

Metaphasen und Anaphasen. Bei 5000 r bemerkt man schließlich eine Unregelmäßigkeit in der Frequenz aller mitotischen Zellteilungsstadien (Fig. 6–7).

Literature

AGRELL, I.: A mitotic rhythm in the appearance of mitochondria during the early cleavages of the sea urchin embryo. *Exptl. Cell Res.* 8, 232–234 (1955). — ALOV, I. A.: Sutočnij ritm mitozov i vzajmotnošenija mježu rabotoj i djeljenijem kljetki. *Citologija* 4, 297–305 (1962). — ALOV, I. A., i KRASIL'NIKOVA: Sutočnije ritmy mitozov raznyh organov belyh myšej i krysv. *Doklady Akad. Nauk SSSR* 142, 933–935 (1962). — AMAND, W.: Mitotic inhibition and chromosome breakage induced in grasshopper neuroblasts by x-ray irradiation at known mitotic stages. *Radiation Res.* 5, 65–78 (1956). — BAL, A. K., and GROSS, P. R.: Mitosis and differentiation in roots treated with actepiomycin. *Science* 139, 584–584 (1963). — BEVILACQUA, B., and VIDAKOVIĆ, M.: Effect of gamma rays on the chromosomes of the somatic cells in *Picea abies* KARST. *Silvae Genetica* 12, 41–46 (1963). — BOGOJAVLENSKIJ, Ju. K.: Ob otsutstviji sutočnogo ritma mitozov v limfatičeskijh uzlah belyh krysv. *Doklady Akad. Nauk SSSR* 113, 428–429 (1957). — BURTON, M., KIRBY, J. S., and SMITH, J. L. MAGEE: Comparative Effects of Radiation. John Wiley, Inc., New York and London, 1960. — BRACHET, J., and MIRSKY, A.: The Cell. (Vol. III.) Academic Press, New York and London, 1961. — BRAUER, I.: Experimentelle Untersuchungen an Wurzelspitzenmitosen von *Vicia faba* L. *Planta* 36, 411–423 (1949). — DOBROHOTOV, V. N., BABJEJEVA, A. G., KURDJUMOVA, A. G.: O mitotičeskoj aktivnosti kljetok pječeni i naružnoj orbital'noj železi bjelyh krysv. *Doklady Akad. Nauk SSSR* 142, 458–461 (1962). — EMROVIĆ, B.: Skripta iz biometrike. Zagreb, 1956. — FADJEJEV, A. N.: O naruženiji kljetočnogo delenija pri poraženiji hristaljika lučami rentgena. *Citologija* 4, 193–200 (1962). — FRINDEL, E., KALHMAN, R., KAPLAN, S.: DNA synthesis and mitotic activity in bone marrow and mammary tumors of mice after X-irrad. *Radiation Res.* 19, 205 (1963). — FROIER, GELIN and GUSTAFSSON: The cytological response of polyploidy to x-ray dosage. *Botaniska Notiser* 1941, 199–215. — FRY, R. J. M., LESHER, S., and KOHN, H. I.: A method for determining mitotic time. *Exptl. Cell Res.* 25, 469–471 (1961). — HARTE, C.,

und ZINECKER-BRAUER, I.: Über das Mitoseverhalten in den Wurzelspitzen von *Vicia faba*. II. Analyse der Variabilität der Mitosehäufigkeit. *Chromosoma* 11, 463–478 (1960). — HOLLAENDER, A.: Radiation Biology. (Vol. I, Part 1, 2.) McGraw Hill Book Comp., New York, Toronto, London, 1954. — KARSTEN, G.: Über embryonales Wachstum und seine Tagesperiode. *I. Z. Bot.* 7, 1–24 (1915). — KARSTEN, G.: Über die Tagesperiode der Kern- und Zellteilung. *II. Z. Bot.* 10, 1–20 (1918). — KRASIL'NIKOVA, N. V.: O svjazi mježu funkcional'noj aktivnost'ju organa i sutočnim ritmom mitozov. *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 142, 1165–1167 (1962). — KÜSTER, E.: Die Pflanzenzelle. Jena, 1954. — KYPER, LIEBECQ-KUTTER, CHEVREMONT-COMIAIRE: Effect of x-rays on the mitotic activity and desoxyribonucleic acid content of fibroblasts cultivated. *Exptl. Cell Res.* 28, 459–479 (1962). — McLEISH, J.: Radiation sensitivity and the mitotic cycle in *Vicia faba*. *Nature* 175, 890–891 (1955). — MÜHLEMANN, H. R., MARTHALER, T., LOUSTALOR, P.: Daily variations in mitotic activity of adrenal cortex, thyroid and oral epithelium of the rat. *Proc. Soc. Exptl. Biol. and Med.* 90, 467–468 (1955). — ORLOVA, G. N.: The effect of x-rays on cell division in epithelium of mucous membrane of the tongue. *Citologija* 3, 67–74 (1961). — PRESCOTT, D. M.: Relations between cell growth and cell division. I. Reduced weight cell volume, protein content and nuclear volume of *Amoeba proteus* from division to division. *Exptl. Cell Res.* 9, 328–337 (1955). — READ, J.: The relation between cell division and cell death after irradiation. *Brit. Jour. Radiol.* 35, 218–219 (1962). — ROTTA, H.: Untersuchungen über tagesperiodische Vorgänge in Sproß- und Wurzelvegetationspunkten. *Planta* 37, 399–412 (1949). — SAVAGE, J. R. K., and EVANS, A. J.: The effect of 10W temperature on the mitotic cycle of root meristem cells of *Vicia faba*. *Exptl. Cell Res.* 16, 364–378 (1959). — SHARP, W. L.: Fundamentals of Cytology. London, 1943. — SHIRLEY, H.: The effects of x-irradiation on the length of the mitotic cycle in *Vicia faba* roots. *Exptl. Cell Res.* 11, 340–345 (1956). — THODAY, J. M.: Radiation-induced chromosome breakage, DNA synthesis and the mitotic cycle in root-meristem cells in *Vicia faba*. *New Phytol.* 53, 511–516 (1954). — VASIL'JEV, I. M.: Dejstvije ionizirujuščih izlučenij na rastenija. *Izdat. Akad. Nauk SSSR*, Moskva, 1962. — VIDAKOVIĆ, M.: Utjecaj gama-zraka na kljavost sjemena nekih konifera. *Sum. List* 7–8, Zagreb, 1960. — ZINECKER-BRAUER, I.: Über das Mitoseverhalten in den Wurzelspitzen von *Vicia faba*. I. Die Gesamtvariabilität der Mitosenhäufigkeiten. *Chromosoma* 5, 317–340 (1952).

Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen

I. Ein Modell für Konkurrenz zwischen Genotypen

Von K. STERN¹⁾

(Eingegangen am 15. 1. 1965)

In geschlossenen Pflanzenbeständen treten eine Anzahl von Variations- und Korrelationsursachen auf, deren Bedeutung zwar hinreichend bekannt ist, die aber bislang noch nicht befriedigend erfaßt werden können. Im folgenden soll als Beitrag für ein mehr vollständiges Modell hierfür versucht werden, die Konkurrenzbeziehungen zwischen verschiedenen Genotypen zu untersuchen. Wir gehen dabei zunächst von einer zufallspaarenden Population mit nur einem spaltenden Locus aus; Umweltabweichungen werden vernachlässigt. Das bedeutet jedoch keine Einschränkung des in seiner Anwendung ziemlich umfassenden Modells auf nur diesen Populationstyp. Abwandlung bzw. Verallgemeinerung ist hier wie bei den noch zu treffenden weiteren Einschränkungen möglich.

1. Genetische Varianz ohne Konkurrenz

Nehmen wir an, die in allen Pflanzenbeständen auftretenden Dichtstandseffekte könnten irgendwo ausgeschaltet und die genotypischen Werte der drei möglichen Genotypen unserer Population (direkt bestimmt werden; genetische Konkurrenzeffekte kämen ebenfalls nicht vor. Dann

könnte man die genetische Varianz der Population in der üblichen Weise erhalten:

Genotypen	Gen. Werte	Häufigkeiten
aa	—a	q ²
Aa	d	2pq
AA	a	p ²

Hierin stelle —a und +a die Abweichungen der Merkmalswerte der beiden Homozygoten von ihrem gemeinsamen Mittelwert dar und d den Abstand des Heterozygoten von eben diesem Mittelwert. Bezüglich weiterer Erklärungen wird auf die Literatur verwiesen, etwa auf KEMPTHORNE (1957) oder FALCONER (1960). p und q bezeichnen die Häufigkeiten der Allele A bzw. a. Es ist $p + q = 1$.

Das Mittel einer solchen Population wird erhalten zu

$$M = a(p - q) + 2dpq,$$

die Varianz zu

$$V_G = 2pq [a + d(q - p)]^2 + (2pqd)^2$$

2. Genetische Varianz, wenn jeweils zwei zufallsmäßig aus der Population ausge-

¹⁾ Forstliche Hochschule Stockholm, Genetisches Institut.

wählte Pflanzen unter sonst gleichen Bedingungen konkurrieren.

Dieser Fall, Konkurrenz zwischen je nur 2, sagen wir paarweise in Kulturgefäßen stehenden Pflanzen, dürfte in praxi kaum oder nur in Ausnahmefällen von Bedeutung sein. Wir betrachten ihn nur, um damit einen Ausgangspunkt zu gewinnen. Erkennt man je eine der beiden Pflanzen zufallsmäßig zum nicht zu messenden „Konkurrenten“, so erhält man einen 3×3 faktoriellen Versuch²⁾:

Pflanze	Konkurrent			Gen. Werte oder „Konkurrenzfähigkeit“
	aa q ²	Aa 2pq	AA p ²	
aa q ²	q ⁴ w ₀₀	2pq ³ w ₀₁	p ² q ² w ₀₂	q ² w _{0.} (-q ² a')
Aa 2pq	2pq ³ w ₁₀	4p ² q ² w ₁₁	2p ³ qw ₁₂	2pqw _{1.} (2pqd')
AA p ²	p ² q ² w ₂₀	2p ³ qw ₂₁	p ⁴ w ₂₂	p ² w _{2.} (p ² a')
„Konkurrenzwirkung“	q ² w _{.0} (-q ² b')	2pqw _{.1} (2pqe')	p ² w _{.2} (p ² b')	w _{..}

Die Werte w_{ij} bezeichnen hier also die phänotypischen Werte jeweils einer Pflanze vom Genotyp i, konkurrierend mit einer anderen vom Genotyp j. Vorangestellt wurden die Genotypen-Häufigkeiten und, daraus sich ergebend, die Häufigkeiten der Kombinationen ij.

Die Zeilenmittel, gewonnen unter Berücksichtigung der Häufigkeiten, werten wir entweder als Ausdruck für die „Konkurrenzfähigkeit“ der drei Genotypen, denn sie geben an, welchen phänotypischen Merkmalswert der betreffende Genotyp im Mittel zeigt, oder wir werten sie als mittlere genotypische Werte und bezeichnen sie dann in Anlehnung an die frühere Schreibweise mit -a', d' und a'.

Die Spaltenmittel hingegen spiegeln die mittlere „Konkurrenzwirkung“ der drei Genotypen wider³⁾, die wenn sie als genotypische Werte der Konkurrenzwirkung aufgefaßt werden, mit -b', e' und b' bezeichnet wurde.

Das Populationsmittel kann hier erhalten werden für die Konkurrenzfähigkeit zu

$$M' = a'(p-q) + 2d'pq$$

oder für die Konkurrenzwirkung zu

$$M' = b'(p-q) + 2e'pq.$$

Hieraus folgt

$$(a'-b')/(d'-e') = 2pq/(p-q)$$

Die genetische Varianz erhält man aus den Zeilenmitteln. Es ist

$$V_G = 2pq [a' + d'(q-p)]^2 + (2d'pq)^2$$

Die Konkurrenzvarianz kann in mehrere Komponenten zerlegt werden. So ist

$$V_W = 2pq [b' + e'(q-p)]^2 + (2e'pq)^2$$

die Varianz aus den Unterschieden der mittleren Konkurrenzwirkung der drei Genotypen. Weiter erhält man Varianzen für

additive Geneffekte für Konkurrenzfähigkeit \times additive Geneffekte für Konkurrenzwirkung,

additive Geneffekte für Konkurrenzfähigkeit \times Dominanz für Konkurrenzwirkung,

²⁾ Dieser faktorielle Versuch hat jedoch wenig gemeinsam mit der Planung von Konkurrenzversuchen als faktorielle Versuche wie zuerst bei CHRISTIAN and GREY (1941). Hier ist, in Anlehnung an COCKERHAM (1954) and ANDERSON and KEMPTHORNE (1954), faktorielle Genwirkung die Grundlage.

³⁾ Beide Bezeichnungen wurden in Anlehnung an HELGASSON and CHEBIB (1961) gewählt, die vorschlagen, competitive influence und competitive ability zu unterscheiden.

Dominanz für Konkurrenzfähigkeit \times additive Geneffekte für Konkurrenzwirkung,

Dominanz für Konkurrenzfähigkeit \times Dominanz für Konkurrenzwirkung.

Bzüglich der Ableitung dieser Varianzen unter Berücksichtigung der Genfrequenzen wird auf COCKERHAM (1954) verwiesen.

In der Literatur sind häufig Korrelationen zwischen genotypischen Werten und Konkurrenzfähigkeit o. dgl. erörtert worden (SAKAI 1955, 1961). Diese Frage hat offenbar nur Sinn, wenn man den genotypischen Wert anders definiert, als wir es getan haben, etwa als Merkmalswert des Genotyps bei Konkurrenz mit Pflanzen gleichen Genotyps (SAKAI 1955). Wäre das möglich, so würde diese Korrelation die der -a, d, +a mit den -a', d', a' sein. Weiter würde es eine Korrelation zwischen den ersteren und den -b', e', b' geben, die als Korrelation zwischen genotypischen Werten und Konkurrenzwirkung aufzufassen wäre, und schließlich die zwischen den -a', d', a' und -b', e', b' als Korrelation zwischen Konkurrenzfähigkeit (und in unserem System auch genotypischen Werten) einerseits und Konkurrenzwirkung andererseits.

Die „Heritabilität“ im engeren wie im weiteren Sinne kann auch hier als Anteil der genetischen (additiv-genetischen oder additiv + Dominanz) an der Gesamtvarianz berechnet werden. Doch hat sie offenbar als Voraussage für Korrelationen zwischen Eltern und Nachkommen nur dann einen Sinn oder ist nur dann ohne größeren Fehler, wenn Eltern und Nachkommen in sehr ähnlichen Populationen betrachtet werden (HANSON 1961).

3. Genetische Varianz, wenn jeweils 3 oder mehr zufallsmäßig ausgewählte Pflanzen konkurrieren.

Jede Pflanze wird hierbei als von Konkurrenten umgeben vorgestellt, die nach bestimmtem Pflanzmuster um sie gruppiert sind, und die alle gleichen Abstand von der Pflanze haben und damit vermutlich ähnliche Konkurrenzchancen. Es sollen zwei Fälle betrachtet werden, die vollständige Lösung, die bei N Konkurrenten einen N + 1-faktoriellen Versuchsplan ergibt, und eine zweite Lösung, bei der man davon ausgeht, daß bestimmte Interaktionsvarianzen fehlen (SAKAI 1955).

31. Vollständige Lösung.

Mit hochgesetzten Großbuchstaben wird im folgenden die Zahl der Konkurrenten bezeichnet. Diese sind numeriert entsprechend der Lage ihrer Pflanzstelle zu der der zu betrachtenden Pflanze, z. B. bei vier Konkurrenten

$$\begin{matrix} 3 \\ 2 + 4 \\ 1 \end{matrix}$$

Die Stellung eines Konkurrenten kann bei Waldbäumen maßgebend für den Lichtenzug sein; deshalb ist ihre Berücksichtigung sicherlich in manchen Fällen gerechtfertigt. Weiter kann die Stellung der Konkurrenten zueinander und damit deren gegenseitige Beeinträchtigung eine Rolle spielen.

Bezeichnen wir die Randmittel für den ersten Faktor (die Pflanze selbst) nun mit

$$w_{i \dots}^N$$

und nehmen wir wieder an, daß sie die Basis für die Schätzung der genotypischen Werte bilden, dann ist das Populationsmittel wieder

$$M^N = a^N(p-q) + 2d^Npq$$

und die genetische Varianz

$$V_G^N = 2pq [a^N + d^N(p-q)]^2 + (2pqd^N)^2$$

Wenn die Position der Konkurrenten eine Rolle spielt, muß es N mittlere Konkurrenzwirkungen der Genotypen geben, die aus den

$$\begin{matrix} w_{.i\dots}^N \\ w_{.i\dots}^N \text{ usf.} \end{matrix}$$

zu schätzen sind. Entsprechend gibt es N Komponenten der Varianz für mittlere Konkurrenzwirkung, alle vom Typ

$$V_W^N = 2pq [b^N + e^N(p-q)]^2 + (2e^Npq)^2$$

Zur Kennzeichnung der verschiedenen Interaktionsvarianzen führen wir ein die Indices A für Linearität der Genwirkung an der Pflanze, D für Dominanzeffekte an der Pflanze, B für Linearität der Konkurrenzwirkung eines Konkurrenten, E für Dominanz der Konkurrenzwirkung. Dann kann die Interaktionsvarianz wie folgt zusammengesetzt vorgestellt werden:

$$V_I = V_{AB} + V_{AE} + V_{DB} + V_{DE} + V_{ABB} + V_{DBB} + V_{ABE} + \dots \text{ usf.}$$

So ist eine vollständige Aufteilung auch dieser Interaktionsvarianz möglich.

32. Vereinfachtes Modell.

Hierbei wird davon ausgegangen, daß die Stellung der Konkurrenten zur Pflanze und zueinander keine Rolle spielt, und daß der Gesamteffekt der Gruppe von Konkurrenten eine lineare Kombination der mittleren Konkurrenzwirkung der Nachbarn ist (SAKAI 1955, 1961). Damit entfallen die meisten Komponenten der Interaktionsvarianz.

Hierfür nehmen wir zunächst an, daß es genotypische Werte der drei Genotypen gibt, die unter den mittleren Dichtstandsbedingungen des Versuchs gelten sollen. Sie werden mit $-a^N$, d^N und a^N bezeichnet. Weiter soll es einen Satz von Größen x_{ij}^N geben, welche die Abweichungen von den drei genotypischen Werten messen, die auftreten, wenn ein Konkurrent vom Genotyp j neben einer Pflanze vom Genotyp i steht. Dann kann die folgende Tafel aufgestellt werden:

Pflanze	Konkurrent			
	aa	Aa	AA	
aa	$-a^N + x_{00}^N$	$-a^N + x_{01}^N$	$-a^N + x_{02}^N$	$-a^N + x_0^N$
Aa	$d^N + x_{10}^N$	$d^N + x_{11}^N$	$d^N + x_{12}^N$	$d^N + x_1^N$
AA	$a^N + x_{20}^N$	$a^N + x_{21}^N$	$a^N + x_{22}^N$	$a^N + x_2^N$
	$d^N/3 + x_{.0}^N$	$d^N/3 + x_{.1}^N$	$d^N/3 + x_{.2}^N$	

Wenn, wie bei SAKAI, die genotypischen Werte als bekannt gelten können, entsprechen die x_{ij}^N etwa den im Absatz 1 verwendeten w_{ij} . Die vereinfachenden Annahmen haben dazu geführt, daß unser Modell auf das eines 3²-faktoriellen Versuchs zurückgeführt wurde.

SAKAI hat nun noch eine weitere Vereinfachung vorgenommen. Er unterstellt, daß der Gewinn oder Verlust der Pflanze durch Konkurrenz mit einer anderen jeweils durch

Verlust oder Gewinn des Konkurrenten ausgeglichen würde. Daraus würde folgen

$$x_{ij}^N = -x_{ji}^N$$

und weiter

$$x_{.i}^N = -x_{.i}^N$$

Unter dieser Voraussetzung wäre dann auch der mittlere Ertrag des Mischanbaus von je zwei Genotypen gleich dem Mittel aus den Reinanbauten der beiden, z. B.:

$$(-a^N + x_{00}^N + d^N + x_{11}^N)/2 = (-a^N + d^N)/2$$

$$(-a^N + x_{01}^N + d^N + x_{10}^N)/2 = (-a^N + d^N)/2$$

weil die Konkurrenzabweichungen im ersten Fall beide Null sind und im zweiten Fall zu Null addieren.

Diese Annahme ist indessen nicht immer richtig (wegen der oft beobachteten Abweichungen); es ist deshalb sicherer, nach anderen Wegen zur Schätzung der genotypischen Werte zu suchen und wenigstens die Annahme zu 0 addierender reziproker x_{ij} aufzugeben.

Es liegt nahe, wieder mit den Randmitteln zu arbeiten, sie als Schätzwerte für genotypische Werte und mittlere Konkurrenzwirkung aufzufassen. Man kommt dann zu einem 3²-faktoriellen Versuch wie in Absatz 1, jedoch werden die 9 Elemente, hier mit w_{ij}^N bezeichnet, auf andere Weise hergeleitet werden müssen, da sie mittlere Effekte konkurrierender Genotypen innerhalb einer ganzen Gruppe von Konkurrenten bezeichnen. Die Zusammensetzung dieser Gruppen zu je N Konkurrenten ist gegeben durch

$$(p^2AA + 2pqAa + q^2aa)^N,$$

und, mit Hinblick auf den i-ten Genotyp die Verteilung der w_{ij}^N , durch

$$(p^2w_{i2}^N + ppw_{i1}^N + q^2w_{i0}^N)^N.$$

Hieraus folgt der Satz von Gleichungen zur Bestimmung der w_{ij}^N , die in die 3 × 3 Tafel einzusetzen sind, z. B. für N = 2:

- (1) $p^4(2w_{12}^{II'})$
- (2) $4p^3q(w_{12}^{II'} + w_{11}^{II'})$
- (3) $2p^2q^2(w_{12}^{II'} + w_{10}^{II'})$
- (4) $8p^2q^2(w_{11}^{II'})$
- (5) $4pq^3(w_{11}^{II'} + w_{10}^{II'})$
- (6) $q^4(2w_{10}^{II'})$

Hieraus können die Konkurrenzabweichungen selbst abgeleitet werden, und es kann auch geprüft werden, ob die Annahme additiven Zusammenwirkens derselben zutrifft oder nicht. Letzteres z. B. aus der Forderung, es sei

$$(1)/p^4 + (4)/8p^2q^2 = (2)/4p^3q \text{ usf.}$$

Zusammenfassend können wir hier feststellen, daß

- a) SAKAIS etwas willkürliche Methode zur experimentellen Direktbestimmung der genotypischen Werte eigentlich nicht notwendig ist,
- b) die anderen von ihm eingeführten Vereinfachungen im wesentlichen den Erfolg gehabt haben, einen 3^{N+1}-faktoriellen Versuchsplan in einen 3²-faktoriellen umzuwandeln, in dem es nun wiederum nur noch je einen Satz von „Konkurrenzfähigkeiten“ oder genotypischen Werten und „Konkurrenzwirkungen“ gibt, je mit li-

nearen und Dominanzwirkungen und allen Interaktionen zwischen beiden, d. h. nur 4 Interaktionen gegenüber einer großen Zahl beim 3^{N+1} -faktoriellen Versuch, c) die Möglichkeit besteht, von Fall zu Fall das Zutreffen der vereinfachenden Voraussetzungen zu prüfen.

4. Erweiterung auf geschlossene Pflanzenbestände.

Wir betrachten wiederum nur den einfachsten Fall, Konkurrenz in einer Reihe, und nehmen an, daß SAKAIS Vereinfachung zutrifft. Darüber hinaus wird angenommen, daß nur direkte Nachbarn konkurrieren und daß die Konkurrenzwirkung jeder Pflanze auf den 1. Nachbarn unabhängig von der ihres 2. Nachbarn ist. Die Pflanzstellen in der Reihe seien numeriert:

$$1 \ 2 \ 3 \ \dots \ (R-1) \ R \ (R+1) \ \dots$$

Gefragt ist nach der Zusammensetzung der Kovarianz direkter Nachbarn:

$$\begin{aligned} E[\text{Kov}(R), (R+1)] &= E\left[\left(c_{(r)}^{\text{II}'} + x_{(r)}^{\text{II}'}(r-1) + x_{(r)}^{\text{II}'}(r+1)\right) \cdot \left(c_{(r+1)}^{\text{II}'} + x_{(r+1)}^{\text{II}'}(r) + x_{(r+1)}^{\text{II}'}(r+2)\right)\right] \\ &= E\left(c_{(r)}^{\text{II}'} c_{(r+1)}^{\text{II}'}\right) + \\ &+ E\left(c_{(r)}^{\text{II}'} x_{(r+1)}^{\text{II}'}(r)\right) + E\left(c_{(r+1)}^{\text{II}'} x_{(r)}^{\text{II}'}(r+2)\right) + \\ &+ E\left(c_{(r+1)}^{\text{II}'} x_{(r)}^{\text{II}'}(r-1)\right) + E\left(c_{(r+1)}^{\text{II}'} x_{(r)}^{\text{II}'}(r+1)\right) + \\ &+ E\left(x_{(r)}^{\text{II}'}(r-1) x_{(r+1)}^{\text{II}'}(r)\right) + E\left(x_{(r)}^{\text{II}'}(r-1) x_{(r+1)}^{\text{II}'}(r+2)\right) + \\ &+ E\left(x_{(r)}^{\text{II}'}(r+1) x_{(r+1)}^{\text{II}'}(r)\right) + E\left(x_{(r)}^{\text{II}'}(r+1) x_{(r+1)}^{\text{II}'}(r+2)\right) \end{aligned}$$

Die Größen c_r usw. stehen hier für die genotypischen Werte $-a$, d , $+a$, welche die r -te Pflanze in der Reihe haben kann.

Betrachten wir nun die einzelnen Kovarianzen, in welche die Gesamtkovarianz aufgeteilt wurde:

- (1) stellt die Kovarianz der genotypischen Werte dar. Diese ist Null in zufallspaarenden Populationen und bei zufallsmäßiger Verteilung der Pflanzen auf die Pflanzplätze, sie wird jedoch verschieden von Null bei parzellenweiser Pflanzung von Familien in Züchtungsversuchen.
- (2) und (5) haben auch in zufallspaarenden Populationen und bei zufallsmäßiger Verteilung der Individuen auf die Plätze von Null verschiedene Erwartungen, wenn genotypische Werte und Konkurrenzwirkung der Genotypen korreliert sind, bei familienweiser Pflanzung auch dann, wenn dies nicht der Fall ist.
- (3) und (4) haben von Null verschiedene Erwartungen nur bei familienweiser Pflanzung.
- (6) und (9) sind in zufallspaarenden Populationen von Null verschieden, wenn $x_{i,i}^{\text{II}'}$ und $x_{i,i}^{\text{II}'}$ korreliert sind; für (8) gilt das gleiche, doch ist hier gegebenenfalls noch SAKAIS Annahme $x_{ij}^{\text{II}'} = -x_{ji}^{\text{II}'}$ zu beachten. Die hier entstehende Korrelation sollte dann stets negative Werte annehmen.
- (7) dürfte nur bei familienweiser Pflanzung von Null verschiedene Werte annehmen.

Man stellt fest, daß die Konkurrenzkorrelationen zwischen benachbarten Pflanzen schon in diesem einfachsten Fall von erheblicher Komplexität sind, und daß sie mit-

bestimmt werden von der Verteilung der Pflanzen auf die Plätze. Letzteres ist natürlich die Ursache u. a. für die betrüblichen Folgen der Konkurrenz für Auslese in spalten-den Generationen von Selbstbefruchtern (WIEBE *et al.* 1961).

Betrachten wir nun noch die Korrelation einer Pflanze mit ihrem um zwei Pflanzabstände entfernten Nachbarn. Beide haben den dazwischenstehenden Konkurrent gemeinsam.

$$\begin{aligned} E[\text{Kov}(R), (R+2)] \\ = E\left[\left(c_{(r)}^{\text{II}'} + x_{(r)}^{\text{II}'}(r-1) + x_{(r)}^{\text{II}'}(r+1)\right) \cdot \left(c_{(r+2)}^{\text{II}'} + x_{(r+2)}^{\text{II}'}(r+1) + x_{(r+2)}^{\text{II}'}(r+3)\right)\right] \end{aligned}$$

Nur die Komponente

$$E\left(x_{(r)}^{\text{II}'}(r+1) x_{(r+2)}^{\text{II}'}(r+1)\right)$$

wird, zufallspaarende Populationen mit zufallsmäßiger Verteilung auf die Pflanzstellen vorausgesetzt, einen von Null verschiedenen Wert annehmen. Die beiden Pflanzen sind über $x_{i,i}^{\text{II}'}$ korreliert, durch die mittlere Konkurrenzwirkung des gemeinsamen Nachbarn.

Bei parzellenweiser Pflanzung können natürlich auch andere Korrelationen hinzukommen. In ähnlicher Weise können die Kovarianzen benachbarter Pflanzen auch für mehr komplexe Situationen aufgliedert werden. Wir haben damit auch die Möglichkeit gefunden, MATÉRNS (1960) Korrelationsfunktionen für konkurrierende Nachbarn in Pflanzenbeständen aufzulösen, wie hier zunächst nur für einfachste Fälle von Konkurrenzwirkung verschiedener Genotypen gezeigt wurde.

5. Schlussbemerkung

Erweiterungen des faktoriellen Modells für Konkurrenz zwischen Genotypen sind möglich. Sie werden später gegeben werden. Daß die Anwendung dieses Modells für praktisch orientierte Versuche auch mit Fremdbefruchtern möglich ist, dürfte schon aus den vorstehenden Ausführungen klar geworden sein. Den Forstwissenschaftler interessieren in diesem Zusammenhang zunächst wohl am meisten Konkurrenzversuche im Zusammenhang mit Durchforstungsmaßnahmen und Nachkommenschaftsprüfungen. Bezüglich der letzteren ist vor allem die Feststellung interessant, daß nicht nur die mittleren genotypischen Werte der Familien, sondern auch Konkurrenzkorrelationen die Unterschiede zwischen Familienmitteln bedingen können (STERN 1960).

Zusammenfassung

Wenn man Konkurrenzfähigkeit und Konkurrenzwirkung der Genotypen eines Pflanzenbestandes als quantitative Merkmale auffaßt, können die aus Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen entstehenden Varianzen als Varianzen eines faktoriellen Versuchs erklärt werden. Aus genotypischen Konkurrenzeffekten entstehende Kovarianzen benachbarter Pflanzen können bei Verwendung des gleichen Modells in ihre Bestandteile zerlegt werden.

Summary

Competitive ability and competitive influence of different genotypes in a stand of competing plants are quantitative and heritable characters. The variance resulting from competition between different genotypes then can be partitioned following a factorial plan. Covariances between neighbouring plants can be divided in a similar manner.

Literatur

ANDERSON, V. L., and KEMPTHORNE, O.: A model for the study of quantitative inheritance. *Genetics* 39, 883—898 (1954). — CHRISTIAN, C. S., and GREY, S. G.: Interplant competition in mixed wheat populations and its relation to single plant selection. *J. Council. Sci. Ind. Res. (C'with. Austr.)* 14, 59—68 (1941). — COCKERHAM, C. C.: An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariances among relatives when epistasis is present. *Genetics* 39, 859—882 (1954). — FALGONER, D. S.: Introduction to quantitative genetics. Ronald Press, New York 1960. — HANSON, W. D.: Heritability. In: *Stat. Gen. and Plant Breeding*. Nat. Acad. Sci., Nat. Res. Council. Publ. 982, 125—140 (1961). — HELGASSON, S. B., and CHEBIB, F. S.: A mathematical interpretation of interplant com-

petition effects. In: *Stat. Gen. and Plant Breeding*. Nat. Acad. Sci., Nat. Res. Council. Publ. 982, 535—545 (1961). — HINSON, K., and HANSON, W. D.: Competition studies in soybean. *Crop Sci.* 2, 117—123 (1962). — MATÉRN, B.: Spatial variation. *Medd. Stat. Skogsf. Inst., Stockholm*, 4, H. 5, 1960. — SAKAI, K.-I.: Competition in plants and its relation to selection. *Cold Spring Harbor Symp. Qu. Biol.* 20, 137—157 (1955). — SAKAI, K.-I.: Competitive ability in plants: Its inheritance and some related problems. In: *Mech. in biol. comp., Symp. Soc. Exp. Biol.* 15, 245—263 (1961). — STERN, K.: Plusbäume und Samenplantagen. J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a. M. 1960. — WIEBE, G. A., PETR, F. C., and STEVENS, H.: Interplant competition between barley genotypes. In: *Stat. Gen. and Plant Breed.* Nat. Acad. Sci., Nat. Res. Council. Publ. 982, 546—557 (1961).

Systematic Lay-outs for Seed Orchards

By MACIEJ M. GIERTYCH

Institute of Dendrology and Arboretum

Kórnik nr. Poznań, Poland

(Received for publication October 25, 1964)

So far most seed orchards have been planted out by research workers or in close cooperation with them. However seed orchard establishment is now becoming a standard silvicultural practice. More and more the practical forester has to deal with the problem and often without a permanent help of a research officer. The result of this is that a simplification is needed of the procedures. One of the difficulties that has always required the help of a mathematically minded forest geneticist, was the preparation of the actual lay-out of the seed orchard, such that the thinnings are predetermined and the scatter of clones assured both before and after the thinning.

A few years back this topic was dealt with in *Silvae Genetica*. The relative merits were discussed of square and triangular planting, of systematic, random and balanced scatters of clones, and the feasibility of compromising balanced scatters with randomness for statistically valid comparisons of clones (LANGNER 1953, LANGNER and STERN 1955). The net conclusions of these papers were, that a triangular planting has a slight theoretical advantage over square planting, that each seed orchard requires its own special lay-out, depending on the number of clones, number of grafts per clone and size and shape of the available ground, best made by a random distribution of individual trees followed by transpositions to obtain a balanced clone scatter, and that when clone comparison is also needed the complex lay-out of a FISHER randomised block needs to be employed. These conclusions, though certainly valid theoretically have not met with universal acceptance in practice. Most of the seed orchards that I have had the opportunity of seeing throughout Europe use a square planting and a balanced mixture of single trees rather than a FISHER block design.

The square planting is simpler in practice since it follows the standard planting experiences of foresters, and since it provides an easier access for cultivation machinery. Furthermore, if thinnings are contemplated it is only after 75% of the triangular plantation are removed that the spacing will again reach a balanced state. Such heavy thinning can only be conceived as gradual, and in the intervening period the original advantages of the triangular planting will be lost. The square planting permits thinnings of 50% while maintaining the balanced spacing and clone scatter.

A systematic arrangement of clones will suffer from two obvious disadvantages. One is, that the clones cannot be subjected to statistically valid comparisons. The second disadvantage is that always the same clones will surround all the representatives of a given clone. This will tend to reduce variability within the progeny of a single clone.

On the other hand the systematic arrangement has several advantages. First of all it is much easier to lay out, once standards are prepared, and simplicity is an important practical consideration. Secondly it provides the best theoretically possible scatter for a given number of clones, both in the original planting and after thinnings. Thirdly the quality of the seed from any representative of the same clone is likely to be similar in view of its neighbours being the same. And finally, if it becomes necessary to collect seed or cones individually for each clone it will be a lot easier to locate the representatives of a given clone if they are arranged systematically.

The argument about need for random distribution to compare clones has perhaps been overstressed. It is now a common practice to evaluate clones from full-sib crossings, which require controlled pollinations in any case. When one has to compare productivity of the different clones it is possible to select randomly a few representatives from each clone. Thus the bias due to site variability will be eliminated. I believe therefore that advantages of a systematic clone scatter in a seed orchard seem to outweigh the disadvantages. It is the aim of this paper to present standards for a systematic distribution such that would be easy in utilization by professional foresters and that would guarantee optimal scatter of clones.

Method

In working out the standards for a systematic distribution of clones, the following three basic requirements were specified: — (1) The proposed lay-out has to be extensible in all directions by repetition of the same basic sequence. This will make the standards independent of size and shape of the available area. — (2) The scatter of clones has to be such as to provide maximum isolation between representatives of the same clone. — (3) Thinnings have to be pre-designed in such a fashion so as to maintain an optimal clone scatter.