

to variation within each tree. Correlation matrices for total height and for annual shoot elongation were presented. Correlation of total height with age 11 exceeded 0.8 after age 5. Correlations of measurements of annual shoot elongation were generally low. The implications of the results for early progeny test evaluation were discussed.

### Literature Cited

- CALAHAM, R. Z., and DUFFIELD, J. W.: Heights of selected ponderosa pine seedlings during 20 years. (In Proc. For. Gen. Workshop). Southern For. Tree Imp. Comm. pp. 10–13 (1962). — CAMPBELL, R. K.: Phenotypic variation and some estimates of repeatability in branching characteristics of Douglas-fir. *Silvae Gen.* 10, 109–118 (1960). — DUFF, G. H., and NOLAN, N. J.: Growth and morphogenesis in Canadian forest species. III. The time scale of morphogenesis at the stem apex of *Pinus resinosa* Ait. *Can. Jour. Bot.* 36, 687–706 (1958). — FALCONER, D. G.: Introduction to quantitative genetics. Ronald Press Co., New York, Chapter 8 (1960). — FOWLER, D. P.: Effects of inbreeding in red pine *Pinus resinosa* Ait. Unpublished Ph. D. Dissertation, Yale University, 164 pp. (1963). — FRIESNER, R. C., and JONES, J. J.: Correlation of elongation in primary and secondary branches of *Pinus resinosa*. *Butler Univ. Bot. Studies* 10, 119–128 (1952). — KOZLOWSKI, T. T., and WARD, R. C.: Seasonal height growth of conifers. *For. Sci.* 3, 61–66 (1957). — LEGAULT, C. R., and TOUCHBERRY, R. W.: Heritability of birth weight and its relationship with production in dairy cattle. *Jour. Dairy Sci.* 44, 1226–1233 (1962). — LESTER, D. T., and BARR, G. R.: Provenance and progeny tests in red pine. *For. Sci.* 11, 327–340 (1965). — LUSH, J. L., and ARNOLD, F.: Differences between records, real productivity, and breeding values of dairy cows. *Jour. Dairy Sci.* 20, 440–441 (1937). — MOTLEY, J. A.: Correlation of elongation in white and red pine with rainfall. *Butler Univ. Bot. Studies* 9, 1–8 (1949). — STEEL, R. G. D., and TORRIE, J. H.: Principles and procedures of statistics. McGraw-Hill Co., New York, Chapter 10 (1963). — VAN VLECK, L. D., and HENDERSON, C. R.: Estimates of genetic parameters of some functions of part lactation milk records. *Jour. Dairy Sci.* 44, 1073–1083 (1961). — WILDE, S. A.: Relationships between the height growth, the 5-year intercept, and site conditions of red pine plantations. *Jour. For.* 62, 245–248 (1964).

## Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen

### II. Phänotypische Korrelationen zwischen Bäumen in gleichaltrigen Kiefern- und Fichtenbeständen und den sie umgebenden Gruppen von Konkurrenten

Von K. STERN, Schmalenbeck

(Eingegangen am 15. 4. 1965)

#### I. Problemstellung

In einer früheren Untersuchung (STERN 1965) war versucht worden, die Grundlagen für Versuche über Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Waldbeständen abzuleiten. Dabei hatten sich recht komplexe Verhältnisse abgezeichnet, die nichtsdestoweniger die Konstruktion der Fragestellung gerecht werdender Versuchspläne zulassen. In der vorliegenden Arbeit sind nun erste Versuche zusammengefaßt, die aus Konkurrenz zwischen Bäumen in gleichaltrigen Reinbeständen entstehenden Verteilungsmuster zu beschreiben. Hierfür steht Material der schwedischen forstlichen Versuchsanstalt und der hessischen forstl. Versuchsanstalt zur Verfügung, das uns liebenswürdigerweise von Herrn Prof. Ch. CARBONNIER, Stockholm, und Herrn Oberforstrat Dr. R. SCHMITT, Gießen, überlassen wurde. Die umfangreichen Rechenarbeiten wurden beim Rechenzentrum der Universität Hamburg auf dessen „Telefunkengerät 4“ ausgeführt.

Das Ziel dieser Untersuchung ist es einmal, die Veränderung des Verteilungsmusters der Bäume in gleichaltrigen Beständen in Abhängigkeit vom Alter zu beschreiben. Daneben kann aber auch der Einfluß der Durchforstung auf das Verteilungsmuster aus den Ergebnissen abgelesen werden, da in jedem der 6 Versuchsbestände Parallelflächen mit mindestens 3 verschiedenen Durchforstungsarten bzw. -graden vorlagen, wenn auch nicht überall die gleichen. Weiter ist es möglich, die Verhältnisse bei zwei biologisch so verschiedenen Baumarten wie Kiefer und Fichte zu vergleichen. Die forstgenetische Zielsetzung ist es schließlich, eine erste Schätzung des Anteils der Konkurrenzvarianz an der phänotypischen Varianz der Massenleistung der Bäume (hier gemessen durch Stammgrundfläche oder Durchmesser in Brusthöhe) zu gewinnen. Diese Fragestellung wird auch in anderen zur Zeit laufenden Versuchen mit einer verbesserten Methode untersucht. Das Interesse der Forstgenetik an gerade dieser Frage resultiert aus der Tatsache, daß Konkurrenzvarianz ebenso zu behandeln ist wie

„Fehlervarianz“. Das heißt, sie verschleiert die genetisch bedingten Leistungsdifferenzen zwischen den Bäumen und erschwert so die Einschätzung des Zuchtwertes o. dgl. der vom Züchter auszulesenden „besten“ Bäume.

Zum besseren Verständnis der angewandten Methode und der mit ihrer Hilfe gewonnenen Ergebnisse sei zuvor erklärt, was unter einem „Bestand“ verstanden werden soll. Wir gehen davon aus, daß ein Pflanzenbestand nicht eine Ansammlung in ihrer Entwicklung unabhängiger Individuen ist, sondern daß zumindest benachbart aufwachsende Pflanzen sich gegenseitig beeinflussen. Das ist in vielen Versuchen nachgewiesen worden und bedarf keiner weiteren Erläuterung. Zur Kennzeichnung eines solchen Bestandes benötigt man dann mindestens die folgenden statistischen Maßzahlen (es sind erheblich mehr, wenn man auch ökonomische Gesichtspunkte berücksichtigen will):

1. die mittlere Leistung des Individuums,  $\bar{y}$ ,
2. die Standardabweichung der Verteilung der  $y$ ,  $\sigma_y$ , unter der Voraussetzung normaler Verteilung der  $y$ , andernfalls müssen weitere, die Verteilung charakterisierende Statistiken eingeführt werden,
3. die Zahl der Individuen je Flächeneinheit,  $n$ ,
4. den mittleren Abstand zwischen Nachbarn,  $d$ ,
5. die Standardabweichung der Verteilung dieser Abstände,  $\sigma_d$ ,
6. die Korrelation zwischen benachbarten Individuen und zwar
  - a) deren positiven Teil, der aus Variation der Bodenqualität auf der Fläche resultiert (benachbarte Pflanzen halben im Durchschnitt mehr ähnliche Bodenverhältnisse) und
  - b) ihren negativen Anteil, der aus Konkurrenz zwischen benachbarten Bäumen um irgendwelche Nährstoffe, um Licht, Wasser o. dgl. resultiert.

Daneben mag es eine gegenseitige positive Beeinflussung der Nachbarn geben, die wir jedoch nicht getrennt einschätzen können. Auch die Trennung der beiden obenge-

nannten Korrelationsursachen ist nur näherungsweise und unvollständig möglich.

Wird ein Bestand durchforstet, so bestimmen natürlich Art und Stärke der Durchforstung das Verteilungsmuster der Individuen über den Bestand mit, dessen Ausdruck die Korrelationen zwischen Nachbarn sind, mit denen wir uns im folgenden auseinanderzusetzen haben. Wir haben damit schon vier Korrelationsursachen, und es ist leicht einzusehen, wie schwierig infolgedessen die Interpretation bzw. die Aufteilung der doch immer nur als Brutto-Korrelation zu messenden Korrelation zwischen Nachbarn ist.

## II. Methode

Bei der Wahl des Verfahrens bzw. biometrischen Modells, mit dessen Hilfe das Verteilungsmuster der Bäume im Bestand beschrieben werden soll, waren im wesentlichen die von MATÉRN (1960) hierzu geäußerten Gedanken maßgebend. Es sollte eine Korrelationsfunktion gefunden werden, mit deren Hilfe das Verteilungsmuster beschrieben werden kann. Nach MATÉRN (1960) kann man sich die Konkurrenzeffekte eines bestimmten Baumes vorstellen als in Art einer gedämpften Sinusfunktion verlaufend: Der nächste Nachbar eines herrschenden Baumes z. B. wird unterdrückt; als Folge davon wird der übernächste Nachbar begünstigt usf. Im Bestand sind diese Relationen jedoch in drei Dimensionen zu sehen, und es kommt hinzu, daß sich die Korrelationsfunktionen vieler Bäume überlagern. Infolgedessen kann man kaum hoffen, mehr als eine durchschnittliche Korrelation über den ganzen Bestand als Kennzeichen des Verteilungsmusters zu finden, wenn man mit einigermaßen anschaulichen Abhängigkeitsmaßen arbeiten will, wie sie in der Korrelationsrechnung üblich sind.

STENEKER und JARVIS (1963) haben versucht, die Korrelationskoeffizienten zwischen der Wachstumsleistung eines bestimmten Baumes einerseits und der Gruppe umgebender Konkurrenten andererseits hierfür einzusetzen. Ähnliche Rechnungen sind von JOHNSSON (1931), ANDERSSON und BÄRRING (1963) und KENNEL (1964) ausgeführt worden, doch stand im Mittelpunkt aller dieser Untersuchungen das Problem der Beeinflussung des Zuwachses einzelner Bäume über einen gegebenen Zeitabschnitt durch die Gruppe von Konkurrenten.

Hierbei entsteht natürlich die Frage, welche Merkmale der Konkurrenten man als konkurrenzbestimmend ansehen soll. Die genannten Autoren haben im einzelnen verschiedene Lösungen gefunden, sie stimmen jedoch darin überein, daß man vor allem dem Lichtentzug im Kronenraum Rechnung tragen muß und infolgedessen damit zusammenhängende Merkmale zu erheben hat, wie Kronengröße, Abstand usw. Natürlich gibt es daneben Konkurrenz- (und Kooperations-)Relationen, die man nicht mit einfachen Mitteln oder überhaupt nicht messen kann. Bezuglich eingehender Diskussionen dieser Verhältnisse im generellen Rahmen sei auf das Symposium 1961 der Soc. Exp. Biol., Cambridge, verwiesen.

Außerdem ergeben sich bei der Deutung der Ergebnisse Schwierigkeiten, etwa bei der Deutung des Grades der ermittelten Korrelationen oder der durch sie erklärt Varianz. Es ist schwer, Ursache und Wirkung auseinanderzuhalten und den Einfluß bestimmter, bei der Konkurrenz mitwirkender Merkmale getrennt einzuschätzen (wegen der hohen Interkorrelationen der Merkmale). Schließlich ist es ohne geplante Versuche ganz unmöglich, die den Forstgenetiker vor allem interessierende Frage zu klären, wieviel von der durch Konkurrenz verursachten Varianz aus Um-

weltdifferenzen und wieviel aus genotypischen Unterschieden im Konkurrenzverhalten der Bäume erklärt sein mag. Diese letzte Frage wird besonders durch die ausgeprägten Interaktionen zwischen Umweltabweichungen und genotypischen Effekten kompliziert, wie sie etwa CHRISTIAN und GREY (1941) gefunden haben.

Unter diesen Umständen bleibt uns in diesem Teil der Untersuchung kaum etwas übrig, als uns auf die Feststellung des Verteilungsmusters zu beschränken und zu versuchen, daraus einige Hinweise auf die Lösung der uns interessierenden Fragen abzuleiten. Dabei bleibt natürlich viel Platz für subjektive Auslegungen oder Gewichtungen.

Auf allen Versuchsflächen wurden in Abständen von meist je 5 Jahren die Durchmesser in Brusthöhe gemessen und einzelbaumweise verbucht. Die Stämme waren nummeriert und jeder Bestand kartiert worden. Es ist anzunehmen, daß eine gute Korrelation zwischen dem Durchmesser eines Baumes zu seiner Höhe und Kronengröße besteht und damit auch zu seinem Konkurrenzefluß durch Lichtentzug auf seine Nachbarn. Insofern kann der Durchmesser oder die daraus abzuleitende Stammgrundfläche als mit der Konkurrenzwirkung korrelierte Größe gelten. Aus der Bestandeskarte können außerdem auch die Abstände der Bäume voneinander entnommen werden. Für die Rechnung wurden infolgedessen die Koordinaten der Bäume aus der Bestandeskarte und die zu den verschiedenen Zeiten gemessenen Durchmesser in das Rechengerät eingegeben. Dieses hatte dann zunächst die einzelnen Bäume aufzurufen, ihre Nachbarn innerhalb des angegebenen Umkreises auszusortieren, deren Durchmesser in die gewünschte Konkurrenzvariable umzurechnen und schließlich den Korrelationskoeffizienten zu ermitteln. Um die mit Sicherheit zu erwartende Bodenheterogenität der Versuchsfläche wenigstens zu vermindern, wurde die Fläche in kleinere Untereinheiten aufgeteilt, meist 16 Quadrate. Die so erhaltenen jeweils mehreren Korrelationskoeffizienten wurden dann gemittelt. Es ist hervorzuheben, daß erwartungsgemäß größere und signifikante Unterschiede zwischen den Korrelationen auf den verschiedenen Teilflächen gleichen Bestandes vorlagen.

Als Konkurrenzvariable wurden die folgenden sechs Größen erprobt, wobei als „beste“ diejenige herausgesucht werden sollte, die zum höchsten Korrelationskoeffizienten zum Durchmesser oder zur Grundfläche in Brusthöhe der Einzelbäume führte:

1. Die Summe der Durchmesser der Nachbarn innerhalb des Kreises mit vorgegebenem Radius um den Einzelbaum,
2. die Summe der durch ihren Abstand vom Zentrum dividierten Durchmesser,
3. die Summe der durch das Abstandsquadrat dividierten Durchmesser,
- 4.–6. die gleichen Variablen wie oben, jedoch mit den Stammgrundflächen statt mit den Durchmessern.

Bei 1–3 wurden Korrelationen zu den Durchmessern, bei 4–6 zu den Stammgrundflächen der einzelnen Bäume gerechnet.

Im wesentlichen handelt es sich bei allen 6 Konkurrenzvariablen natürlich darum, eine möglichst gut passende Gewichtung der Konkurrenten durch Berücksichtigung des Abstands zu finden. Die drei verschiedenen Gewichte sind 1, 1/Abstand, 1/Abstand<sup>2</sup>. Weiter war festzustellen, ob Durchmesser und Stammgrundfläche gleich gute Korrelationen ergeben. Die drei Abstandsgewichte sind die in der Literatur am häufigsten zu findenden, daneben gibt es andere Möglichkeiten, wie die von SAKAI (1961 und früher) erprobte und bei Konkurrenz zwischen Genotypen bewährte dop-

pelt logarithmische Transformation des Abstands. Dieses und andere Verfahren sind jedoch weniger anschaulich und haben wahrscheinlich keine wesentlichen Vorteile, so daß wir auf ihre Erprobung verzichteten.

Entsprechend den in der Literatur zu findenden Ergebnissen sind nicht auf allen Flächen die gleichen Konkurrenzvariablen die „besten“. Aber man kann sagen, daß die Korrelationen mit der Stammgrundfläche stets besser sind, und daß zwischen den Konkurrenzvariablen mit 1/Abstand und 1/Abstand<sup>2</sup> keine größeren Unterschiede bestehen. Oft ist die erstere sogar etwas besser, wie z. B. beim Bestand T 19/I, einem schwedischen Fichtenbestand, für den sämtliche Indizes berechnet wurden. Hier haben wir u. a. auch den Kreisradius zwischen 1,25 m und 7,5 m variiert, wobei

die Radien 1,25–5,00 m über alle 16 Parzellen berechnet wurden, unter Einhaltung eines Abstandes von 5 m zum Rand der Versuchsfläche, und die von 5,00–7,50 nur für die inneren 4 der 16 Parzellen (Tab. 1).

Aus dieser im übrigen typischen Tabelle geht weiter hervor, daß die Wahl eines größeren Radius' als 5 m nur noch in den höchsten Altersstufen eine geringfügige Verbesserung der Ergebnisse bringt. Deshalb werden im folgenden nur noch die Ergebnisse für diesen Radius mitgeteilt. Zum besseren Vergleich der Indizes sind in Tab. 2 nochmals die Ergebnisse nur für diesen Radius, aber für alle 6 Indizes zusammengestellt.

In Tabelle 3 schließlich ist für den Index 6 das Material nach Messungen und Kreisradien geordnet dargestellt.

Tabelle 1. — T 19/I, Konkurrenzkorrelationen für verschiedene Radien und Konkurrenz-Indizes, Mittel über 16 Parzellen.

Index	Messungen								
	1	2	3	4	5	6	7	8	
<i>Radius 1,25 m</i>									
DM	1	-0,159	-0,223	-0,289	-0,295	-0,264	-0,285	-0,095	-0,057
	2	-0,228	-0,243	-0,288	-0,295	-0,263	-0,284	-0,093	-0,057
	3	-0,213	-0,202	-0,256	-0,274	-0,249	-0,270	-0,091	-0,057
G	4	-0,163	-0,234	-0,295	-0,309	-0,287	-0,299	-0,110	-0,059
	5	-0,214	-0,241	-0,290	-0,306	-0,285	-0,297	-0,109	-0,059
	6	-0,196	-0,198	-0,252	-0,283	-0,273	-0,287	-0,108	-0,059
<i>Radius 2,50 m</i>									
DM	1	-0,082	-0,134	-0,233	-0,362	-0,428	-0,445	-0,475	-0,394
	2	-0,196	-0,252	-0,334	-0,429	-0,479	-0,505	-0,493	-0,389
	3	-0,211	-0,258	-0,334	-0,420	-0,451	-0,478	-0,465	-0,375
G	4	-0,117	-0,195	-0,287	-0,399	-0,454	-0,460	-0,506	-0,443
	5	-0,209	-0,277	-0,359	-0,458	-0,507	-0,517	-0,521	-0,441
	6	-0,199	-0,268	-0,347	-0,443	-0,482	-0,497	-0,503	-0,430
<i>Radius 3,75 m</i>									
DM	1	-0,039	-0,066	-0,143	-0,207	-0,314	-0,340	-0,388	-0,385
	2	-0,173	-0,207	-0,306	-0,373	-0,463	-0,495	-0,474	-0,451
	3	-0,208	-0,243	-0,326	-0,416	-0,474	-0,507	-0,482	-0,458
G	4	-0,057	-0,115	-0,189	-0,265	-0,351	-0,366	-0,449	-0,414
	5	-0,181	-0,241	-0,335	-0,416	-0,496	-0,508	-0,524	-0,467
	6	-0,194	-0,253	-0,345	-0,454	-0,516	-0,532	-0,530	-0,474
<i>Radius 5,00 m</i>									
DM	1	-0,033	-0,080	-0,116	-0,151	-0,205	-0,218	-0,244	-0,250
	2	-0,157	-0,215	-0,302	-0,370	-0,437	-0,474	-0,404	-0,389
	3	-0,205	-0,247	-0,326	-0,415	-0,458	-0,490	-0,447	-0,420
G	4	-0,076	-0,130	-0,163	-0,186	-0,232	-0,233	-0,289	-0,286
	5	-0,177	-0,252	-0,333	-0,397	-0,466	-0,476	-0,443	-0,409
	6	-0,191	-0,255	-0,342	-0,442	-0,500	-0,516	-0,491	-0,442
<i>Radius 5,00 m (4 Parzellen)</i>									
DM	1	-0,143	-0,237	-0,353	-0,324	-0,331	-0,373	-0,521	-0,644
	2	-0,300	-0,380	-0,572	-0,541	-0,577	-0,662	-0,704	-0,782
	3	-0,209	-0,293	-0,470	-0,460	-0,522	-0,570	-0,723	-0,752
G	4	-0,183	-0,317	-0,402	-0,414	-0,425	-0,441	-0,628	-0,767
	5	-0,321	-0,446	-0,599	-0,606	-0,655	-0,687	-0,778	-0,802
	6	-0,201	-0,341	-0,504	-0,518	-0,589	-0,613	-0,778	-0,758
<i>Radius 6,25 m (4 Parzellen)</i>									
DM	1	-0,147	-0,184	-0,257	-0,297	-0,213	-0,224	-0,195	-0,491
	2	-0,304	-0,389	-0,543	-0,501	-0,525	-0,594	-0,695	-0,830
	3	-0,209	-0,291	-0,461	-0,447	-0,513	-0,557	-0,733	-0,775
G	4	-0,162	-0,241	-0,346	-0,395	-0,377	-0,369	-0,513	-0,621
	5	-0,328	-0,461	-0,604	-0,588	-0,631	-0,655	-0,812	-0,870
	6	-0,201	-0,344	-0,499	-0,510	-0,583	-0,604	-0,803	-0,801
<i>Radius 7,50 m (4 Parzellen)</i>									
DM	1	-0,105	-0,217	-0,265	-0,173	-0,207	-0,243	-0,502	-0,379
	2	-0,309	-0,419	-0,534	-0,457	-0,519	-0,611	-0,836	-0,791
	3	-0,209	-0,292	-0,458	-0,446	-0,510	-0,557	-0,775	-0,819
G	4	-0,164	-0,343	-0,460	-0,338	-0,383	-0,409	-0,519	-0,514
	5	-0,345	-0,523	-0,641	-0,576	-0,640	-0,677	-0,836	-0,863
	6	-0,201	-0,352	-0,505	-0,515	-0,587	-0,613	-0,844	-0,849

Tabelle 2. — T 19/I, Mittel über 16 Parzellen der 6 Konkurrenzindizes, Radius 5 m, für alle Messungen.

Indices	Messung								
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Messung									
DM	1	-0,139	-0,151	-0,211	-0,245	-0,209	-0,301	-0,336	-0,373
	2	-0,340	-0,387	-0,511	-0,539	-0,575	-0,621	-0,554	-0,581
	3	-0,256	-0,323	-0,423	-0,493	-0,529	-0,558	-0,611	-0,576
G	4	-0,194	-0,221	-0,281	-0,291	-0,318	-0,322	-0,419	-0,414
	5	-0,367	-0,426	-0,540	-0,597	-0,637	-0,646	-0,611	-0,589
	6	-0,248	-0,326	-0,434	-0,528	-0,573	-0,591	-0,665	-0,593

Tabelle 3. — T 19/I, Zusammenstellung nach Messungen, Index.

	a) gesamtes Material				b) 4 innere Parzellen		
	Radius				Radius		
	1,25 m	2,50 m	3,75 m	5,00 m	5,00 m	6,25 m	7,50 m
1. Messung	-0,196	-0,199	-0,194	-0,191	-0,201	-0,201	-0,201
2. Messung	-0,198	-0,268	-0,253	-0,255	-0,341	-0,344	-0,352
3. Messung	-0,252	-0,347	-0,345	-0,342	-0,504	-0,499	-0,505
4. Messung	-0,283	-0,443	-0,454	-0,442	-0,518	-0,510	-0,515
5. Messung	-0,273	-0,482	-0,516	-0,500	-0,589	-0,583	-0,587
6. Messung	-0,287	-0,497	-0,532	-0,516	-0,613	-0,604	-0,613
7. Messung	-0,108	-0,503	-0,530	-0,491	-0,778	-0,803	-0,844
8. Messung	-0,059	-0,430	-0,474	-0,442	-0,758	-0,801	-0,849

Tabelle 4. — Beschreibung der Versuchsflächen.

Nr.	Geogr. Breite	Geogr. Länge	Höhe über NN	Alter bei 1. Messung	Durchforstung	Bemerkungen und frühere Veröffentlichungen
<i>Kiefer</i>						
5 I	63°08'	14°25'	295 m	52 (1903)	Läuterungen 1903, 1910, danach keine Durchforstung	NÄSLUND 1936 WIKSTEN 1960
5 II	63°08'	14°25'	295 m	52 (1903)	Schwache Niederd. 1903, 1910, danach stark. Hochd.	
5 III	63°08'	14°25'	295 m	52 (1903)	Starke Niederdurchforstung	
27 I	58°50'	16°22'	60 m	31 (1909)	Starke Niederdurchforstung	NÄSLUND 1936
27 II	58°50'	16°22'	60 m	32 (1910)	Extra starke Niederd.	FRIES 1963
27 III	58°50'	16°22'	60 m	37 (1915)	Keine Durchforstung	Starker Schneebrech 1915
27 IV	58°50'	16°22'	60 m	31 (1909)	Schwache Niederd.	
547 I	59°42'	16°06'	90 m	29 (1921)	Extra starke Niederd.	NÄSLUND 1936
547 II	59°42'	16°06'	90 m	29 (1921)	Starke Niederdurchforstung	ERICSON 1966
547 III	59°42'	16°06'	90 m	29 (1921)	Keine Durchforstung	
<i>Fichte</i>						
19 I	56°42'	13°06'	110—120 m	40 (1925)	Hochdurchforstung	CARBONNIER 1954
19 II	56°42'	13°06'	110—120 m	40 (1925)	Extra starke Hochdurchf.	
32 II	56°42'	13°06'	110—120 m	48 (1927)	Starke Niederdurchforstung	
412 I	63°13'	19°31'	310 m	16 (1930)	Pflanzverband 3 m <sup>2</sup>	ANDERSSON 1960
412 II	63°13'	19°31'	310 m	16 (1930)	Pflanzverband 2 m <sup>2</sup>	1. Messung Höhe i. dm 1930
412 III	63°13'	19°31'	310 m	16 (1930)	Pflanzverband 1,5 m <sup>2</sup>	2. Messung dm 1952
FB4	50°39'	9°1'	280 m	35 (1941)	Keine Durchforstung	Hess. Forstamt Nieder-Ohmen
FB6	50°39'	9°1'	280 m	35 (1941)	Starke Durchforstung	
FB7	50°39'	9°1'	280 m	35 (1941)	Lichtwuchsbetrieb	

### III. Material

Das Versuchsmaterial ist in Tab. 4 zusammengestellt. Weitere Einzelheiten können der in der letzten Spalte der Tabelle angegebenen Literatur entnommen werden. Die drei Durchforstungsversuche mit Kiefer, je mit 3 oder 4 Parallelen, sind systematisch über ganz Schweden verteilt, die drei Versuchsreihen mit Fichten mit je 3 Parallelen stammen aus Nord- und Mittelschweden bzw. aus Hessen. Weitere Angaben werden für den vorliegenden Zweck nicht für notwendig erachtet.

### IV. Ergebnisse und Diskussion

Tab. 5 gibt die Ergebnisse wieder. Danach zeichnet sich mit Ausnahme allein des Fichtenversuchs 412 überall der gleiche Sachverhalt ab: Die Korrelation zwischen Baum

und Konkurrentengruppe wird straffer mit zunehmendem Alter, und auf den durchforsteten Flächen werden rascher höhere Korrelationen erreicht als auf den nicht oder nur schwach durchforsteten. Versuch 412 ist noch sehr jung und wenig wüchsrig. Deshalb gibt es hier noch keine Konkurrenzeffekte oder werden sie durch Bodenkorrelationen ausgeglichen (vgl. ANDERSSON 1960).

Wenn man die Korrelationskoeffizienten als Maßzahlen für die Konkurrenzintensität werten will, ist dies Ergebnis überraschend. Man hätte dann erwarten müssen, daß auf den Flächen mit höchster Konkurrenzintensität, also auf den nichtdurchforsteten, auch die engsten Korrelationen auftreten müßten. Das umgekehrte ist der Fall, und bezeichnenderweise findet man selbst auf der Gehrhardt-Fläche hohe Korrelationen, auf einer Fläche also, auf der

Tabelle 5. — Konkurrenzkorrelationen.

Nr. der Fläche	Kiefer											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
5 I	-0,098	-0,133	-0,141	-0,154	-0,146	-0,173	-0,172	-0,196	-0,194	-0,181	-0,182	-0,230
5 II	-0,153	-0,160	-0,184	-0,379	-0,501	-0,469	-0,443	-0,481	-0,517	-0,534	-0,505	-0,386
5 III	-0,135	-0,138	-0,193	-0,281	-0,516	-0,488	-0,515	-0,542	-0,405	-0,619	-0,571	-0,460
Messung												
27 I	-0,187	-0,175	-0,222	-0,374	-0,415	-0,443	-0,493	-0,476	-0,512	-0,520		
27 II	-0,222	-0,217	-0,242	-0,429								
27 III	-0,182	-0,190	-0,329	-0,335	-0,350	-0,367	-0,376	-0,394	-0,426			
27 IV	-0,136	-0,287	-0,368	-0,393	-0,383	-0,371	-0,502	-0,569	-0,578			
Messung												
547 I	-0,126	-0,321	-0,392	-0,458	-0,433	-0,439	-0,408	-0,533				
547 II	-0,094	-0,346	-0,430	-0,462	-0,409	-0,424	-0,479	-0,523				
547 III	-0,092	-0,114	-0,0118	-0,119	-0,176	-0,178	-0,294	-0,301				
Fichte												
Messung												
19 I	-0,248	-0,326	-0,434	-0,528	-0,573	-0,591	-0,665	-0,593				
19 II	-0,115	-0,407	-0,545	-0,625	-0,612	-0,615	-0,704	-0,691				
32 II	-0,209	-0,227	-0,291	-0,352	-0,348	-0,225	-0,117					
412 I	+0,174	-0,055	-0,057	-0,059								
412 II	+0,113	+0,014	+0,015	+0,011								
412 III	+0,168	+0,073	+0,067	+0,059								
FB 4	-0,367	-0,325	-0,295	-0,299	-0,371							
FB 6	-0,405	-0,454	-0,344	-0,323	-0,393							
FB 7	-0,288	-0,356	-0,378	-0,412	-0,490							

die gegenseitige Konkurrenz zwischen Nachbarn so weit wie eben möglich ausgeschaltet wurde.

Dies Ergebnis kann derzeit natürlich nur spekulativ gedeutet werden. Am meisten Wahrscheinlichkeit hat dabei vielleicht noch der folgende Versuch einer Erklärung: Durchforstung ist nichts anderes als der Versuch des Forstmanns, die Konkurrenz im Kronenraum zu regulieren und voraussichtlich bald absterbende Bäume zu entfernen. Dabei wird bei Fichte und Kiefer, bei Hoch- wie bei Nieder-durchforstung, der unregelmäßig gestreute Anteil an unterdrückten Bäumen entnommen und werden unter den herrschenden und mitherrschenden Bäumen diejenigen herausgezogen, die andere, mehr wünschenswerte Bäume bedrängen. Hieraus resultiert eine systematische Verteilung der Bäume verschiedener Stammgrundfläche über den Bestand, deren Charakteristikum der berechnete mittlere Korrelationskoeffizient ist. Auch auf den nicht durchforsteten Flächen stellt sich mit zunehmendem Alter ein ähnliches Verteilungsmuster ein, nur dauert es hier viel länger, weil die unregelmäßig verteilten unterdrückten Bäume länger erhalten bleiben. Auf diesen Flächen dürfte Konkurrenz allein für das Zustandekommen des Verteilungsmusters verantwortlich sein; die Verhältnisse auf den durchforsteten Flächen zeigen andererseits, daß die Konkurrenzregelung durch den Forstmann tatsächlich die vorzeitige Herstellung des sich schließlich von allein einstellenden Verteilungsmusters erreicht.

Der Einschätzung der aus Konkurrenz entstehenden phänotypischen Varianz mittels der hier verwendeten Korrelationen ist also zumindest sehr schwierig. Immerhin darf man annehmen können, daß die durch das Quadrat der Korrelationskoeffizienten ausgewiesenen Varianzanteile die untere Grenze der Konkurrenzvarianz darstellen, dies vielleicht auch auf den stark durchforsteten Flächen.

Da wir heute wissen, daß die Konkurrenz-eigenschaften hochgradig auch genotypisch bedingt sind, ist es zur weiteren Klärung des dem oben beschriebenen Verteilungsmuster zugrundeliegenden Ursachenkomplexes vor allem nötig, Schätzungen der genetischen Komponente der aus Konkurrenz resultierenden phänotypischen Varianz in den Beständen zu erhalten. Die generellen Gesichtspunkte für Versuche mit dieser Zielsetzung wurden in einer früheren Veröffentlichung gegeben (STERN 1965).

Es ist auch klar (ANDERSSON und BÄRRING 1963), daß die Konstellation benachbarter Bäume zu einem bestimmten Zeitpunkt nicht das beste Maß für die im Bestand sich abzeichnenden Konkurrenzeffekte darstellt, sondern daß man die Verhältnisse der Vergangenheit mit berücksichtigen sollte. Das wird in einer weiteren Untersuchung des gleichen Versuchsmaterials geschehen.

Weiter darf man erwarten, daß der periodische Zuwachs weit mehr von der Konkurrenz beeinflußt ist, als das Gesamtwachstum des Baumes bis zur jeweiligen Messung (STENEKER und JARVIS 1963, KENNEL 1964, ANDERSSON und BÄRRING 1963, JOHNSSON 1961). Und schließlich ist das für die vorliegende Untersuchung verwendete Verfahren der Berechnung von Zwischen-Klassen-Korrelationen nicht das einzige mögliche zur Beschreibung und Analyse des Verteilungsmusters von Bäumen im Bestand. Auch in den Inner-Klassen-Korrelationen muß sich die negative Korrelation benachbarter Bäume widerspiegeln (STRAND 1955). Diese sind für manche Zwecke sogar die wichtigeren, z. B. für die Herleitung der optimalen Teilstückgröße für Feldversuche mit Forstpflanzen (STRAND 1955, WRIGHT und FREELAND 1960, CONKLE 1963). Es hängt also vom Ziel der Untersuchung ab, welches Verfahren man in einem bestimmten Fall bevorzugt, wenn man vor der Aufgabe steht, das Verteilungsmuster der Bäume zu beschreiben.

## Zusammenfassung

Eine Untersuchung an 19 kartierten und periodisch gemessenen Probeflächen von Kiefer und Fichte hatte folgende Ergebnisse:

1. Zwischen der Stammgrundfläche der Bäume und der mit dem Abstand gewogenen Summe der Grundflächen der Nachbarn besteht eine negative Korrelation.
2. Diese Korrelation nimmt mit dem Alter zu.
3. Sie ist anfangs geringer und nimmt langsamer zu in nicht durchforsteten Beständen.
4. Eine korrekte Deutung der Korrelation ist nicht möglich, obgleich sie sicherlich als Ergebnis der zwischen benachbarten Bäumen stattfindenden Konkurrenz gewertet werden kann.
5. Auch bei Durchforstungsverfahren mit extremer Konkurrenzregulierung, wie dem Lichtwuchsbetrieb, ist sie nachweisbar und nicht geringer als in anders durchforsteten Beständen.
6. Eine Schätzung des Konkurrenzanteils an der phänotypischen Varianz im Bestand unter Verwendung dieser Korrelation dürfte allenfalls eine Schätzung der unteren Grenze liefern.

## Summary

An investigation on 19 permanent yield plots in stands of Scotch pine and Norway spruce indicated the following results:

1. There is a negative correlation between basal area of single trees and sum of basal areas of neighbouring trees the latter weighted adequately by distance.
2. This correlation becomes stronger with increasing age.
3. It starts with lower values and increases more slowly in unthinned stands.
4. It seems not to be possible to interpret the correlation unambiguously, though it certainly results from competition between neighbouring trees.

5. The correlation exists, and is by no means weaker, even if heavy thinning is applied which minimizes competition effects, like in "Gehrhardt's Lichtwuchsbetrieb" in Norway spruce.

6. An estimate of the competitive part of phenotypic variance in a stand by means of this correlation gives probably an estimate of the lower limit of competitive variance.

## Literatur

- ANDERSSON, S. O.: Skogsundersökningens försöksyta 412. In: Norrl. Skogv. Förb. exkursion till Jämtland 1960. Norrl. Skogsv. Förb. Tidskr. 1960, 429–435. — ANDERSSON, S. O., och BÄRRING, U.: Studier av höjd- och diameterutveckling i några enkelställda tallsädder. Mém. Skogshögsk. Stockholm 1963. — CARBONNIER, C.: Några exempel på produktionen i planterad granskog i södra Sverige. Medd. St. Skogsf. Inst. 44, H. 5, 1954. — CHRISTIAN, C. S., and GREY, S. G.: Interplant competition in mixed wheat populations and its relation to single plant selection. J. Counc. Sci. Ind. Res. (C'wlth Australia) 14, 59–68 (1941). — CONKLE, M. T.: The determination of experimental plot size and shape in loblolly and slash pine. N. Car. St. Coll., School of For., Tech. Rep. No. 17, 1963. — ERICSON, B.: Medd. St. Skogsf. Inst. 1966 (im Druck). — FRIES, J.: Några exempel på produktionen i tallskog i södra Sverige. Medd. St. Skogsf. Inst. 50, H. 3, 1961. — JOHNSON, B.: Om barrblandskogens volymproduktion. Medd. St. Skogsf. Inst. 50, No. 8, 1961. — KENNEL, H.: Der Einfluß einiger Baumdimensionen auf den Volumenzuwachs von Einzelbäumen im Bestand. Mitt. Staatsforstverw. Bayern 34, 82–91 (1964). — MATÉRN, B.: Spatial variation. Medd. St. Skogsf. Inst. 4, H. 5, 1960. — NÄSLUND, M.: Skogsförslagssanstaltens gallringsförsök i tallskog. Primärbearbeitning. Medd. St. Skogsf. Anst. 29, 1–121, 1936. — SAKAI, K.-I.: Competitive ability in plants: Its inheritance and some related problems. Mech. in Biol. Comp., Symp. Soc. Exp. Biol. Cambr. 15, 245–263, 1961. — STENEKER, G. S., and JARVIS, J. M.: A preliminary study to assess competition in a white spruce — trembling aspen stand. For. Chron. 39, 334–336 (1963). — STERN, K.: Plusbäume und Samenplantagen. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a. M. 1960. — STERN, K.: Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen. I. Modell für Konkurrenz zwischen Genotypen. Silvae Genetica 14, 87–91 (1965). — STRAND, L.: Plot sizes in field trials. Ztschr. Forstgenetik 4, 156–162 (1956). — WIKSTEN, A.: Beskrivning och analys av några fasta gallringsförsök i mellersta Norrland. Medd. St. Skogsf. Inst. 49, H. 6, 1960. — WRIGHT, J. W., and FREELAND, F. D.: Plot size in forest genetic research. Pap. Mich. Ac. Sci., Arts and Letters, 1958.

# Observations on *Abies pindrow* with a Discussion on the Question of Occurrence of Apomixis in Gymnosperms

By P. D. DOGRA

National Botanic Gardens, Lucknow, India

(Received for publication April 29, 1965)

According to GUSTAFSSON (1947 a), the term apomixis in general covers all types of asexual reproduction which tend to replace or act as substitutes for the sexual method. The phenomenon is well known in pteridophytes and angiosperms. In angiosperms it has been reviewed by ROSENBERG (1930), STEBBINS (1941, 1950), GUSTAFSSON (1946, 1947 a, b), MAHESHWARI (1950), and BATTAGLIA (1963).

In gymnosperms the embryological literature contains several reports regarding processes apparently suggestive of occurrence of apomictic phenomenon. Of interest are the reports of probable embryo formation in the unpollinated ovules of *Pseudotsuga menziesii* by ALLEN (1942) and ORREWING (1957). Keeping these interesting observations in view, the writer undertook an embryological investigation of the naturally unpollinated and pollinated ovules of *Abies pindrow* (ROYLE) SPACH. The results of this investigation are

reported in the present paper. Based on these data, the occurrence and nature of this phenomenon have been critically reviewed from an embryological point of view.

## Material and Method

The material was taken from an isolated population of about fifty trees growing near Simla (Northwest Himalayas) at an altitude of about 2286 m. The peculiar feature of this population is that the usual male and female cone formation was interrupted by the production of exclusively female cones in 1954. The reason of such behaviour of this population poses an important physiological problem which may be of value for mass hybridization work.

*Abies pindrow* completes its life history in one year. The ovules studied consist of two separate batches: (1) unpol-