0,187		0,256		0,208			0,291	0,263
Kz TI										0,230		
TKW Pf K							0,330	0,283	-0,201			
TKW Pf S		-0,215		0,278		-0,188	0,355	0,352	-0,248			
TKW Pf TI		-0,282		0,205								
TKW K				0,230		-0,195	0,361	0,319	-0,284			
TKW S		-0,267		0,252		-0,263	0,330	0,364	-0,295			
TKW TI												

Pink hinterlegt: Merkmale des Keimlingstests; rot hinterlegt: Merkmale des Folientunnelversuchs;

Merkmalsabkürzungen aus Tab. 2

Tab. A28 Signifikante Korrelationen zwischen Merkmalen des Sämlingstests und des Feldexperiments, ($p < 0,05$)

	WL K	WL S	WL TI	WFG K	WFG S	WFG TI	WTG K	WTG S	WTG TI	SL K	SL S	SL TI	SFG K	SFG S	SFG TI	STG K	STG S	STG TI
Sh														0,186		0,201		
Bl																		
Hö																		
Lg	0,182		0,368							0,370								
Wax	-0,182	-0,188	-0,238							-0,315								0,257
Wt											-0,173							0,182
An																		
Äl						0,215							0,212	0,193		0,202		
Ägw K			-0,186							-0,283								
Ägw S			-0,204							-0,262								
Ägw TI		-0,179															0,245	
TKM K		-0,357		0,240	0,304		0,321	0,257		0,207	-0,265		0,384	0,431		0,475	0,586	
TKM S	-0,184	-0,329			0,274		0,168	0,186			-0,223		0,254	0,388	0,177	0,315	0,512	
TKM TI		-0,181											0,197				0,253	0,169
Kz K		0,233	-0,172							-0,321						-0,246	-0,268	
Kz S		0,220								-0,283						-0,199	-0,234	
Kz TI																		

Hellblau hinterlegt: Merkmale des Sämlingstests; gelb hinterlegt: Merkmale des Feldexperiments; Merkmalsabkürzungen aus Tab. 2

Tab. A29 Signifikante Korrelationen zwischen Merkmalen des Sämlingstests und des Folientunnelversuchs ($p < 0,05$)

	WL K	WL S	WL TI	WFG K	WFG S	WFG TI	WTG K	WTG S	WTG TI	SL K	SL S	SL TI	SFG K	SFG S	SFG TI	STG K	STG S	STG TI
BI				0,206		-0,230			-0,240			-0,214		-0,183	-0,182			
Hö					-0,173							-0,281						-0,233
Wt				0,219		-0,243			-0,211			-0,174		-0,246	-0,245		-0,179	
HA K										0,194				-0,178	-0,168			
HA S		0,171		0,205		-0,211					0,186			-0,171	-0,257			-0,257
HA TI			0,213															
KgwPf K					0,198			0,258										
KgwPf S		0,207			0,239					0,205	0,202							
KgwPf TI																		
Ägw K										-0,223								
Ägw S		0,168								-0,184								
Ägw TI																		
KzPf K		0,201																
KzPf S		0,335									0,290							-0,182
KzPf TI																		
Kz K		0,255								-0,268						-0,224	-0,277	
Kz S		0,257								-0,234						-0,194	-0,256	
Kz TI																		
TKWpf K		-0,180		0,180	0,325		0,228	0,358					0,330	0,399		0,409	0,460	
TKWpf S	-0,179	-0,267			0,282		0,224	0,315		0,264			0,339	0,352		0,439	0,431	
TKWpf TI		-0,265		0,191	0,337		0,268	0,349										
TKW K	-0,170	-0,178								0,248	-0,174		0,385	0,412		0,485	0,529	
TKW S		-0,285			0,344		0,223	0,339		0,241	-0,189		0,350	0,407		0,424	0,484	
TKW TI																		

Hellblau hinterlegt: Merkmale des Sämlingstests; rot hinterlegt: Merkmale des Folientunnelversuchs; Merkmalsabkürzungen aus Tab. 2

Tab. A30 Signifikante Korrelationen zwischen Merkmalen des Feldexperiments und des Folientunnelversuchs ($p < 0,05$)

	Sh	Bl	Hö	Lg	Wax	Wt	An	Äl	Ägw K	Ägw S	Ägw TI	TKM K	TKM S	TKM TI	Kz K	Kz S	Kz TI
Bl			-0,190		-0,300	0,194			-0,240	-0,168					-0,239	-0,177	0,235
Hö	0,442	0,486	0,545	0,185	-0,497			0,212	0,202		-0,202		-0,340	-0,340	0,257	0,301	0,173
Wt	0,305	0,248			-0,439	0,180							-0,203	-0,202			0,227
HA K					-0,324				-0,417	-0,413					-0,344	-0,313	
HA S					-0,348				-0,339	-0,348			-0,219	-0,222	-0,268	-0,217	0,191
HA TI				0,237										-0,167	0,257	0,260	
KgwPf K	0,414	0,412	0,216		-0,323			0,200	0,247	0,176							
KgwPf S	0,209	0,243	0,232	0,250	-0,283				0,185					-0,180	0,205	0,236	
KgwPf TI																	
Ägw K	0,426	0,558	0,189						0,799	0,730					0,792	0,801	
Ägw S	0,316	0,476	0,265	0,213					0,791	0,730					0,786	0,803	
Ägw TI	-0,196		0,175														
KzPf K	0,308	0,299			-0,355				0,187		-0,178	-0,337	-0,383	-0,264	0,304	0,311	
KzPf S		0,168		0,261					0,201			-0,331	-0,374	-0,239	0,323	0,352	
KzPf TI																	
Kz K	0,345	0,466						-0,196	0,742	0,671		-0,353	-0,331		0,832	0,841	
Kz S	0,292	0,428		0,193				-0,213	0,733	0,666		-0,352	-0,331		0,827	0,848	
Kz TI			0,173														
TKWPF K	0,230	0,276	0,383					0,298	0,177			0,682	0,490				
TKWPF S			0,360					0,261				0,605	0,421		-0,202	-0,201	
TKWPF TI		-0,180				-0,226	0,175		-0,245	-0,209					-0,214	-0,192	
TKW K	0,200	0,196	0,328					0,356				0,777	0,576	0,180	-0,254	-0,271	
TKW S			0,309			-0,192		0,248				0,683	0,514	0,179	-0,245	-0,258	
TKW TI	-0,217	-0,176															

Rot hinterlegt: Merkmale des Folientunnelversuchs; gelb hinterlegt: Merkmale des Feldexperiments; Merkmalsabkürzungen aus Tab. 2

Tab. A31 Übersicht über alle assoziierten Marker in allen vier Experimenten. Die Loci sind durchgehend nummeriert (Nr.) und nach Chromosomen (Chr) und ihrer Position (Pos) sortiert.

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Feldexperiment	Folientunnelversuch
1	1H	3,3	bPb6451		WL TI, SFG S+TI, STG TI		
1	1H	3,3	bPb7697				KzPf TI
2	1H	4,8	bPb3451		WL S		Hö, KgwPf TI
3	1H	7,2	bPb1165		SFG S		
4	1H	11,5	bPb2723		WL K		
4	1H	11,5	bPb9608				HA K
4	1H	11,5	bPb7043	KL S			HA K
4	1H	11,7	bPb7137				HA K+TI
5	1H	13,0	bPb2055		WTG TI		Wt
5	1H	13,1	bPb8973		WTG K+TI		
5	1H	13,1	bPb1318				HA K+TI
6	1H	16,1	bPb9414				Wt
6	1H	16,1	bPb9604		WL TI		
7	1H	18,9	bPb2183	WL K			
7	1H	19,1	bPb7306				Kz S
8	1H	36,6	bPb4415		SL+STG K		HA K
9	1H	40,5	bPb7231			ÄI	
9	1H	40,5	bPb6408			ÄI	
9	1H	40,5	bPb9418	SL K			Ägw S, TKM TI
9	1H	40,5	bPb3217		SL S		TKM TI, Kz S
10	1H	49,0	bPb9423		WL K+TI, WFG+WTG S	An	
11	1H	52,8	bPb9333		SL+STG TI		
12	1H	54,0	bPb1231		SL K		Hö
13	1H	58,7	bPb9717		SL K+S, SFG+STG K		TKM K
13	1H	59,4	bPb7186				TKM K+S
13	1H	59,7	bPb0579		WL K		
13	1H	59,7	bPb8960				KzPf S
14	1H	62,2	bPb3605		WL S		
15	1H	63,0	bPb5683				
15	1H	63,0	bPb1922		WTG K	Wax	
15	1H	63,0	bPb9611		WTG K	Wax, An	
15	1H	63,0	bPb5292		WFG+WTG K	Wax	
16	1H	66,2	bPb3382		WTG K		KzPf TI
17	1H	67,9	bPb9005		SFG TI, STG S+TI		

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Feldexperiment	Folientunnelversuch
17	1H	67,9	bPb6133		WL+WFG+SFG+WTG+STG K	An	
17	1H	67,9	bPb5334		WFG+SFG+STG K, WTG K+TI	An	
17	1H	67,9	bPb1723		SFG+STG TI		
17	1H	67,9	bPb4590		WL+WFG+SFG+STG K, WTG K+TI	An	
17	1H	67,9	bPb8897		WL+WFG+SFG+STG K, WTG K+TI	An	
18	1H	72,9	bPb4909		WL TI		
19	1H	82,2	bPb7949		SFG K		
20	1H	86,3	bPb7899		WTG K+TI		
21	1H	94,9	bPb9121		WL S+TI		
21	1H	94,9	bPb5249		WL S+TI		
21	1H	94,9	bPb6911		WL S+TI		
21	1H	94,9	bPb4898		WL S+TI, WFG+WTG S		
21	1H	94,9	bPb6901		WL S+TI, WFG S, WTG S+TI		
21	1H	95,0	bPb1213		WL S+TI, WTG S+TI		
21	1H	95,1	bPb1366		WL S+TI, WFG S, WTG S+TI		
22	1H	106,2	bPb9180				HA TI
22	1H	106,2	bPb1419				HA TI
22	1H	106,2	bPb7429				HA TI
22	1H	106,2	bPb4515		WL K		
23	1H	116,0	bPb2063		WL TI, SFG S	Ägw K, Kz K+S	TKM K+S
23	1H	116,5	bPb5014		WL TI, SFG S	Kz S	TKMPf K, TKM K+S
23	1H	116,5	bPb5198			Kz K+S	TKM K+S
24	1H	118,0	bPb8453	WL K			
24	1H	119,0	bPb8935	WL K			
24	1H	119,0	bPb0617	WL K			
25	1H	126,7	bPb4902			TKM K+S	Wt, TKMPfK, TKM K+S
26	1H	133,1	bPb1959		WL TI, WTG S		
27	1H	136,2	bPb6065			TKM TI	
28	1H	139,6	bPb6502		WFG+SFG K		
28	1H	140,9	bPb8112		SFG K		
28	1H	141,2	bPb0589		SFG K		
28	1H	141,3	bPb0395		WFG S		

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Feldexperiment	Folientunnelversuch
29	1H	144,2	bPb0699			Kz K+TI	TKMPf S
30	1H	147,3	bPb5550			WL+WFG+WTG+STG TI, SFG S+TI	TKMPf+TKM TI
30	1H	147,3	bPb2260				KgwPf+TKMPf TI
30	1H	147,3	bPb1487				KgwPf+TKMPf TI
31	2H	3,6	bPb4148		WL TI		
31	2H	3,6	bPb0647		WL TI		Bl
31	2H	3,6	bPb3608				Bl
32	2H	5,8	bPb7057		SFG K		
32	2H	5,8	bPb7602				Bl
33	2H	7,6	bPb1422		WL TI		Bl
34	2H	14,4	bPb6848				KzPf S
34	2H	14,4	bPb2086		STG K+TI	Sh, Bl	KgwPf S
34	2H	14,4	bPb5991				
34	2H	14,4	bPb9757				Kz S
35	2H	15,8	bPb5519	KL+SL K	SL S		Ägw S
35	2H	15,8	bPb7557	SL K+S	SL S		
36	2H	21,9	bPb5950		SL K+S, SFG+STG K		
37	2H	25,7	bPb8399	SL K	WFG TI		KzPf S
37	2H	25,7	bPb0003			TKM S+TI	Bl
38	2H	26,2	bPb5444			ÄI	
39	2H	30,2	bPb6963		WL TI		
40	2H	33,0	bPb8750		WL K		KzPf S
41	2H	39,0	bPb7229		WL S+TI, SL K+S, WFG S		KgwPf TI
42	2H	44,8	bPb4261		SL+WFG+WTG S		
42	2H	44,8	bPb9682		SL+WFG+WTG S		
43	2H	47,4	bPb4875		SL K+S, SFG K		Ägw TI, Kz S
43	2H	47,4	bPb4877			TKM K+S	Wt, Bl, TKMPf+TKM K
43	2H	47,4	bPb7906		WL K		
43	2H	47,4	bPb2501		WL K		
44	2H	50,1	bPb1664		WTG K+TI	Hö	
45	2H	64,2	bPb9925	WL K+S, KL S	WL S		KgwPf K+S, TKM TI
46	2H	68,1	bPb0220		WL K+TI		
47	2H	71,4	bPb9992		WTG TI		
47	2H	71,4	bPb2219		WTG TI		

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Feldexperiment	Folientunnelversuch
47	2H	71,4	bPb3677		WTG TI		
48	2H	77,4	bPb8779		SL K		
49	2H	82,1	bPb6438		WL K		
49	2H	82,1	bPb4040	KL TI	WL TI		Ägw K, TKM TI
49	2H	82,8	bPb9754		WL S		KgwPf+Ägw K, TKMPf+TKM K+TI
49	2H	83,1	bPb8100	KL+SL K	SL S, SFG K		TKMPf K, TKM K+S
50	2H	98,2	bPb8143			ÄI	
51	2H	108,2	bPb1772		STG K+TI		
51	2H	108,7	bPb8737		STG K+TI		
52	2H	113,3	bPb0994	SL TI		Sh	
53	2H	114,4	bPb2481		WL S, WFG K		
53	2H	114,4	bPb6822		WL S, WFG+WTG K		
54	2H	125,1	bPb6688		WTG S		TKMPf+TKM K
55	2H	131,5	bPb2971			Sh	
55	2H	131,5	bPb1103		WL K		
55	2H	131,5	bPb3925		WL K		
55	2H	131,5	bPb8302		WL K		
56	2H	136,6	bPb5942	KL+SL S	WL K		
57	2H	138,2	bPb8464		WL+SL S+TI, WFG S		Kz S
57	2H	138,2	bPb9267		WL K+TI	Bl	Hö, Ägw S
57	2H	138,8	bPb7588		WL K+TI	Bl	
57	2H	139,6	bPb4768				TKMPf S
57	2H	139,8	bPb4094		STG TI		
57	2H	139,8	bPb1066		WFG+WTG+STG TI		TKMPf S
57	2H	139,8	bPb6047		WTG+STG TI		TKM TI
57	2H	139,8	bPb4228		STG TI		KzPf S
57	2H	139,9	bPb0326		STG TI		TKM TI
57	2H	139,9	bPb1154		SFG K, STG TI		
58	2H	146,0	bPb2244		SFG S		Bl
58	2H	146,0	bPb9199		SFG S		Bl
59	2H	146,3	bPb7211				TKM TI
59	2H	147,6	bPb0303		WFG+WTG TI	Ägw+TKM TI	
59	2H	147,6	bPb1986		WFG+WTG TI	Ägw+TKM TI	
59	2H	147,6	bPb7208			Ägw+TKM TI	
60	2H	149,4	bPb1566		WL TI, WFG+SFG+WTG+STG S		

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Feldexperiment	Folientunnelversuch
60	2H	149,4	bPb1184		WFG+SFG+WTG S		
60	2H	149,4	bPb5460		SFG+STG S	Wax, Sh, Bl	WT, Bl, KgwPf K
60	2H	150,1	bPb5558		SL+WFG TI		
61	2H	155,6	bPb1611		SL K	Wax	TKMPf K, TKM K+S
61	2H	156,4	bPb1051		SL K		
61	2H	156,4	bPb1415		SL K		TKMPf K
61	2H	156,5	bPb6222		SL+WFG S, WTG K+S, STG K+TI	Ägw+Kz S	Kz S
61	2H	156,9	bPb9587	KL S	WTG S		
61	2H	157,0	bPb4601			Wax	TKMPf K, TKM K+S
61	2H	157,0	bPb4232			Wt, Wax	TKMPf+TKM K
61	2H	157,1	bPb1181			Wax	TKMPf K, TKM K+S
61	2H	157,1	bPb7212		SL K	Wt, Wax	TKMPf K, TKM K+S
61	2H	157,1	bPb3533				Kz K
61	2H	157,1	bPb0299		WFG TI		Ägw K
62	2H	160,4	bPb3102	WL K	SL S, WTG K+TI		
62	2H	161,1	bPb8698	WL K	SL TI, WFG+WTG K		Kz TI
62	2H	161,1	bPb1085	WL K	SL TI, WTG K		
62	2H	161,1	bPb6296	WL K	SL TI, WFG K+TI, WTG K		
62	2H	161,1	bPb3993	KL S			
63	2H	166,7	bPb2408		SL TI		
64	3H	1,0	bPb6884			An	
64	3H	1,0	bPb4022		WTG K	An	
65	3H	6,0	bPb1264	KR K			
66	3H	7,6	bPb3689		SL K+S		TKM K
67	3H	9,9	bPb3025		SFG S	Lg	
67	3H	10,2	bPb9945				
67	3H	10,2	bPb2891			Lg, Ägw K	
67	3H	10,2	bPb1137			Lg, Sh	KgwPf S
67	3H	10,2	bPb0650			Lg	
67	3H	10,2	bPb1799			Lg, Sh, Ägw K	
68	3H	12,4	bPb7770		WFG+SFG+WTG TI		TKMPf+Kz TI, Kzpf S
68	3H	13,7	bPb6127	KL TI			Ägw+TKM TI, KzPf S
68	3H	13,7	bPb9402	KL TI			Ägw+TKM TI, KzPf S
68	3H	13,7	bPb7199	KL TI			Ägw+TKM TI
69	3H	20,0	bPb1077		SL S		

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Feldexperiment	Folientunnelversuch
70	3H	33,2	bPb9213		SFG+WTG+STG K		
71	3H	35,9	bPb9903		SFG S		
72	3H	41,8	bPb7002				Hö
72	3H	41,8	bPb0312		SFG K+S		
72	3H	41,8	bPb4859		SFG S		
73	3H	48,3	bPb6275	KL S	WL+SL K		
74	3H	50,4	bPb4660	KL S			TKM TI
75	3H	51,4	bPb7938				HA TI
75	3H	51,6	bPb2993		STG K		HA TI
75	3H	51,6	bPb5892		STG K		HA TI
75	3H	51,6	bPb2910		SL S, STG K		HA TI
76	3H	53,2	bPb7273		WL K+TI	Ägw K+S	
77	3H	62,9	bPb1012		SFG S		HA K+S, TKMPf K
78	3H	66,6	bPb5351		SL+WFG+STG S, SFG K+S	TKM K	TKMPf K, TKM S
78	3H	66,6	bPb4645		SL+SFG+STG K	TKM K	TKMPf K, TKM S
78	3H	66,6	bPb2040		SL S		TKMPf+TKM S, KzPf TI
78	3H	66,6	bPb0736		WL TI		Wt, KzPf K+TI
79	3H	68,0	bPb2394		WL TI		KzPf S
79	3H	69,3	bPb2433			Wax	Wt, KgwPf S
79	3H	72,2	bPb0040		WFG S	Wax	
79	3H	72,2	bPb3805		WFG S	Wax	KzPf S+TI
80	3H	78,6	bPb8410			Sh, Hö	Hö, HA K+TI, KgwPf+KzPf S+TI, Ägw S
80	3H	78,6	bPb3317			Hö	HA K+TI, KgwPf S+TI, Ägw+TKMPf+TKM S
81	3H	82,7	bPb7872			An	Wt, KzPf K
82	3H	84,9	bPb8024			Äl, TKM K	Ägw TI, TKMPf+TKM S+TI
83	3H	97,4	bPb6722		WFG S		
84	3H	100,8	bPb3278		SFG TI		
84	3H	100,8	bPb2406		SFG+STG TI		
84	3H	100,8	bPb2630		SFG+STG TI		
85	3H	105,9	bPb4616			Wax	Wt, Hö
86	3H	115,5	bPb1579		SL S, WFG+WTG TI		
87	3H	118,6	bPb4925		WTG K+S, STG K		Kz TI
87	3H	118,7	bPb1961				Wt, , Kz S
88	3H	133,5	bPb8978		WL+SL TI, WFG+WTG S		HA K, Ägw TI
89	3H	138,9	bPb4830	KL+SL K	SL+SFG+STG K	Ägw K, Kz K+S	HA TI

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Feldexperiment	Folientunnelversuch
90	3H	140,3	bPb1609			Äl	TKMPf K, TKM K+S, Kz K
91	3H	142,8	bPb4564			Ägw K, Kz K+S	Ägw K+S
92	3H	145,5	bPb4156		SL S		HA S
92	3H	145,5	bPb5298				HA S
92	3H	145,5	bPb5396		SL S		
93	3H	146,8	bPb5129		WFG K		
93	3H	146,8	bPb7833		WFG K		
94	3H	147,1	bPb2420			An	
95	3H	148,0	bPb4739		STG TI		
96	3H	154,2	bPb0200		WL K	Hö	Wt, Bl, TKMPf S
97	3H	158,0	bPb7164		SL S, STG K		Kz S
97	3H	158,0	bPb8907	KL K	STG K		
97	3H	158,0	bPb8504	WL S+S+TI, SL S+TI			TKMPf K, TKM K+S
98	3H	160,2	bPb1411			TKM K	
99	3H	163,8	bPb5570			Lg	Ägw+KzPf K
100	3H	167,3	bPb4112			TKM K	
101	3H	170,7	bPb9207		SFG TI		
101	3H	170,7	bPb0164		SL K+S	Hö	KgwPf S
102	3H	178,1	bPb9923	KL TI, SL+KR S+TI			TKM S+TI
102	3H	178,6	bPb7247	KR K			HA+TKM TI
102	3H	178,6	bPb3933	KR S+TI			TKM TI
102	3H	178,6	bPb7738				TKMPf+TKM S
103	3H	179,5	bPb7724		WFG+SFG+STG K, WTG K+TI		
103	3H	179,5	bPb5256		WFG+SFG K, WTG+STG K+TI		
104	3H	181,3	bPb5355		SL S+TI	Wax	
105	4H	14,6	bPb8569		WL K		
105	4H	14,6	bPb1469		WL K		
106	4H	17,4	bPb7275		WL K		KzPf S, Kz K+S
107	4H	37,1	bPb2476			Wax, Sh, Bl, Kz K+S	Hö, Ägw K+S
108	4H	56,3	bPb1148	WL K			Hö
109	4H	60,0	bPb1408		STG TI	Hö	Hö
110	4H	60,6	bPb6640				KzPf TI
110	4H	60,6	bPb6404		WL S		HA K+TI, Ägw K

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Feldexperiment	Folientunnelversuch
110	4H	60,6	bPb6611		WL S		HA TI
111	4H	61,2	bPb1762		SFG+STG TI	Wax	
111	4H	61,2	bPb8896		SFG+STG TI	Wax, Ägw K	
112	4H	65,3	bPb2427			Ägw S	
112	4H	65,6	bPb4183	WL TI			
112	4H	65,6	bPb3268	WL TI			Kz S
113	4H	67,9	bPb9504		WFG+SFG+WTG K+TI		
114	4H	72,2	bPb6872		WL K+TI, WFG TI		
114	4H	72,2	bPb6949		WFG TI		
115	4H	72,3	bPb7987		SFG+STG K		TKM K
115	4H	72,3	bPb4290		SFG+STG K		TKM K
115	4H	72,3	bPb6259		SFG+STG K		TKM K
116	4H	93,6	bPb8701	KR TI		TKM K	HA S+TI
116	4H	93,6	bPb1329				Hö
117	4H	96,8	bPb7719		WL TI	Lg, Sh, Bl	KzPf K+TI
118	4H	103,0	bPb5408		SFG K	Ägw K, Kz K+S	KgwPf TI, Ägw K+S
119	4H	104,9	bPb0610				
119	4H	104,9	bPb1999		WFG+WTG K	Wt	Wt, Hö, Ägw K
120	4H	136,1	bPb3468		WFG+WTG+STG TI		
121	4H	142,1	bPb9820	WL S+TI, SL+KR TI		Lg	Hö
122	4H	145,1	bPb5265		WL K+TI, SFG S		
123	5H	1,7	bPb9562	KL K	WTG TI		
124	5H	2,6	bPb6051		SFG TI		
125	5H	8,5	bPb8580		SFG S		
126	5H	15,4	bPb1909		WL S		Bl
127	5H	21,5	bPb6568			TKM TI	KzPf TI
128	5H	34,7	bPb0536		SFG+WTG+STG TI	Sh, Bl	
129	5H	44,0	bPb2424			Wax	HA S
130	5H	45,6	bPb0899	KL K, SL K+TI			
130	5H	45,6	bPb3412	KL K, SL K+TI			
130	5H	45,6	bPb0909	KL K, SL K+TI			
130	5H	45,6	bPb3792	KL K, SL TI			
131	5H	51,6	bPb6710	KL TI, SL S+TI	SL K, WTG TI	TKM TI	TKM S+TI
132	5H	56,8	bPb7627	KL K		Ägw K+S, Kz K+S	Bl, TKMPf S+TI, TKM S

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Feldexperiment	Folientunnelversuch
132	5H	56,8	bPb6260	WL S+TI, KL K		Ägw K, Kz K+S	TKMPf S+TI, TKM K+S
133	5H	57,0	bPb4210		SL K		Wt
133	5H	57,0	bPb0949		SL K		Hö
133	5H	57,0	bPb8929		SL K		Wt, Hö
133	5H	57,0	bPb8675		SL K		
133	5H	57,0	bPb0786		SL K		Hö
133	5H	57,0	bPb1046		SL K		Wt, Hö
134	5H	57,7	bPb1159	KR S	WFG K	Lg, Hö, Äl	
135	5H	70,7	bPb2147	SL K			
135	5H	70,8	bPb4067	SL K			
135	5H	70,8	bPb9618	SL K			
135	5H	70,8	bPb0686	SL K			Kz TI
135	5H	71,0	bPb7763	SL K			Ägw TI
136	5H	75,1	bPb7561				TKMPf+TKM K
136	5H	76,8	bPb0709		WL S		TKMPf+TKM K
137	5H	89,4	bPb2869		SL S		
138	5H	97,9	bPb2425		SFG+STG K+TI		TKM+Kz S
138	5H	97,9	bPb4698	KL K	SL K, SFG+STG TI	Ägw K, Kz K+S	HA K, Ägw+Kz S
138	5H	97,9	bPb9476	KL K	SFG TI	Ägw K, Kz K+S	
138	5H	98,2	bPb8101		SFG TI, STG K+TI		TKM S
139	5H	101,3	bPb7395	WL K, KR TI			
139	5H	101,3	bPb8022	WL K	WTG TI		
139	5H	101,3	bPb5596	WL K, KR TI			KzPf+Kz K+S
140	5H	104,3	bPb4334		WFG+WTG K+TI, SFG K		Hö, Ägw K+S
140	5H	104,4	bPb7015	KL K		SFG K, WTG S, STG K+S	Ägw S, Kz K+S, TKM K
141	5H	120,4	bPb8553		WL S		
141	5H	120,5	bPb2325			TKM K	TKMPf K, TKM K+S
141	5H	120,7	bPb7854				TKMPf K
142	5H	126,4	bPb8731	KL+KR TI			Wt, Hö, Bl, KzPf TI
142	5H	126,4	bPb7953	SL K			HA+KgwPf K, KzPf K+TI
142	5H	126,5	bPb4758		STG K		HA+KgwPf K, TKM TI, KzPf S+TI
142	5H	126,8	bPb0071	WL+SL K			HA+KgwPf K, TKM TI
143	5H	133,5	bPb8462	KL K	WFG S		
144	5H	134,9	bPb2960			Wt	
145	5H	139,0	bPb6578		WL K+TI, SL K		
145	5H	139,0	bPb4970				Bl, TKMPf TI

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Feldexperiment	Folientunnelversuch
145	5H	139,0	bPb4318				Bl
145	5H	139,0	bPb1420				Bl, TKMPf TI
146	5H	140,7	bPb1494	SL S	WFG+WTG TI	Kz K+S, TKM K	
147	5H	144,3	bPb8319		WFG K		
148	5H	157,4	bPb6367	KR K			
149	5H	162,6	bPb6195		SL K		HA TI, TKMPf S
150	5H	163,6	bPb5854	WL K+S+TI, SL S+TI			
150	5H	163,8	bPb2314	WL K+S+TI, SL TI			
151	5H	166,1	bPb6179		WTG K+TI, STG TI		
151	5H	166,6	bPb3138		WL K		
152	5H	168,4	bPb4595		WTG TI		TKMPf K
152	5H	168,4	bPb0835		WTG K+TI		TKMPf K
153	5H	171,9	bPb1965		SL TI		HA S+TI
153	5H	171,9	bPb4621	WL+SL K			
153	5H	171,9	bPb0877	WL+SL K	WL TI		Kz S+TI
154	5H	175,9	bPb1482		SL K		
155	5H	187,0	bPb4809		SFG K		
155	5H	188,8	bPb7008		STG S		
156	5H	188,8	bPb5766			Sh	KgwPf S
156	5H	191,0	bPb7360			Sh, Ägw S	KgwPf S
156	5H	191,0	bPb6124	KR TI		Sh	KgwPf S
157	6H	9,1	bPb8135		WL TI		Hö
157	6H	9,8	bPb9065		WL K+TI		Hö
158	6H	13,8	bPb1009			TKM K	Hö
159	6H	26,5	bPb8492				Hö, Bl
159	6H	26,5	bPb8398			Ägw S	Hö
159	6H	26,5	bPb7165				Wt
160	6H	28,8	bPb6659				Hö, Bl
160	6H	28,8	bPb8836		WL K+TI, WFG S		
160	6H	28,8	bPb9651		WL K+TI		
161	6H	38,0	bPb2058	WL+KL+SL TI			
161	6H	38,0	bPb3427				TKMPf+TKM S
161	6H	38,0	bPb6457				TKMPf+TKM+Kz S
161	6H	38,0	bPb9807		WTG TI	Ägw+Kz K+S	Ägw K+S, Kz K
162	6H	58,6	bPb7179		SL K		

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Feldexperiment	Folientunnelversuch
163	6H	60,9	bPb3746		SFG S		
164	6H	65,2	bPb3487	SL S			
165	6H	68,2	bPb5698	KL+SL K	WL K+S		HA K
165	6H	68,2	bPb9082				Hö, KzPf K
165	6H	68,2	bPb2593				HA+KgwPf K
165	6H	68,2	bPb0019				HA S
165	6H	68,2	bPb1657				HA S+TI
165	6H	68,2	bPb0055		SL K, STG K+TI		Hö, Kz TI
165	6H	68,5	bPb3722	KL+SL K	WL K+S		HA K
166	6H	70,6	bPb9051				Hö
166	6H	70,6	bPb6142	SL K+S			TKM TI
166	6H	70,6	bPb1466	SL K			
167	6H	72,7	bPb6721		SL S		
168	6H	74,3	bPb3068	WL TI			Bl, HA S, Ägw K
168	6H	74,3	bPb4369		SL S		
168	6H	74,3	bPb4409		SL S		
168	6H	74,3	bPb1256		WL TI		HA TI
169	6H	84,6	bPb6607	WL K	SFG+STG S	An	Hö
169	6H	84,6	bPb5903		STG TI		Hö, KgwPf K
169	6H	84,6	bPb5778		STG TI		KgwPf K
169	6H	84,8	bPb4125		SFG S	An	Hö, KgwPf K
170	6H	97,2	bPb4178		WTG K		TKM TI
170	6H	97,2	bPb0451				Hö, TKM TI
171	6H	107,7	bPb6477	KL K	SL+SFG S	Wax, Sh, Bl	
171	6H	107,7	bPb9063	KL K	SL+SFG S	Wax, Sh, Bl, Hö, Äl	TKM K
172	6H	110,1	bPb6385	KL K			
172	6H	110,1	bPb5234	KL K			
172	6H	110,1	bPb2062	KL K			KgwPf S
173	6H	122,7	bPb4269			TKM K+S	
173	6H	122,7	bPb2054			TKM S	
173	6H	122,7	bPb5748			TKM S	
174	6H	128,2	bPb7446		WL K		Kz TI
175	6H	132,8	bPb1279	KR K	WL S, WTG K		Wt, Bl, HA K, Ägw+TKM TI
176	6H	134,1	bPb6727		SL S	TKM S	
176	6H	134,6	bPb9285			Wax, Bl	Wt
177	6H	136,1	bPb2304	KL K+S			

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Feldexperiment	Folientunnelversuch
178	6H	137,6	bPb6875		WTG K		Kz K+S
178	6H	137,7	bPb3760			Ägw+Kz K+S	Ägw K, Kz K+S
178	6H	137,7	bPb6677			Ägw+Kz K+S	Ägw+KzPf K
178	6H	137,7	bPb0443			Sh	Wt, Kz K
178	6H	137,7	bPb2940			Ägw+Kz K+S	Ägw+Kz K
178	6H	137,7	bPb2863			Ägw+Kz S	
178	6H	137,8	bPb0403	KL S			
179	7H	0,5	bPb0108		SL TI		HA K
179	7H	0,5	bPb9729		SL TI		HA K
180	7H	2,2	bPb6868		WL K+TI		
181	7H	3,0	bPb2718		WFG+WTG S		
181	7H	3,0	bPb7004		WFG+WTG S		
181	7H	3,0	bPb6170		WFG+WTG S		
181	7H	3,0	bPb8272				KzPf K
181	7H	3,0	bPb3127		SL K		
181	7H	3,0	bPb5259		SL+WFG+SFG+STG K, WTG TI		
182	7H	3,5	bPb3732		SL K, WFG+SFG+WTG+STG K+S	TKM K	HA S+TI, Kgw Pf S
182	7H	3,5	bPb7038		WL K+TI, WFG S	Kz K	Kz TI
183	7H	5,0	bPb0844	WL S, KL Ti, SL S+TI			
183	7H	5,0	bPb4445	KL+SL+KR S	SL K		HA K, KzPf S
184	7H	8,3	bPb2595		WFG S		KgwPf S
185	7H	11,2	bPb6752		SFG TI		
185	7H	12,4	bPb5816		STG S		
185	7H	12,4	bPb4167		SFG TI		
186	7H	14,0	bPb5897		WTG S		
187	7H	16,2	bPb3718	KR S			
187	7H	16,2	bPb0179	KR S			
188	7H	16,8	bPb4634		WL+WTG K, WFG+SFG S		
189	7H	17,0	bPb8043				HA TI, Kz K
189	7H	17,1	bPb1994			Äl, Kz K	Bl
190	7H	35,0	bPb8660				TKM TI
190	7H	35,2	bPb5172		SL K		Hö, TKMPf TI
190	7H	35,2	bPb6747		SL K		Hö, TKMPf TI
190	7H	35,2	bPb5494		SL S+TI, WFG TI, STG S		Hö, TKM TI

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Feldexperiment	Folientunnelversuch
190	7H	35,2	bPb1806				Wt, Bl, Kz TI
191	7H	39,3	bPb8939		SL K		
191	7H	39,3	bPb0324				KzPf K
192	7H	42,7	bPb9601		WL S	Bl	Hö, KgwPf K
193	7H	50,3	bPb6821		WTG TI		
194	7H	55,8	bPb1209		WL TI		TKM TI
195	7H	65,9	bPb4541	WL K+S	WL K+S		
196	7H	78,2	bPb1447		STG S	TKM K	HA TI
196	7H	78,2	bPb8051		STG S	TKM K	
196	7H	79,2	bPb5599		SFG+STG TI		
197	7H	82,6	bPb8956		SFG+STG TI		
197	7H	82,6	bPb9753		WFG K		
198	7H	82,7	bPb6975		SFG+STG TI	Wax	
198	7H	82,7	bPb5348		WL+SL K	Kz S	Bl
199	7H	84,8	bPb2097		SFG+STG K+TI	Wax	
200	7H	85,0	bPb1770			Lg	
200	7H	85,0	bPb7603				Ha S
201	7H	87,4	bPb3227		WL S, SL S+TI, SFG TI	Bl	
201	7H	87,6	bPb7915			Lg	
202	7H	91,0	bPb0125		SL+STG TI		
202	7H	91,3	bPb7875		SL S+TI, SFG+STG TI		
202	7H	91,3	bPb8020		SL+SFG TI		
202	7H	91,4	bPb5126		WL S, SL TI	Bl	KzPf S
203	7H	94,2	bPb7517		STG K+S		KgwPf S+TI, Ägw K+St
204	7H	106,6	bPb4191	KL+SL K	WFG S		
204	7H	106,6	bPb0202		SL TI		
204	7H	106,9	bPb6214		WFG+SFG K+TI, WTG+STG TI		Bl, HA S, TKM TI, Kz K
205	7H	123,1	bPb0182			Äl	KzPf TI, Kz K+TI
206	7H	125,4	bPb4389		SL TI	Sh, Bl	KgwPf+Ägw+KzPf K+TI, TKM TI
207	7H	136,6	bPb7739	KL K			
208	7H	140,9	bPb8644			Lg	Hö, TKM TI
209	7H	149,4	bPb9563	WL S, SL S+TI, KR TI			
209	7H	150,5	bPb3226	SL S+TI			

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Feldexperiment	Folientunnelversuch
209	7H	150,6	bPb2693	WL S, SL TI			KzPf K
210	7H	159,1	bPb5403				KzPf TI
210	7H	159,2	bPb5556		WL K		HA+KgwPf+KzPf TI
210	7H	159,2	bPb9865		WL K		HA+KgwPf+KzPf TI
210	7H	159,2	bPb2620		WL K		KgwPf TI
210	7H	159,2	bPb9704				HA+KgwPf TI
211	7H	160,2	bPb4419		STG TI		
211	7H	160,7	bPb3566		STG TI		

Merkmalsabkürzungen aus Tab. 2

Tab. A32 Überblick über alle Ertragsloci, die nicht mit dem Schossen oder der Blüte assoziiert sind, geordnet nach Loci für Ertrag in Kontrolle (Kontr.), Stress und beiden Bedingungen (beide). Die Loci sind durchgehend nummeriert (Nr.) und nach Chromosomen (Chr) und ihrer Position (Pos) sortiert.

Beding.	Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlinstest	Sämlingstest	Feldexperiment	Folientunnel
Kontr.	54	2H	125,1	bPb6688		WTG S		TKMPf+TKM K
Kontr.	66	3H	7,6	bPb3689		SL K+S		TKM K
Kontr.	77	3H	62,9	bPb1012		SFG S		HA K+S, TKMPf K
Kontr.	81	3H	82,7	bPb7872			An	Wt, KzPf K
Kontr.	98	3H	160,2	bPb1411			TKM K	
Kontr.	99	3H	163,8	bPb5570			Lg	Ägw+KzPf K
Kontr.	100	3H	167,3	bPb4112			TKM K	
Kontr.	111	4H	61,2	bPb1762, bPb8896		SFG+STG TI	Wax, Ägw K	
Kontr.	115	4H	72,3	bPb7987, bPb4290, bPb6259		SFG+STG K		TKM K
Kontr.	116	4H	93,6	bPb8701, bPb1329	KR TI		TKM K	Hö, HA S+TI
Kontr.	119	4H	104,9	bPb0610, bPb1999		WFG+WTG K	Wt	Wt, Hö, Ägw K
Kontr.	136	5H	75,1 - 76,8	bPb7561, bPb0709		WL S		TKMPf+TKM K
Kontr.	152	5H	168,4	bPb4595, bPb0835		WTG K+TI		TKMPf K
Kontr.	158	6H	13,8	bPb1009			TKM K	Hö
Kontr.	169	6H	84,6 - 84,8	bPb6607, bPb5903, bPb5778, bPb4125	WL K	SFG S, STG S+TI	An	Hö, KgwPf K
Kontr.	181	7H	3,0	bPb2718, bPb7004, bPb6170, bPb8272, bPb3127, bPb5259		SL K, WFG K+S, SFG+STG K, WTG S+TI		KzPf K
Kontr.	191	7H	39,3	bPb8939, bPb0324		SL K		KzPf K
Kontr.	196	7H	78,2 - 79,2	bPb1447, bPb8051, bPb5599		STG S, SFG+STG TI	TKM K	HA TI
Kontr.	209	7H	149,4 - 150,6	bPb9563, bPb3226, bPb2693	WL S, SL S+TI, KR TI			KzPf K
Stress	1	1H	3,3	bPb6451, bPb7697		WL TI, SFG S+TI, STG TI		KzPf TI
Stress	2	1H	4,8	bPb3451		WL S		Hö, KgwPf TI
Stress	7	1H	18,9 - 19,1	bPb2183, bPb7306	WL K			Kz S
Stress	9	1H	40,5	bPb7231, bPb6408, bPb9418, bPb3217	SL K	SL S	ÄI	Ägw S, TKM TI, Kz S
Stress	16	1H	66,2	bPb3382		WTG K		KzPf TI
Stress	27	1H	136,2	bPb6065			TKM TI	
Stress	30	1H	147,3	bPb5550, bPb2260, bPb1487		WL+WFG+WTG+STG TI, SFG S+TI		KgwPf+TKMPf+TKM TI
Stress	35	2H	15,8	bPb5519, bPb7557	KL K, SL K+S	SL S		Ägw S

Beding.	Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlinstest	Sämlingstest	Feldexperiment	Folientunnel
Stress	40	2H	33,0	bPb8750		WL K		KzPf S
Stress	41	2H	39,0	bPb7229		WL S+TI, SL K+S, WFG S		KgwPf TI
Stress	59	2H	146,3 - 147,6	bPb7211, bPb0303, bPb1986, bPb7208		WFG+WTG TI	Ägw+TKM TI	TKM TI
Stress	62	2H	160,4 - 161,1	bPb3102, bPb8698, bPb1085, bPb6296, bPb3993	WL K, KL S	SL S+TI, WFG+WTG K+TI		Kz TI
Stress	68	3H	12,4 - 13,7	bPb7770, bPb6127, bPb9402, bPb7199	KL TI	WFG+SFG+WTG TI		Ägw+TKMPf+TKM+Kz TI, KzPf S
Stress	74	3H	50,4	bPb4660	KL S			TKM TI
Stress	79	3H	68,0 - 72,2	bPb2394, bPb2433, bPb0040, bPb3805		WL TI, WFG S	Wax	Wt, KgwPf S, KzPf S+TI
Stress	87	3H	118,6 - 118,7	bPb4925, bPb1961		WTG K+S, STG K		Wt, Kz S+TI
Stress	88	3H	133,5	bPb8978		WL+SL TI, WFG+WTG S		HA K, Ägw TI
Stress	101	3H	170,7	bPb9207, bPb0164		SL K+S, SFG TI	Hö	KgwPf S
Stress	102	3H	178,1	bPb9923, bPb7247, bPb3933, bPb7738	KL TI, SL S+TI, KR K+S+TI			HA TI, TKM S+TI, TKMPf S
Stress	112	4H	65,3 - 65,6	bPb2427, bPb4183, bPb3268	WL TI		Ägw S	Kz S
Stress	127	5H	21,5	bPb6568			TKM TI	KzPf TI
Stress	131	5H	51,6	bPb6710	KL TI, SL S+TI	SL K, WTG TI	TKM TI	TKM S+TI
Stress	135	5H	70,7 - 71,0	bPb2147, bPb4067, bPb9618, bPb0686, bPb7763	SL K			Ägw+Kz TI
Stress	149	5H	162,6	bPb6195		SL K		HA TI, TKMPf S
Stress	153	5H	171,9	bPb1965, bPb4621, bPb0877	WL+SL K	WL+SL TI		HA+Kz S+TI
Stress	166	6H	70,6	bPb9051, bPb6142, bPb1466	SL K+S			Hö, TKM TI
Stress	170	6H	97,2	bPb4178, bPb0451		WTG K		Hö, TKM TI
Stress	172	6H	110,1	bPb6385, bPb5234, bPb2062	KL K			KgwPf S
Stress	174	6H	128,2	bPb7446		WL K		Kz TI
Stress	183	7H	5,0	bPb0844, bPb4445	WL S, KL+SL S+TI, KR S	SL K		HA K, KzPf S
Stress	184	7H	8,3	bPb2595		WFG S		KgwPf S
Stress	194	7H	55,8	bPb1209		WL TI		TKM TI
Stress	208	7H	140,9	bPb8644			Lg	Hö, TKM TI
Stress	210	7H	159,1 - 159,2	bPb5403, bPb5556, bPb9865, bPb2620,		WL K		HA+KgwPf+KzPf TI

Beding.	Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlinstest	Sämlingstest	Feldexperiment	Folientunnel
				bPb9704				
beide	13	1H	58,7 - 59,7	bPb9717, bPb7186, bPb0579, bPb8960		WL K, SL K+S, SFG+STG K		TKM K+S, KzPf S
beide	23	1H	116,0 - 116,5	bPb2063, bPb5014, bPb5198		WL TI, SFG S	Ägw K, Kz K+S	TKMPf K, TKM K+S
beide	25	1H	126,7	bPb4902			TKM K+S	Wt, TKMPf K, TKM K+S
beide	29	1H	144,2	bPb0699			Kz K+TI	TKMPf S
beide	45	2H	64,2	bPb9925	WL K+S, KL S	WL S		KgwPf K+S, TKM TI
beide	49	2H	82,1 - 83,1	bPb6438, bPb4040, bPb9754, bPb8100	KL K+TI, SL K	WL S+TI, SL S, SFG K		KgwPf+Ägw K, TKMPf K+TI, TKM K+S+TI
beide	61	2H	155,6 -157,1	bPb1611, bPb1051, bPb1415, bPb6222, bPb9587, bPb4601, bPb4232, bPb1181, bPb7212, bPb3533, bPb0299	KL S	SL K+S, WFG S+TI, WTG K+S, STG K+TI	Wt, Wax, Ägw+Kz S	Ägw +TKMPf K, Kz K+S, TKM K+S
beide	76	3H	53,2	bPb7273		WL K+TI	Ägw K+S	
beide	78	3H	66,6	bPb5351, bPb4645, bPb2040, bPb0736		WL TI, SL K+S, WFG S, SFG+STG K+S	TKM K	Wt, TKMPf K+S, TKM S, KzPf K+TI
beide	82	3H	84,9	bPb8024			Äl, TKM K	Ägw TI, TKMPf+TKM S+TI
beide	89	3H	138,9	bPb4830	KL+SL K	SL+SFG+STG K	Ägw K, Kz K+S	HA TI
beide	90	3H	140,3	bPb1609			Äl	TKMPf K, TKM K+S, Kz K
beide	91	3H	142,8	bPb4564			Ägw K, Kz K+S	Ägw K+S
beide	97	3H	158,0	bPb7164, bPb8907, bPb8504	KL K, WL S+S+TI, SL S+TI	SL S, STG K		TKMPf K, TKM K+S, Kz S
beide	106	4H	17,4	bPb7275		WL K		KzPf S, Kz K+S
beide	110	4H	60,6	bPb6640, bPb6404, bPb6611		WL S		HA K+TI, Ägw K, KzPf TI
beide	118	4H	103,0	bPb5408		SFG K	Ägw K, Kz K+S	KgwPf TI, Ägw K+S
beide	138	5H	97,9 - 98,2	bPb2425, bPb4698, bPb9476, bPb8101	KL K	SL K, SFG+STG K+TI	Ägw K, Kz K+S	HA K, Ägw+TKM+Kz S
beide	139	5H	101,3	bPb7395, bPb8022, bPb5596	WL K, KR TI	WTG TI		KzPf+Kz K+S
beide	140	5H	104,3 - 104,4	bPb4334, bPb7015	KL K	WFG K+TI, WTG K+S+TI, SFG K, STG K+S	Ägw S, Kz K+S, TKM K	Hö, Ägw K+S
beide	141	5H	120,4	bPb8553, bPb2325, bPb7854		WL S	TKM K	TKMPf K, TKM K+S
beide	146	5H	140,7	bPb1494	SL S	WFG+WTG TI	Kz K+S, TKM K	

Beding.	Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlinstest	Sämlingstest	Feldexperiment	Folientunnel
beide	161	6H	38,0	bPb2058, bPb3427, bPb6457, bPb9807	WL+KL+SL TI	WTG TI	Ägw+Kz K+S	Ägw K+S, Kz K+S, TKMPf+TKM S
beide	165	6H	68,2 - 68,5	bPb5698, bPb9082, bPb2593, bPb0019, bPb1657, bPb0055, bPb3722	KL+SL K	WL K+S, SL K, STG K+TI		Hö, HA K+S+TI, KgwPf+KzPf K, Kz TI
beide	173	6H	122,7	bPb4269, bPb2054, bPb5748			TKM K+S	
beide	182	7H	3,5	bPb3732, bPb7038		WL K+TI, SL K, WFG+SFG+WTG+STG K+S	TKM+Kz K	HA S+TI, Kgw Pf S, Kz TI
beide	203	7H	94,2	bPb7517		STG K+S		KgwPf S+TI, Ägw K+St
beide	205	7H	123,1	bPb0182			ÄI	KzPf TI, Kz K+TI

Merkmalsabkürzungen aus Tab. 2

Tab. A33 Überblick über alle Loci, die mit der Blüte und/oder dem Schossen assoziiert sind. Die Loci sind durchgehend nummeriert (Nr.) und nach Chromosomen (Chr) und ihrer Position (Pos) sortiert.

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Feldexperiment	Folientunnelversuch
31	2H	3,6	bPb4148, bPb0647, bPb3608		WL TI		Bl
32	2H	5,8	bPb7057, bPb7602		SFG K		Bl
33	2H	7,6	bPb1422		WL TI		Bl
34	2H	14,4	bPb6848, bPb2086, bPb5991, bPb9757		STG K+TI	Sh, Bl	KgwPf+KzPf+Kz S
37	2H	25,7	bPb8399, bPb0003	SL K	WFG TI	TKM S+TI	Bl, KzPf S
43	2H	47,4	bPb4875, bPb4877, bPb7906, bPb2501		WL K, SL K+S, SFG K	TKM K+S	Bl, Wt, Ägw TI, Kz S, TKMPf+TKM K
52	2H	113,3	bPb0994	SL TI		Sh	
55	2H	131,5	bPb2971, bPb1103, bPb3925, bPb8302		WL K	Sh	
57	2H	138,2 - 139,9	bPb8464, bPb9267, bPb7588, bPb4768, bPb4094, bPb1066, bPb6047, bPb4228, bPb0326, bPb1154		WL K+TI, SL S+TI, WFG S, SFG K, WFG+WTG+STG TI	Bl	Hö, Ägw S, KzPf+Kz+TKMPf S, TKMPf TI
58	2H	146,0	bPb2244, bPb9199		SFG S		Bl
60	2H	149,4 - 150,1	bPb1566, bPb1184, bPb5460, bPb5558		WL+SL+WFG TI, WFG+WTG+SFG+STG S	Sh, Bl, Wax	Bl, Wt, KgwPf K
67	3H	9,9-10,2	bPb3025, bPb9945, bPb2891, bPb1137, bPb0650, bPb1799		SFG S	Sh, Lg, Ägw K	KgwPf S
80	3H	78,6	bPb8410, bPb3317			Sh, Hö	Hö, HA K+TI, KgwPf+KzPf S+TI, Ägw+TKMPf+TKM S
96	3H	154,2	bPb0200		WL K	Hö	Bl, Wt, TKMPf S
107	4H	37,1	bPb2476			Sh, Bl, Wax, Kz K+S	Hö, Ägw K+S
117	4H	96,8	bPb7719		WL TI	Bl, Lg, Sh	KzPf K+TI
126	5H	15,4	bPb1909		WL S		Bl
128	5H	34,7	bPb0536		SFG+WTG+STG TI	Sh, Bl	
132	5H	56,8	bPb7627, bPb6260	WL S+TI, KL K		Ägw K+S, Kz K+S	Bl, TKMPf S+TI, TKM K+S
142	5H	126,4 - 126,8	bPb8731, bPb7953, bPb4758, bPb0071	KL+KR TI, WL+SL K	STG K		Bl, Wt, Hö, HA+KgwPf K, KzPf K+TI, TKM TI
145	5H	139,0	bPb6578, bPb4970, bPb4318, bPb1420		WL K+TI, SL K		Bl, TKMPf TI
156	5H	188,8 - 191,0	bPb5766, bPb7360, bPb6124	KR TI		Sh, Ägw S	KgwPf S

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Feldexperiment	Folientunnelversuch
159	6H	26,5	bPb8492, bPb8398, bPb7165			Ägw S	Bl, Wt, Hö
160	6H	28,8	bPb6659, bPb8836, bPb9651		WL K+TI, WFG S		Bl, Hö
168	6H	74,3	bPb3068, bPb4369, bPb4409, bPb1256	WL TI	WL TI, SL S		Bl, HA S+TI, Ägw K
171	6H	107,7	bPb6477, bPb9063	KL K	SL+SFG S	Sh, Bl, Wax, Hö, Äl	TKM K
175	6H	132,8	bPb1279	KR K	WL S, WTG K		Bl, Wt, HA K, Ägw+TKM TI
176	6H	134,1 - 134,6	bPb6727, bPb9285		SL S	Bl, Wax, TKM S	Wt
178	6H	137,6 - 137,8	bPb6875, bPb3760, bPb6677, bPb0443, bPb2940, bPb2863, bPb0403	KL S	WTG K	Sh, Ägw+Kz K+S	Wt, Ägw+KzPf K, Kz K+S
189	7H	17,0 - 17,1	bPb8043, bPb1994			Äl, Kz K	Bl, HA TI, Kz K
190	7H	35,0 - 35,2	bPb8660, bPb5172, bPb6747, bPb5494, bPb1806		SL K+S+TI, WFG TI, STG S		Bl, Wt, Hö, TKMPf+TKM+Kz TI
192	7H	42,7	bPb9601		WL S	Bl	Hö, KgwPf K
198	7H	82,7	bPb6975, bPb5348		WL+SL K, SFG+STG TI	Wax, Kz S	Bl
201	7H	87,4 - 87,6	bPb3227, bPb7915		WL S, SL S+TI, SFG TI	Bl, Lg	
202	7H	91,0 - 91,4	bPb0125, bPb7875, bPb8020, bPb5126		WL S, SL S+TI, SFG+STG TI	Bl	KzPf S
204	7H	106,6 - 106,9	bPb4191, bPb0202, bPb6214	KL+SL K	SL TI, WFG K+S+TI, SFG K+TI, WTG+STG TI		Bl, HA S, TKM TI, Kz K
206	7H	125,4	bPb4389		SL TI	Sh, Bl	KgwPf+Ägw+KzPf K+TI, TKM TI

Merkmalsabkürzungen aus Tab. 2

Tab. A34 Übersicht über Nicht-Ertragsloci ohne Assoziation zur Blüte oder dem Schossen. Die Loci sind durchgehend nummeriert (Nr.) und nach Chromosomen (Chr) und ihrer Position (Pos) sortiert.

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Feldexperiment	Folientunnelversuch
3	1H	7,2	bPb1165		SFG S		
4	1H	11,5 - 11,7	bPb2723, bPb9608, bPb7043, bPb7137	KL S	WL K		HA K+TI
5	1H	13,0 - 13,14	bPb2055, bPb8973, bPb1318		WTG K+TI		Wt, HA K+TI
6	1H	16,1	bPb9414, bPb9604		WL TI		Wt
8	1H	36,6	bPb4415		SL+STG K		HA K
10	1H	49,0	bPb9423		WL K+TI, WFG+WTG S	An	
11	1H	52,8	bPb9333		SL+STG TI		
12	1H	54,0	bPb1231		SL K		Hö
14	1H	62,2	bPb3605		WL S		
15	1H	63,0	bPb5683, bPb1922, bPb9611, bPb5292		WFG+WTG K	Wax, An	
17	1H	67,9	bPb9005, bPb6133, bPb5334, bPb1723, bPb4590, bPb8897		WL+WFG K, WTG+SFG K+TI, STG K+S+TI	An	
18	1H	72,9	bPb4909		WL TI		
19	1H	82,2	bPb7949		SFG K		
20	1H	86,3	bPb7899		WTG K+TI		
21	1H	94,9 - 95,1	bPb9121, bPb5249, bPb6911, bPb4898, bPb6901, bPb1213, bPb1366		WL S+TI, WFG S, WTG S+TI		
22	1H	106,2	bPb9180, bPb1419, bPb7429, bPb4515		WL K		HA TI
24	1H	118,0 - 119,0	bPb8453, bPb8935, bPb0617	WL K			
26	1H	133,1	bPb1959		WL TI, WTG S		
28	1H	139,6 - 141,3	bPb6502, bPb8112, bPb0589, bPb0395		WFG K+S, SFG K		
36	2H	21,9	bPb5950		SL K+S, SFG+STG K		
38	2H	26,2	bPb5444			Äl	
39	2H	30,2	bPb6963		WL TI		
42	2H	44,8	bPb4261, bPb9682		SL+WFG+WTG S		
44	2H	50,1	bPb1664		WTG K+TI	Hö	

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Feldexperiment	Folientunnelversuch
46	2H	68,1	bPb0220		WL K+TI		
47	2H	71,4	bPb9992, bPb2219, bPb3677		WTG TI		
48	2H	77,4	bPb8779		SL K		
50	2H	98,2	bPb8143			ÄI	
51	2H	108,2 - 108,7	bPb1772, bPb8737		STG K+TI		
53	2H	114,4	bPb2481, bPb6822		WL S, WFG+WTG K		
56	2H	136,6	bPb5942	KL+SL S	WL K		
63	2H	166,7	bPb2408		SL TI		
64	3H	1,0	bPb6884, bPb4022		WTG K	An	
65	3H	6,0	bPb1264	KR K			
69	3H	20,0	bPb1077		SL S		
70	3H	33,2	bPb9213		SFG+WTG+STG K		
71	3H	35,9	bPb9903		SFG S		
72	3H	41,8	bPb7002, bPb0312, bPb4859		SFG K+S		Hö
73	3H	48,3	bPb6275	KL S	WL+SL K		
75	3H	51,4 - 51,6	bPb7938, bPb2993, bPb5892, bPb2910		SL S, STG K		HA TI
83	3H	97,4	bPb6722		WFG S		
84	3H	100,8	bPb3278, bPb2406, bPb2630		SFG+STG TI		
85	3H	105,9	bPb4616			Wax	Wt, Hö
86	3H	115,5	bPb1579		SL S, WFG+WTG TI		
92	3H	145,5	bPb4156, bPb5298, bPb5396		SL S		HA S
93	3H	146,8	bPb5129, bPb7833		WFG K		
94	3H	147,1	bPb2420			An	
95	3H	148,0	bPb4739		STG TI		
103	3H	179,5	bPb7724, bPb5256		WFG+SFG K, WTG+STG K+TI		
104	3H	181,3	bPb5355		SL S+TI	Wax	
105	4H	14,6	bPb8569, bPb1469		WL K		
108	4H	56,3	bPb1148	WL K			Hö
109	4H	60,0	bPb1408		STG TI	Hö	Hö
113	4H	67,9	bPb9504		WFG+SFG+WTG K+TI		
114	4H	72,2	bPb6872, bPb6949		WL K+TI, WFG TI		

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Feldexperiment	Folientunnelversuch
120	4H	136,1	bPb3468		WFG+WTG+STG TI		
121	4H	142,1	bPb9820	WL S+TI, SL+KR TI		Lg	Hö
122	4H	145,1	bPb5265		WL K+TI, SFG S		
123	5H	1,7	bPb9562	KL K	WTG TI		
124	5H	2,6	bPb6051		SFG TI		
125	5H	8,5	bPb8580		SFG S		
129	5H	44,0	bPb2424			Wax	HA S
130	5H	45,6	bPb0899, bPb3412, bPb0909, bPb3792	KL K, SL K+TI			
133	5H	57,0	bPb4210, bPb0949, bPb8929, bPb8675, bPb0786, bPb1046		SL K		Wt, Hö
134	5H	57,7	bPb1159	KR S	WFG K	Lg, Hö, Äl	
137	5H	89,4	bPb2869		SL S		
143	5H	133,5	bPb8462	KL K	WFG S		
144	5H	134,9	bPb2960			Wt	
147	5H	144,3	bPb8319		WFG K		
148	5H	157,4	bPb6367	KR K			
150	5H	163,6 - 163,8	bPb5854, bPb2314	WL K+S+TI, SL S+TI			
151	5H	166,1-166,6	bPb6179, bPb3138		WL K, WTG K+TI, STG TI		
154	5H	175,9	bPb1482		SL K		
155	5H	187,0 - 188,8	bPb4809, bPb7008		SFG K, STG S		
157	6H	9,1 - 9,8	bPb8135, bPb9065		WL K+TI		Hö
162	6H	58,6	bPb7179		SL K		
163	6H	60,9	bPb3746		SFG S		
164	6H	65,2	bPb3487	SL S			
167	6H	72,7	bPb6721		SL S		
177	6H	136,1	bPb2304	KL K+S			
179	7H	0,5	bPb0108, bPb9729		SL TI		HA K
180	7H	2,2	bPb6868		WL K+TI		
185	7H	11,2 - 12,4	bPb6752, bPb5816, bPb4167		SFG S+TI		
186	7H	14,0	bPb5897		WTG S		
187	7H	16,2	bPb3718, bPb0179	KR S			
188	7H	16,8	bPb4634		WL+WTG K, WFG+SFG S		

Nr.	Chr	Pos	Marker	Keimlingstest	Sämlingstest	Feldexperiment	Folientunnelversuch
193	7H	50,3	bPb6821		WTG TI		
195	7H	65,9	bPb4541	WL K+S	WL K+S		
197	7H	82,6	bPb8956, bPb9753		WFG K, SFG+STG TI		
199	7H	84,8	bPb2097		SFG+STG K+TI	Wax	
200	7H	85,0	bPb1770, bPb7603			Lg	Ha S
207	7H	136,6	bPb7739	KL K			
211	7H	160,2 - 160,7	bPb4419, bPb3566		STG TI		

Merkmalsabkürzungen aus Tab. 2