

Versuche zur geographischen Variation bei der Japanischen Lärche

VON HANS H. HATTEMER*)

5. Baumhöhen, Brusthöhendurchmesser und Mortalität der Herkünfte in einer Serie von Feldversuchen

5.1 Versuchsbeschreibung

Bei der Verteilung der Einzelversuche wurde zunächst größtes Gewicht auf deren weite geographische Streulage gelegt. Im einzelnen entschied letzten Endes das Angebot des örtlichen Waldbesitzers über die Anlage eines Teilversuchs. Abb. 2 zeigt das gesamte Versuchsgebiet, das in seiner räumlichen Ausdehnung wesentlich größer ist als das natürliche Verbreitungsgebiet der Japanlärche auf der Insel Hondo (Abb. 1). Von den 15 abgebildeten Versuchsorten enthält einer auch den Baumschulversuch LÄ 26 (Schmalenbeck i. Holstein bei Hamburg); dieser Versuch besaß andere Pflanzverbände als die restlichen Teilversuche und wurde daher in den folgenden Auswertungen nicht mehr berücksichtigt. Ein weiterer Versuch bei Rennerod (LÄ 38) wurde auf einem extremen Standort begründet und litt zudem während eines Winters unter starkem Mäusefraß, so daß er wegen der sich ergebenden starken Ausfälle hier ebenfalls nicht berücksichtigt werden konnte. Weiterhin wurde bei dem am weitesten nördlich gelegenen Versuchsort Lindenhof (LÄ 31) ein mittelfristiger Teilversuch angelegt, über dessen Ergebnisse hier nur am Rande berichtet werden soll.

Die verbleibenden 13 Teilversuche (Tab. 10) sind ihrer Anlage entsprechend kurzfristige Versuche von einer etwa 15jährigen Laufzeit. Wie aus Tabelle 10 ersichtlich, ist mit

diesen 13 Teilversuchen nicht nur rein geographisch ein weites Gebiet repräsentiert; auch hinsichtlich der Seehöhe, der mittleren Jahresniederschläge und Jahrestemperaturen wurde eine vermutlich große Vielfalt von Standorten erfaßt. Bei der Seehöhe ergibt sich ein Rahmen von 25 bis mehr als 1000 m, so daß hiermit wohl die Höhenlage aller Anbaustandorte in der Bundesrepublik vertreten sein dürfte. Entsprechend der weiten Streubreite in der Seehöhe ergeben sich auch starke Unterschiede in den Jahresniederschlägen und in den damit in unmittelbarem Zusammenhang stehenden mittleren Jahrestemperaturen. Der Großteil der Teilversuche weist Jahresniederschlagsmengen auf, die weit unter denen des natürlichen Verbreitungsgebiets liegen. Die angegebenen Werte hinsichtlich der Niederschläge und der Temperaturen geben die langjährigen Jahresmittel wieder. Schließlich wurde eine grobe Einteilung der Böden in leichte und schwere Böden getroffen.

Es liegt auf der Hand, daß mit diesen vier Angaben die Milieueigenschaften der Versuchsstandorte nur sehr unvollkommen beschrieben sind; vor allen Dingen dürfte aus diesen vier Angaben wenig über das Ertragspotential der Standorte zu ersehen sein. Jedoch wird hierauf in einem anderen Zusammenhang später noch eingegangen.

Die Einzelversuche wurden entweder mit allen 25 Herkünften der Abb. 1 angelegt, oder die nur mangelhaft vertretene Herkunft 11 wurde auf einigen Teilversuchen durch in Deutschland erzeugtes Material der Japanlärche ersetzt. Aus Gründen der vereinfachten Auswertung wurde die Herkunft 11 daher von den meisten Auswertungen ausgeschlossen. Jeder Teilversuch enthielt jedenfalls 25 „Sorten“. Diese 25 Sorten wurden in einem zwei- oder dreifach wiederholten Zweisatzgitter ausgepflanzt. Bei einer solchen Anzahl von Versuchsgliedern ist bereits zu erwarten, daß die Ausscheidung unvollständiger Blocks innerhalb der vollständigen Wiederholungen für bestimmte Zwecke der Versuchsauswertung eine Senkung des Versuchsfehlers bewirkt. In der vorliegenden Arbeit jedoch spielt die gesonderte Betrachtung der Einzelversuche eine untergeordnete Rolle; im wesentlichen wurde nur auf das Ergebnis der gesamten Feldversuchsserie insgesamt Wert gelegt. Dabei wurden die Wiederholungen der Gitterversuche als vollständige Zufallsblocks betrachtet. 11 der 13 Versuchsorte enthielten je 6, zwei weitere je 4 Wiederholungen; jede der hier betrachteten 24 Herkünfte war somit durch insgesamt 74 Parzellen vertreten.

Die quadratischen Parzellen enthielten jeweils 16 Bäume im Verband 1,5 X 1,5 m; das ergibt pro Herkunft ein Ausgangsmaterial von 1184 Versuchspflanzen.

Hinsichtlich ihrer Effizienz sind die eingangs erwähnten mehrfach wiederholten, teilweise balancierten Versuchspläne, die die Zweisatzgitter ja darstellen, wahrscheinlich balancierten Versuchsplänen unterlegen. Jedoch ist den hier verwendeten Zweisatzgittern wegen ihrer größeren Einfachheit der Anlage, der Aufnahme und Auswertung unbedingt der Vorzug zu geben. Ein besonderer Umstand bei der Versuchsplanung soll nicht unerwähnt bleiben: die Herstellung von Zufallsbedingungen (randomization) erfolgte für die einzelnen Versuchsorte nicht unabhängig. Aus diesem Grunde stehen in den unvollständigen Blocks der Wiederholungen vom Typ X bzw. vom Typ Y immer die gleichen Gruppen von jeweils 5 Herkünften zusammen. Es ist je-

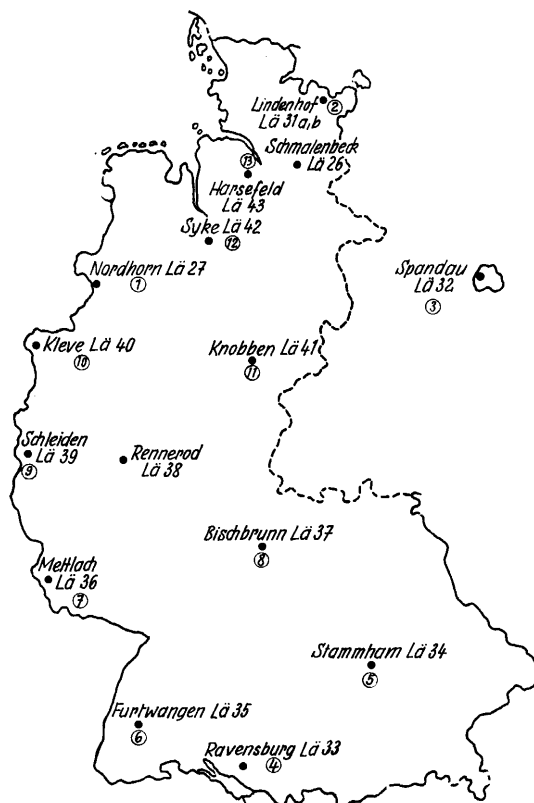


Abb. 2. — Lageplan der Versuchsorte.

*) Fortsetzung des Textes in *Silvae Genetica* 17, p. 186—192 (1968).

Tab. 10. — Standortsangaben der Versuchsorte

Lfd.Nr.	Lä Nr.	Seehöhe		Jahresniederschlag		Jahrestemperatur		Boden
		m über NN	Rang	mm	Rang	°C	Rang	
1	27	276	6	750	6,5	8,9	11	leicht
2	31 a	52	5	697	4	7,8	6	schwer
	(31 b)	dto.		dto.		dto.		dto.)
3	32	33	3	596	1	8,4	9	leicht
4	33	490	11	920	11	8,0	7	schwer
5	34	480	10	670	2,5	7,0	4	schwer
6	35	1040	13	2000	13	5,3	1	leicht
7	36	400	7,5	750	6,5	10,5	13	schwer
8	37	425	9	850	9,5	7,0	4	schwer
	(38)	440		1052		6,0		schwer)
9	39	590	12	850	9,5	7,0	4	schwer
10	40	30	2	764	8	9,1	12	leicht
11	41	400	7,5	1050	12	6,6	2	leicht
12	42	50	4	670	2,5	8,7	10	leicht
13	43	25	1	711	5	8,3	8	leicht

doch anzunehmen, daß auch bei Anlage in Zweisatzgittern dieser Umstand nicht zu positiven Umweltkorrelationen zwischen Herkunftsmitteln geführt hat.

Die Baumhöhen im Alter von 3 Jahren seit der Saat, d. i. 1 Jahr nach der Pflanzung, wurden auf cm genau ermittelt. Drei Jahre später also im Alter von 6 Jahren wurde nur noch auf dm genau gemessen. Im Alter von 9 Jahren wäre die Ermittlung der Baumhöhe bereits so kostspielig geworden, daß man auf die bequemere Ermittlung der Brusthöhendurchmesser überging; und zwar wurden diese Durchmesser durch Einfachmessung auf mm genau festgestellt.

Das dritte Merkmal, das hier untersucht wurde, und das im Zusammenhang mit Höhe und Durchmesser eine Vorstellung von der unterschiedlichen Leistung der Herkunft zu geben vermag, ist die Zahl der Ausfälle. Bei jeder Messung von Höhe oder Durchmesser fällt automatisch die Zahl der Bäume an, die in einer bestimmten Parzelle noch übrig sind. Im Alter von nur 3 Jahren, also eine Vegetationsperiode seit der Pflanzung, ist jedoch die Ermittlung der Zahl der Pflanzen noch sehr unsicher; stark vom Unkraut verdämmte Pflanzen werden leicht übersehen. Dieser Umstand mag sich auf die Verschiebung der Parzellenmittel nur geringfügig auswirken, er wirkt sich allerdings etwas stärker auf die Erhebung der Mortalität aus. Die Mortalität im Alter 3 wurde daher nicht berücksichtigt und erst die Aufnahmen im Alter 6 und 9 betrachtet.

5.2 Auswertungsmethoden

Bei Höhe und Durchmesser wurde zur Berechnung der Parzellenmittel wie üblich verfahren: das arithmetische Mittel der auf der Parzelle noch verbliebenen Bäume wurde als die Grundeinheit der statistischen Analyse betrachtet; und zwar gingen alle Parzellen irrespektive der Zahl der noch vorhandenen Bäume mit gleichem Gewicht in die statistische Analyse ein.

Die Prozentwerte überlebender Bäume wurden generell vor der statistischen Auswertung winkeltransformiert. Alle in den Tabellen mitgeteilten Mittelwerte wurden durch Rücktransformation von den berechneten Mittelwerten gewonnen. Je nach dem Zusammenhang wurden diese Werte als Überlebensprozent oder als Mortalität wiedergegeben. Für die varianzanalytische Behandlung spielt diese Umkehr der Betrachtungsweise keine Rolle. Lediglich auf die Korrelationen zu anderen Variablen hat diese Variablentransformation eine Wirkung, indem sich das Vorzeichen der Korrelationskoeffizienten ändert.

Unterschiede in der Mortalität haben natürlich geringfügig unterschiedliche Varianzen einzelner Parzellenmittel bzw. Herkunftsmittel und Versuchsortmittel bei Höhe und Durchmesser zur Folge. Es wird jedoch angenommen, daß die hierdurch bedingten Abweichungen von der Fehlerhomogenität die Anwendbarkeit statistischer Tests nicht schmälern.

Im Zusammenhang mit der Ermittlung von Herkunftsunterschieden wurde das varianzanalytische Modell I verwendet. Zur Auswertung dieses Modells sei auf die einschlägigen Lehrbücher verwiesen (KEMPTHORNE 1952, COCHRAN und Cox 1957).

Im Modell I:

$$y_{ijk} = \mu + h_i + b_j + (hb)_{ij} + r_{jk} + e_{ijk}$$

bezeichnen

- μ das mit dem Gesamtdurchschnitt aller Parzellen gleichgesetzte Mittel der Grundgesamtheit;
- h_i den Effekt der i -ten Herkunft ($i = 1, 2, \dots, v$);
- b_j den Effekt des j -ten Anbauorts ($j = 1, 2, \dots, p$);
- $(hb)_{ij}$ den Effekt der Interaktion zwischen der i -ten Herkunft und dem j -ten Anbauort;
- r_{jk} den Effekt des k -ten Blocks am j -ten Anbauort ($k = 1, 2, \dots, b$);
- e_{ijk} die Fehlerabweichung der Parzelle der i -ten Herkunft im k -ten Block am j -ten Anbauort.

Bei den Auswertungen nach diesem Modell wurden also von jedem Versuchsort nur jeweils $b = 4$ komplette Wiederholungen berücksichtigt und als vollständige zufällige Blocks betrachtet. Möglicherweise wurden mit diesen 4 Wiederholungen besonders gut- oder geringwüchsige erfaßt, was jedoch die Fragestellung des Herkunftsversuchs nicht berührt.

Die Wiederholbarkeit von Erhebungen verschiedener Merkmale wurde geschätzt nach

$$\frac{\sigma_H^2}{\sigma_H^2 + \frac{1}{p} \sigma_{HB}^2 + \frac{1}{pb} \sigma_E^2}$$

worin σ_H^2 die Varianzkomponente aufgrund von Herkunftsunterschieden, σ_{HB}^2 die Varianz der Interaktion und σ_E^2 den gepoolten Versuchsfehler bedeuten.

Durch Insertion verschiedener Stichprobenumfänge, d. h. verschiedener Zahlenwerte für p und b wurde versucht, die Genauigkeit der Einschätzung der Herkunftsmittel bei verschiedenem Umfang der Feldversuchsserie und bei verschiedener Aufteilung einer Gesamtzahl von Parzellen auf p Versuchsorte zu beurteilen.

Bei der Anstellung von F-Tests wurden die üblichen Annahmen an die Homogenität der Versuchsfehler und der Interaktionsvarianzen, ferner an die Normalität gemacht. Wie erwähnt, wurde die Homogenität der Versuchsfehler nicht untersucht. Sicher aber ist die Heterogenität solcher Versuchsfehler die Regel. Es muß dahingestellt bleiben, inwiefern sie die Ergebnisse des F-Tests in ihrer Zuverlässigkeit mindern. Daher wurden die Ergebnisse des möglicherweise nicht konservativen F-Tests durch Anwendung des verteilungsfreien Tests von FRIEDMAN (SIEGEL 1956) auf die Zweigegetafel der Mittelwerte aller Kombinationen von Herkunft und Versuchsorten nachgeprüft. Über die Verteilung der Interaktionsvarianzen wird in Kap. 6 noch berichtet werden.

5.3 Ergebnisse

5.3.1 Das Wachstum der Herkunft auf den verschiedenen Versuchsorten

Die stark verschiedenen Standortverhältnisse an den einzelnen Versuchsorten manifestierten sich, wie Tab. 11 zeigt, in recht unterschiedlichem mittlerem Wachstum aller Herkunft. In den ersten drei Spalten der Tab. 11 sind die Angaben zur Seehöhe sowie zu den Niederschlägen und zur Temperatur noch einmal zum Vergleich angegeben. In der vierten Spalte, bei den Baumhöhen nach 6 Jahren, zeigt sich die Folge der recht unterschiedlichen Wuchsverhältnisse an den 13 Versuchsorten. Am Versuchsort Nr. 6 in 1040 m Seehöhe bei nur 5,3° C mittlerer Jahrestemperatur erreichten die 24 Herkunft im Durchschnitt nur eine Baumhöhe von 145 cm, während auf dem Versuchsort 4 mehr als das Doppelte, nämlich 312 cm Höhe, erreicht wurde. Auch bei den Brusthöhendurchmessern nach 9 Jahren zeigt sich die Verschiedenheit der Versuchsorte: am Ort 3 erreichten die Herkunft beispielsweise nur 2,3 cm Durchmesser, am Ort 8 jedoch 6,4 cm — das entspricht fast dem Dreifachen. Bei den in der letzten Spalte angegebenen Überlebensprozenten ist Versuch 4 der mit den empfindlichsten Ausfällen belastete Versuch: 45% der gepflanzten Bäume waren im Alter von 9 Jahren bereits abgestorben. Der oben erwähnte Versuch LÄ 38 wurde wegen noch stärkerer Ausfälle nicht mehr berücksichtigt. Die Versuche 1 und 6 zeigen dagegen bis zum Alter von 9 Jahren praktisch noch gar keine Ausfälle.

In Tabelle 12 sind die Zusammenhänge zwischen den erwähnten Standortangaben und den drei wiedergegebenen Merkmalen der Versuchspflanzen ermittelt. Danach sind mit zunehmender Seehöhe die Versuchsorte durch zunehmend mehr Niederschläge gekennzeichnet. Mit der Zunahme dieser beiden Daten sinkt dagegen die mittlere Jahrestempe-

Tab. 11. — Versuchsortmittel für Baumhöhe im Alter 6, Brusthöhendurchmesser und Überlebensprozent im Alter 9 einschließlich einiger klimatischer Angaben

Versuchs-ort	See höhe m	Nieder-schläge mm	Temp. °C	Höhe 6 cm	Durchm. 9 cm	Überl. Proz. 9
1	276	750	8,9	190	3,0	99
2	52	697	7,8	240	6,1	79
3	33	596	8,4	179	2,3	90
4	490	920	8,0	312	6,3	55
5	480	670	7,0	274	5,9	70
6	1040	2000	5,3	145	2,2	99
7	400	750	10,5	163	3,4	63
8	425	850	7,0	309	6,4	73
9	590	850	7,0	153	3,1	72
10	30	764	9,1	229	4,3	92
11	400	1050	6,6	237	5,7	69
12	50	670	8,7	310	5,9	88
13	25	711	8,3	290	5,9	79

Tab. 12. — Korrelationen zwischen drei Standortangaben und drei Merkmalen der Versuchspflanzen bei den 13 Versuchsortmitteln

	Nieder-schläge	Temp.	Höhe Alter 6	Durchm. Alter 9	Überl. Proz. 9
Seehöhe	0,81***	—0,65*	—0,37	—0,32	0,03
Niederschläge		—0,67*	—0,37	—0,35	0,39
Temperatur			0,03	—0,04	—0,13
Höhe Alter 6				0,92***	—0,41
Durchm. Alter 9					—0,58*

ratur deutlich ab. In den drei letzten Zeilen der Korrelationsmatrix stehen die Zusammenhänge zwischen den drei Merkmalen der Versuchspflanzen: im Alter von 9 Jahren sind die Brusthöhendurchmesser recht straff mit den drei Jahre vorher ermittelten Baumhöhen korreliert. Der Anteil der nach 9 Jahren noch überlebenden Pflanzen zeigt sich andererseits mit Höhe als auch Durchmesser negativ korreliert. Je größer also die Ausfälle auf einer Versuchsfäche, desto größere Baumdimensionen wurden erreicht: es muß allerdings dahingestellt bleiben, inwieweit sich diese Umweltkorrelation in Begriffen von Ursache und Wirkung deuten läßt.

Merkwürdigerweise sind die Eigenschaften der Versuchspflanzen nicht oder nur sehr schwach mit Standortseigenschaften der Versuchsorte korreliert. Die Gründe hierfür sind einmal in der durch die Einzelfaktoren sicher nur mangelhaften Kennzeichnung des Wuchspotentials der Standorte zu finden (auch latente Schädigungen mögen eine Rolle spielen!), während Interaktionen zwischen Herkunft und Versuchsorten hierfür wohl nicht verantwortlich zu machen sind.

Im Mittel von immerhin 24 Herkunft dürften die Werte in den drei letzten Spalten der Tabelle 11 einigermaßen sicher sein.

An der Tabelle 11 fällt weiterhin auf, daß die Versuchsorte mit relativ kontinentaler Klimatönung, d. s. die Versuchsorte 2, 3 und 5 nicht durch ausgesprochen schlechtes Wachstum gekennzeichnet sind. Auf der anderen Seite waren die beiden Versuchsorte mit am meisten ozeanischer Klimatönung, also die Orte 12 und 13, nicht ausgesprochen wachstumsfördernd. Auch zwischen den Mitteln der 7 Versuchsorte im Norden des Landes und den 6 im Süden des Landes mit anderem Temperatur- und Lichtklima ist kein ausgeprägter Unterschied wahrnehmbar: die Mittelwerte sind für die Baumhöhen im Alter 6 beispielsweise 239 bzw. 226 cm.

Auf die weitere statistische Auswertung der Korrelationsmatrix in Tabelle 12 sei hier nicht eingegangen.

5.3.2 Unterschiede zwischen den Herkunft

5.3.2.1 Nachweis

Die Herkunftsmittel der drei wichtigsten Merkmale in Tabelle 13 wurden über insgesamt 74 Parzellen je Herkunft berechnet; zur Schätzung möglichst genauer Mittelwerte wurden also alle Blocks an den einzelnen Versuchsorten herangezogen.

Es ist zunächst eine allgemeine Erfahrung, daß bei Berechnung über zunehmend mehr Versuchsorte sich die Gesamtmittel der Versuchsglieder zunehmend weniger unterscheiden. Dies rührt von der bei COCKERHAM (1963) beschriebenen Tatsache her, daß im Einzelversuch die Varianz der Versuchsglieder genau um den Betrag der Interaktionsvarianz größer geschätzt wird als in einer Versuchsserie mit p Umwelten. Bei Berücksichtigung dieses Umstandes ist es erstaunlich, wie sehr die Differenzierung der Herkunft trotzdem in Erscheinung tritt. Bei den Baumhöhen erreich-

Tab. 13. — Herkunftsmittel über 74 Parzellen an 13 Versuchsorten

Herkunft	Höhe Alter 6 dm	Durchmesser Alter 9 cm	Mortalität Alter 9 %
1	23,4	4,5	16
2	23,6	4,6	19
3	21,0	4,0	15
4	22,7	4,5	21
5	24,9	5,1	22
6	25,6	5,2	17
7	24,9	5,1	20
8	24,8	4,9	15
9	24,7	5,1	20
10	23,5	4,7	20
12	20,0	3,8	31
13	24,2	4,9	12
14	24,5	5,0	15
15	24,4	4,9	16
16	24,0	5,2	22
17	23,5	5,1	12
18	22,1	4,9	23
19	19,4	4,1	30
23	23,8	4,7	19
20	23,3	4,6	15
21	17,4	3,2	21
22	22,7	4,4	17
24	22,3	4,5	16
25	22,2	4,4	22
Mittel	23,0	4,6	18

te die langsamstwüchsige Herkunft 21 beispielsweise 174 cm, während die raschestwüchsige Herkunft 6 sie mit 256 cm Höhe um 80 cm übertrifft (die Extreme sind 76 bzw. 113% relativ zum Gesamtdurchschnitt). Die genannten Herkünfte bilden mit 3,2 cm bzw. 5,2 cm Durchmesser auch die Extreme im Durchmesserwachstum (70 und 113% des Mittels aller Herkünfte). Hinsichtlich der Mortalität bewies Herkunft 13 mit nur 12% Ausfall die größte Überlebensfähigkeit; Herkunft 12 zeigte 9 Jahre nach der Saat jedoch schon 31% Ausfälle. Diese beiden Extreme stehen damit im Verhältnis von $\frac{1}{8}$ zu $\frac{1}{3}$ oder 172 bzw. 67% des Gesamtmittels.

Die größten Baumhöhen und Brusthöhendurchmesser traten bei den Herkünften 1 bis 3 bzw. 5 bis 10 auf. Es ist also in diesen beiden Merkmalen eine gewisse Überlegenheit dieser beiden Teilregionen des natürlichen Verbreitungsgebiets festzustellen. Bei den Ausfällen in der letzten Spalte der Tabelle sind diese Verhältnisse nicht so klar ausgeprägt.

Nun ist unter diesen 24 Herkünften nicht eine, die — wie in Herkunftsversuchen mit anderen Baumarten hin und wieder zu beobachten ist — total ausfiel. Hier und da neigen nun Forstleute dazu, solche Versuche als „mißlungen“ zu bezeichnen, wenn sich unter den Versuchsgliedern nicht ein absoluter Versager oder andererseits ein positiver Ausreißer befindet. Man kann jedoch hinsichtlich der erreichten Differenzierung in den Mittelwerten und besonders in Anbetracht der geringen geographischen Ausdehnung des natürlichen Verbreitungsgebiets der japanischen Lärche von sowohl biologisch bemerkenswerten als auch praktisch bedeutsamen Herkunftsunterschieden sprechen.

Bei einer Sichtung der Literatur über die geographische Variation bei der Japanischen Lärche kommt STAIRS (1966) zu dem Ergebnis, daß entsprechend der geringen geographischen Ausdehnung des natürlichen Verbreitungsgebiets nur geringe genetische Differenzierung zu erwarten sei und

Tab. 14. — Varianzkomponenten aus Streuungserlegungen der 1248 Parzellenmittel mit den Ergebnissen der F-Tests

Variations- Ursache	Freiheits- grade	Merkmal		
		Höhe Alter 3	Höhe Alter 6	Durchm. Alter 9
Herkünfte	23	61,31***	335,81***	20,08***
Interaktion	276	48,39***	252,18***	12,66***
Fehler	897	76,12	950,72	61,28

Variations- ursache	Freiheits- grade	Mort. Alter 6	Mort Alter 9
Herkünfte	23	4,74**	8,43***
Interaktion	276	25,36***	25,69***
Fehler	897	118,48	118,87

führt hierzu das Ergebnis eines Versuchs mit 20 der Herkünfte im Staate New York der Vereinigten Staaten an. In der Tat unterscheiden sich dort die Herkünfte nur wenig; die Mittelwerte im Höhenwachstum sind zu den Mittelwerten über 13 Versuchsorte in Deutschland mit $r_s = +0,462^*$ korreliert. Allgemein scheint in den Vereinigten Staaten nur geringe genetische Differenzierung feststellbar zu sein, worauf auch WRIGHT (1967) hinweist.

Diese Mittelwerte wurden einer statistischen Auswertung nach Modell I unterworfen, in die alle Versuchsorte mit je 4 Blocks eingingen. In Tabelle 14 sind aus den drei hier interessierenden Mittelquadraten für Herkünfte, Interaktion und Versuchsfehler unter Angabe ihrer Freiheitsgrade die Varianzkomponenten mit den Ergebnissen der F-Tests zusammengestellt. Daran fällt in erster Linie die Tatsache überzufälliger Unterschiede im Höhenwachstum im Alter von drei Jahren, also nach nur einer Vegetationsperiode seit der Pflanzung auf. Man hätte auch erwarten können, daß die in der Baumschule erreichte Differenzierung der Herkünfte im Höhenwachstum durch den erlittenen Pflanzschock zunächst verschwindet. Denn es könnte ja allgemein der Pflanzschock bei größeren Pflanzen größer sein als bei kleinen. Selbstverständlich sind weiterhin für die Höhe im Alter von 6 und den Durchmesser im Alter von 9 Jahren Herkunftsunterschiede festzustellen. Auch bei der Zahl der Ausfälle zeigt sich, daß die Differenzierung keineswegs abgeschlossen zu sein scheint, sondern allmählich erst anläuft.

Nun sind jedoch nicht nur die Unterschiede zwischen den Mitteln der Herkünfte nachzuweisen, sondern bereits nach einer einzigen am Versuchsort verbrachten Vegetationsperiode ist der Genotyp der Herkünfte mit dem dortigen Milieu in Wechselwirkung getreten, was sich in einer signifikanten Interaktionsvarianz niederschlägt. Sowohl hinsichtlich der erreichten Baumdimensionen (die ersten drei Merkmale) als auch hinsichtlich der Ausfälle wird dementsprechend das Versuchsergebnis von Ort zu Ort wechseln. Da die angegebenen Zahlenwerte Varianzkomponenten darstellen, läßt sich die Bedeutsamkeit der Varianz aufgrund von Herkunftsunterschieden mit der Interaktions- und Fehlervarianz ohne weiteres vergleichen. Entsprechend der allgemeinen Erfahrung erreicht in den ersten drei Merkmalen als „Ertragsmerkmalen“ diese Interaktionsvarianz durchaus die Größenordnung der Varianz der Herkunftsunterschiede. In den letzten beiden Merkmalen ist die Interaktionsvarianz gar erheblich größer als die Varianz aufgrund von Herkunftsunterschieden. Die wiederum in der Regel größte Variationsursache — der gepoolte Versuchsfehler — tritt aber aufgrund der Definition der Wiederholbarkeit in Kap. 5.2 in seiner Wirkung auf die Genauigkeit der Schätzung von Herkunftsmitteln etwas zurück.

Tab. 15. — Ergebnisse von FRIEDMAN'S Test (Prüfgrößen χ^2_r) auf Unterschiede zwischen allen Herkünften und allen Versuchsorten bei den 5 untersuchten Merkmalen

Merkmal	Unterschiede zwischen den 24 Herkünften	Unterschiede zwischen den 13 Versuchsorten
Höhe 3	152,88***	174,02***
Höhe 6	129,05***	256,24***
Durchmesser 9	126,81***	240,16***
Mortalität 6	42,12**	194,15***
Mortalität 9	54,48***	193,29***

Nun könnte man die Ergebnisse der F-Tests anzweifeln; ihre Ergebnisse seien wenigstens im Hinblick auf die Herkunft- und Versuchsortunterschiede mit denen des erwähnten verteilungsfreien Tests von FRIEDMAN verglichen. In Tabelle 15 erweisen sich die Unterschiede zwischen den 24 Herkünften bei allen 5 Merkmalen hochsignifikant; in typischer Weise wurden bei der Mortalität im Alter von 6 Jahren wie beim F-Test (vgl. Tab. 14) nur 1% Überschreitungswahrscheinlichkeit erreicht.

Wie schon an dem zahlenmäßigen Wert der Prüfgröße abzulesen ist, sind die Unterschiede zwischen den 13 Versuchsorten etwas stärker ausgeprägt als die zwischen den 24 Herkünften. Auch dies ist bei weiter geographischer und ökologischer Streuung der Versuchsorte im land- und forstwirtschaftlichen Sortenversuchswesen durchaus die Regel.

Die Ergebnisse dieses Kapitels können dahingehend zusammengefaßt werden: zwischen den 24 in den Versuch eingegangenen Herkünften sind bereits in sehr frühem Alter Unterschiede in den untersuchten Merkmalen nachzuweisen; weiterhin bestehen Wechselwirkungen zwischen dem Genotyp dieser Herkünfte und dem Versuchsmilieu in einer durchaus erheblichen Größenordnung. Für die weitere Untersuchung dieser Wechselwirkungen ist ferner festzuhalten, daß zwischen den 13 Versuchsorten ebenso klare Unterschiede nachzuweisen sind.

5.3.2.2 Zerlegung

Da infolge dieser Wechselwirkungen zwischen Herkünften und Anbauorten die Ergebnisse der einzelnen Versuche jeweils anders lauten werden, seien die beiden früher untersuchten Phänomene der geographischen Variation getrennt für die einzelnen Versuchsorte wiedergegeben. Es handelt sich dabei um die Unterschiede zwischen den neun Teilregionen des natürlichen Verbreitungsgebiets, und um die Zusammenhänge zwischen der Merkmalsprägung der Nachkommenschaften und Eigenschaften des Herkunftsorts.

Für die Merkmale Baumhöhe im Alter von 6 sowie Brusthöhendurchmesser und Mortalität im Alter von 9 Jahren

Tab. 16. — Gruppierung der Herkunftbestände an den einzelnen Versuchsorten; Intraklaßkorrelationen für Regionen mit Angabe der Signifikanzgrenze für das Mittelquadrat „zwischen Regionen“

Versuchsort	Höhe Alter 6	Durchmesser Alter 9	Mortalität Alter 9
1	0,62**	0,66**	0,11
2	0	0,16	0,79**
3	0,44*	0,43*	0,66**
4	0,32	0	0
5	0	0	0
6	0,30	0,45*	0,04
7	0	0	0
8	0,41*	0,34	0,42*
9	0,63**	0,41*	0,40*
10	0,35	0,47*	0,08
11	0,32	0,50*	0,35
12	0	0,24	0,25
13	0,44*	0,28	0,24

wurden nun 13 Varianzanalysen der 24 Herkunftsmittel über jeweils 4 Blocks durchgeführt. Aus diesen Varianzanalysen wurden, wie oben bereits für andere Merkmale geschehen, die Intraklaßkorrelationen für die Regionsunterschiede als Maß dafür ermittelt, wie eng sich die Herkunftbestände gleicher Regionen um ihre Mittel gruppieren. Tabelle 16 zeigt diese Intraklaßkorrelationen unter gleichzeitiger Angabe des Ergebnisses der F-Tests auf Signifikanz des Mittelquadrats „zwischen Regionen“. Es ergibt sich, daß für alle drei Merkmale das Resultat solcher Varianzanalysen in Abhängigkeit vom Versuchsort recht unterschiedlich sein kann. An einzelnen Versuchsorten ist überhaupt nicht von einer Gruppierung der Herkunftbestände um die Regionsmittel zu reden, während doch beispielsweise für die Mortalität auf dem Versuchsort 2 eine Intraklaßkorrelation von 0,8 geschätzt wird.

Ein Vergleich zu den Ergebnissen bei den Frostschäden ist also nicht leicht zu ziehen, weil man in Abhängigkeit von den zwar unbekannten, jedoch in spezifischer Weise auf einzelne Herkünfte wirkenden Umweltfaktoren von Versuchsort zu Versuchsort zu teilweise recht unterschiedlichen Ergebnissen kommen könnte. Dabei ist bemerkenswert — die Wiedergabe des betreffenden statistischen Tests würde hier zu weit führen —, daß sich die drei Merkmale bezüglich der Differenzierung der Regionen im Durchschnitt über alle Anbauorte nicht unterscheiden.

Ein interessanter Tatbestand sei jedoch vorweggenommen. Bei Betrachtung der Unterschiede zwischen den Versuchsorten zeigt sich ganz klar (und ist auch durch statistische Prüfung zu belegen), daß auf einzelnen Versuchsorten für alle drei Merkmale die Tendenz zu einer engeren Gruppierung der Herkunftbestände um ihre Regionsmittel besteht, während an anderen Versuchsorten wiederum in keinem der drei Merkmale nennenswerte Tendenz zu einer Differenzierung der Regionen vorliegt. Das Gesagte ist dahingehend zu ergänzen, daß nicht nur die einzelnen Herkunftsmittel in ungerichteter Weise den spezifischen Milieueigenschaften des Anbauorts unterliegen, sondern daß — wiederum unter dem Einfluß nicht definierter Umweltfaktoren — hier und da eine für Herkunftbestände gleicher Regionen ähnliche Reaktion auf das Klima des Anbauorts festzustellen ist.

Bei der Untersuchung der kinalen Variation ist man im vorliegenden Fall nicht in der Lage, durch Wiederholung der Feldversuche entlang des betreffenden Klins innerhalb des natürlichen Verbreitungsgebiets die Veränderungen zu untersuchen, die der Klin bei dieser Verteilung der Feldversuche erfährt. Solche Veränderungen hat WAKELEY (1961) nachgewiesen und STERN (1964) weist derartigen Erscheinungen eine gewisse Sonderstellung bei der Untersuchung der Milieuinteraktionen auf der Ebene der Unterpopulationen zu. In Tabelle 17 sind nun die Korrelationskoeffizienten zwischen der Merkmalsprägung der 24 Herkünfte und der Seehöhe, der mittleren Jahrestemperatur und den mittleren Jahresniederschlägen ihrer Herkunftsorte zusammengestellt. Das Klima der Herkunftsorte selbst ist selbstverständlich nicht mit den hier zugrundegelegten Werten der nächstgelegenen Wetterstationen identisch; doch blieb keine andere Wahl, als diese Werte heranzuziehen und eine genügend straffe Korrelation zu den Gegebenheiten am Versuchsort anzunehmen. Für Baumhöhe und Durchmesser läßt sich zusammenfassen, daß die hinsichtlich der Seehöhe und der Jahresniederschlagsmenge im allgemeinen negativen bzw. die zur mittleren Jahrestemperatur im allgemeinen positiven Korrelationen zwischen etwa nahe 0 und 0,6 bis 0,7 variieren. Ein völlig anderes Bild ergibt

Tab. 17. — Korrelationen der Herkunftsmittel bei Baumhöhe im Alter 6, Brusthöhendurchmesser und Mortalität im Alter 9 an den 13 Versuchsorten zu den 3 bekannten ökologischen Variablen des Herkunftsortes

Versuchs- ort	Baumhöhe			Durchmesser			Mortalität		
	Seehöhe	Temp.	Nieder- schläge	Seehöhe	Temp.	Nieder- schläge	Seehöhe	Temp.	Nieder- schläge
1	-0,11	0,25	-0,07	-0,13	0,23	-0,14	0,33	-0,21	0,12
2	-0,29	0,40*	-0,51*	-0,39	0,56**	-0,69	0,17	-0,37	0,44*
3	-0,18	0,17	-0,15	0,06	-0,09	-0,05	0,03	-0,12	0,21
4	-0,39	0,52**	-0,63***	-0,44*	0,49*	-0,71	-0,19	0,21	-0,16
5	-0,54**	0,63***	-0,54**	-0,64***	0,66***	-0,58	-0,15	0,20	-0,20
6	-0,04	0,04	-0,16	-0,03	0,10	-0,17	-0,01	-0,04	0,21
7	-0,17	0,04	-0,11	-0,24	0,12	-0,16	-0,13	0,08	0,03
8	-0,29	0,45*	-0,49*	-0,37	0,46*	-0,59	-0,15	0,13	-0,33
9	-0,54**	0,67***	-0,49*	-0,61**	0,71***	-0,63	-0,27	0,42*	-0,17
10	-0,46*	0,52***	-0,30	-0,53*	0,58**	-0,36	-0,36	0,31	-0,07
11	-0,35	0,45*	-0,46*	-0,35	0,39	-0,49	-0,20	0,18	-0,29
12	-0,41*	0,49*	-0,58**	-0,42*	0,46**	-0,66	0,07	-0,26	0,26
13	-0,38	0,50*	-0,37	-0,42*	0,44**	-0,53	-0,01	-0,05	0,04

sich bei den Veränderungen der klinalen Variation des Merkmals Mortalität (ausgedrückt als Überlebensprozent). Hier zeigen sowohl die Kline zu Seehöhe, Temperatur und Niederschlagsmenge jeweils starke Veränderungen, indem Korrelationskoeffizienten zwischen etwa $-0,4$ und $+0,4$ auftauchen. Die Korrelationen in der Mortalität sind zwar im allgemeinen nicht signifikant; jedoch sind die Veränderungen des Vorzeichens sehr bemerkenswert.

Von ähnlichen Befunden berichten WELLS und WAKELEY (1966). In zehnjährigen Herkunftsversuchen mit *Pinus taeda* L. an insgesamt 13 Versuchsorten, die im wesentlichen innerhalb des natürlichen Verbreitungsgebiets der Art lagen, fanden die Autoren ähnlich unterschiedliche Zusammenhänge zwischen dem Verhalten der Herkunftsorte und Klimadaten der Herkunftsorte. Beispielsweise betrugen die multiplen Bestimmtheiten zwischen der Höhe im Alter von 10 Jahren und dem kombinierten Effekt der durchschnittlichen minimalen Januartemperatur und der mittleren Sommerniederschläge zwischen 0 und etwa 0,8; beim Überlebensprozent waren diese Bestimmtheiten etwas geringer, schwankten aber ebenfalls ganz beträchtlich. Analog zu dem hier vorliegenden Beispiel bei der Japanischen Lärche waren hinsichtlich der zehnjährigen Baumhöhen die partiellen Regressionskoeffizienten auf die beiden Klimavariablen sehr unterschiedlich, trugen auch verschiedene Vorzeichen. Beim Überlebensprozent war die Variation dieser Regressionskoeffizienten sowohl nach der positiven als auch der negativen Seite wesentlich größer.

Wenn also, wie in den früheren Kapiteln ausgeführt, keine sehr ausgeprägte klinale Variation der betrachteten Merkmale zu geographischen oder klimatischen Daten der Herkunftsorte zu bestehen scheint, so ergibt sich nunmehr eine weitere Komplikation, in dem die allgemein nur mäßig ausgeprägten Korrelationen sehr stark vom Milieu des Versuchsortes abhängig sind. Es erweist sich auch hier wieder die anderwärts in der Biologie zu machende Erfahrung als richtig, endgültige Urteile über einen biologischen Sachverhalt nicht vom Ergebnis eines einzigen Versuches abhängig zu machen (STERN 1954). Nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ wesentlich mehr Informationen sind erst dann zu erwarten, wenn mit dem gleichen Versuchsmaterial das zu beobachtende Phänomen unter mehreren

Umweltbedingungen in voneinander unabhängigen Experimenten beobachtet wird.

5.3.2.3 Zuverlässigkeit der angewandten Versuchsmethode

Abschließend zu diesem Kapitel sei die Genauigkeit der Herkunftsmittel eingeschätzt. Wenn festgestellt wurde, daß sich je nach dem Versuchsort ein anderes Bild vom Ausmaß der Herkunftsunterschiede, d. i. von ihrer Struktur hinsichtlich der Unterschiede zwischen und innerhalb von Regionen sowie hinsichtlich der Zusammenhänge zu Daten des Herkunftsortes ergibt, so ist wichtig zu wissen, wie groß die Stichprobe der Versuchsorte sowie aller Parzellen zur Gewinnung einer möglichst sicheren Beurteilung sein muß. Tabelle 18 gibt die in Kapitel 5.2 definierten „Wiederholbarkeiten“ für die fünf betrachteten Merkmale wieder, wenn sowohl die Zahl der Versuchsorte als auch die Zahl der Blocks pro Versuchsort variiert wird. In der ersten Zeile wird der Fall betrachtet, daß die 24 Herkunftsmittel nur in einem einzigen „Zufallsblock“ geschätzt worden wären. Dieser Fall scheint insofern nicht ganz realistisch, da bei Auspflanzung nur in einem einzigen Block weder ein Versuchsfehler noch eine Interaktionsvarianz überhaupt zu schätzen wären. Die ermittelten Dezimalbrüche geben also nur an, wie straff die Ergebnisse von einem einzigen solchen Zufallsblock zum Mittelwert einer Versuchsserie mit unendlich vielen Versuchsorten und Parzellen korreliert wären. Man kann diese Wiederholbarkeiten daher auffassen als die Beträge an Information, die man durch diese vergleichsweise primitive Versuchsgenauigkeit ausgeschöpft hätte. Es zeigt sich, daß bei den drei Baumdimensionen nur

Tab. 18. — Versuchsgenauigkeit hinsichtlich der Feststellung der Herkunftsmittel bei verschiedenem Umfang und verschiedener Planung der Versuchsserie

Zahl der Orte	Zahl der Blocks	Merkmal				
		Höhe Alter 3	Höhe Alter 6	Durchm. Alter 9	Mort. Alter 6	Mort. Alter 9
1	1	0,33	0,22	0,21	0,03	0,06
1	10	0,52	0,49	0,52	0,11	0,18
10	je 1	0,83	0,74	0,73	0,25	0,37
13	je 4	0,92	0,90	0,90	0,53	0,67

20–30% der theoretisch zu erwartenden Informationen zu gewinnen gewesen wären. Wesentlich ungünstiger liegt diese Zahl bei der Untersuchung der Herkunftsunterschiede in der Mortalität. Zum Vergleich hierzu wird in der letzten Zeile die tatsächlich angewandte Methodik beurteilt: es wurden 13 Versuchsorte mit (bei Modell I) je 4 Blocks verwendet. Bei Baumhöhen und Durchmesser ergeben sich hier Intraklasskorrelationen von etwa 0,9; auch bei den Unterschieden in der Mortalität wurden durch die Erweiterung der Stichprobe von Versuchsorten und Blocks entscheidende Verbesserungen in der Genauigkeit der Aussagen für das deutsche Anbaugebiet erreicht. Diese Werte liegen mindestens in der Größenordnung von 0,7 – einem Wert, den STERN (1967) für derartige Feldversuche fordert.

In der zweiten und dritten Zeile sind weiterhin die Wiederholbarkeiten gegenübergestellt, die man bei Anlage von 10 Parzellen zu je 16 Bäumen an einem einzigen Versuchsort bzw. bei Verteilung dieser 10 Parzellen auf 10 Versuchsorte erreicht hätte. Es zeigt sich ganz klar, daß von der Erhöhung der Parzellenzahl an einem einzigen Versuchsort eine wesentlich geringere Steigerung der Genauigkeit zu erwarten ist, als wenn man die Zahl der Blocks pro Ort bei je einem beliebige und dafür das Versuchsmaterial auf 10 Versuchsorte verteilt. Bei den Merkmalen Höhe und Durchmesser wird bereits in der dritten Zeile fast der Wert erreicht, mit dem tatsächlich gearbeitet wurde.

Das unterschiedliche Ergebnis dieser Schätzungen in der zweiten und dritten Zeile rührt ausschließlich von den Milieuinteraktionen her, deren Bedeutung auch für den Versuchsansteller mit praktischer Fragestellung hiermit dokumentiert sei. Daß die entscheidende Steigerung in der Versuchsgenauigkeit erst bei Erhöhung der Zahl der Versuchsorte gelingt, beweist zudem, daß die wechselhaften, vom Versuchsort abhängigen Ergebnisse hinsichtlich der Gruppierung der Herkunftsbestände zu Regionen als auch hinsichtlich der Berechnung von Klingen zu Daten des Herkunftsortes nicht nur durch Versuchsfehler bedingt sein können, sondern daß Wechselwirkungen zwischen Genotyp und Umwelt die Verschiedenartigkeit der Ergebnisse bewirken.

Nun sind die angestellten Wiederholbarkeitsschätzungen in strengem Sinne nur dann sinnvoll, wenn die betrachteten Versuchsorte eine zufällige Stichprobe aus den Milieueigenschaften im zukünftigen Verwendungsgebiet der Herkunft darstellen, wenn mit anderen Worten also die Versuchsorte als zufällige Stichprobe betrachtet werden können und nicht – wie das im allgemeinen in der Praxis erfolgt – die Versuchsorte mehr oder weniger willkürlich auf „Repräsentativität“ für das Gebiet der künftigen Verwendung ausgesucht werden. Im Falle der vorliegenden Feldversuchsserie ist jedoch das Angebot der örtlichen Waldbesitzer an Versuchsstandorten so von versuchsfremden anderen Umständen abhängig, daß man von Bedingungen sprechen kann, die denen der Zufälligkeit oder zumindest Wahllosigkeit bereits sehr weitgehend gleichkommen (HANSON 1964).

Am Versuchsort Malente in Ostholstein ist dem zu dieser Feldversuchsserie gehörigen kurzfristigen Versuch 2 ein mittelfristiger Versuch (Lä 31 b) beigegeben. Infolge der unmittelbaren Nachbarschaft dieser beiden Versuche kann man sich eine Vorstellung von der Verlässlichkeit der in Kleinparzellen angelegten kurzfristigen Versuche machen. Der Versuch 2 (Lä 31 a) enthält (vgl. Kap. 5.1) Parzellen zu je 16 Pflanzen im Verband von $1,5 \times 1,5$ m; eine Parzelle hat danach eine Flächengröße von 36 m². Bei dreifacher Wiederholung des Grundplans des zugrundegelegten Zweisatzgitters, d. s. insgesamt 6 Wiederholungen, beträgt die Flä-

chengröße des gesamten Versuchs ohne Randpflanzung 0,54 ha.

Der mittelfristige Versuch enthält 64 Pflanzen pro Parzelle, so daß eine solche Parzelle 144 m² groß ist. Bei nur zweifacher Wiederholung des Grundplans, d. s. 4 Wiederholungen insgesamt, ist der gesamte Versuch ohne Umrandung 1,44 ha groß.

Für den Bruthöhendurchmesser nach 9 Jahren betragen die Versuchsfehler bei Auswertung als vollständige zufällige Blocks 0,490 für den kurzfristigen und 0,319 für den mittelfristigen Versuch. Damit beträgt der Standardfehler eines Parzellenmittels auf dem Versuch in Kleinparzellen $s = 7$ mm, auf dem mittelfristigen Versuch mit vierfacher Parzellengröße $s = 6$ mm. Bei $F = 1,54^*$ sind die beiden Versuchsfehler mit 120 und 72 Freiheitsgraden signifikant verschieden.

Bei Berücksichtigung der Anlage beider Versuche in unvollständigen Blocks ist dagegen kein Unterschied der effektiven Fehler mehr festzustellen. Bei Zugrundelegung dieser letzteren Fehler ergibt sich nämlich für den Versuch in Kleinparzellen eine Effizienz der unvollständigen Blocks von 129%, beim Versuch in mittelgroßen Parzellen merkwürdigerweise von nur 112%.

Vergleicht man nun die relative Effizienz nach FISHER (COCHRAN und COX 1957) des Versuchs in Kleinparzellen relativ zu dem Versuch in mittelgroßen Parzellen, so besitzt jener eine solche relative Genauigkeit von 66%. Vergleicht man dagegen die Genauigkeit der beiden Versuche auf der Basis der effektiven Fehler, so ergibt sich für den Versuch in Kleinparzellen jedoch schon eine relative Effizienz von 76%. Berücksichtigt man, daß der Versuch in Kleinparzellen bei nur 38%, d. i. also etwas mehr als $\frac{1}{2}$ der Flächengröße des mittelfristigen Versuchs, schon $\frac{3}{4}$ der Information jenes Versuchs liefert, so erscheint zur Bearbeitung der gestellten Fragen eine Erhöhung der Parzellengrößen wohl kaum gerechtfertigt. Zieht man die oben demonstrierte im Verhältnis zur Interaktion geringe Bedeutung des Versuchsfehlers in Betracht, so scheint kleineren Parzellen in kurzfristigen Versuchen erst recht der Vorzug zu geben zu sein. Natürlich liegt in der Parzellengröße der begrenzende Faktor der Beobachtungsdauer.

Überprüft man die Übereinstimmung der beiden Versuche in terminis von Korrelationen der Herkunftsmittel, so sind die erwähnten Bruthöhendurchmesser nach 9 Jahren bei $r = 0,69^{***}$, die Baumhöhen nach 6 Jahren mit $r = 0,56^{**}$, die Mortalitäten im Alter 9 mit $r_s = 0,66^{***}$ alle signifikant positiv korreliert. Diese Korrelationen erscheinen im Vergleich mit den später zu analysierenden Korrelationen der Tabellen 31 bis 33 gering, jedoch kann den Ursachen hier nicht weiter nachgegangen werden.

5.3.3 Korrelationen der untersuchten Merkmale

Bei der Betrachtung der Matrix der Korrelationskoeffizienten zwischen den 5 untersuchten Merkmalen (Tab. 19) fällt sofort auf, daß alle ermittelten Korrelationen positiv sind. Sowohl aufeinanderfolgende Messungen des Höhen-

Tab. 19. — Merkmalskorrelationen bei den Herkunftsmitteln (22 Freiheitsgrade)

	Höhe 6	Durchmesser 9	Mort. 6	Mort. 9
Höhe 3	0,887***	0,898***	0,230	0,354
Höhe 6		0,933***	0,365	0,484*
Durchm. 9			0,186	0,353
Mort. 6				0,935***

wachstums als auch Messungen des Höhenwachstums mit der darauffolgenden Messung des Durchmessers sind bei etwa $r = 0,9$ hochsignifikant korreliert. Das gleiche zeigt sich in der letzten Zeile bei in dreijährigem Abstand aufeinanderfolgenden Erhebungen der Mortalität, wobei vom Alter von 6 Jahren bis zum Alter von 9 Jahren nur ein vergleichsweise geringer Pflanzenabgang (im Durchschnitt 7%) zu verzeichnen war. Die Korrelationen zwischen Baumdimensionen einerseits und Mortalität andererseits sind ebenfalls positiv, aber im allgemeinen nicht signifikant; die Korrelation zwischen den Baumhöhen nach 6 und der Mortalität bis zum Alter von 9 Jahren ist dabei in ihrer Bedeutung nicht leicht zu erklären.

Es bleibt zu hoffen, daß man bis zum Ende des Versuchszeitraums eine gewisse Extensivierung der Aufnahmehäufigkeit vornehmen kann. Für weitere derartige Korrelationen und einen Überblick über einschlägige Literatur vgl. HATTEMER und SEITZ (1967) und HATTEMER (1967).

5.3.4 Vergleich mit einheimischem Material der Japanlärche

Auf 7 der insgesamt 13 Versuchsorte war die Herkunft 11 durch einheimisches Material der Japanischen Lärche ersetzt. Der Ersatz für die — allgemein sehr geringwüchsige — Herkunft 11 war notwendig geworden, um die Zahl von insgesamt 25 Versuchsgliedern zu erhalten; bei Versuchen in quadratischen Gitteranlagen nämlich muß die Zahl der Versuchsglieder immer eine Quadratzahl sein.

Das geringe Keimergesamt bei der Herkunft 11 war nicht vorauszusehen; insofern blieb nur übrig, später etwa gleichaltes Material als Ersatz hinzuzunehmen, das in anderen Baumschulen angezogen wurde. Darunter leidet die Vergleichbarkeit der Mittelwerte der *Tabelle 20*. Außerdem ist ungewiß, ob und in welchem Umfang bzw. nach welchen Gesichtspunkten in diesen Baumschulen das Pflanzgut irgendwie sortiert wurde.

Im Falle des Versuchsorts 1 kam die Absaat eines Bestandes aus dem Bereich des Forstamts Schleswig zur Verwendung; im Falle der Versuchsorte 5, 12 und 13 wurde über die Herkunft des vom jeweiligen zuständigen Forstamt gestellten Materials nichts bekannt. Auf den drei in der *Tabelle 20* letztgenannten Versuchsorten 2, 8 und 11 kam jeweils die Absaat eines Bestandes aus dem Forstamt Lensahn (vgl. SCHÖBER 1953) zur Auspflanzung.

In der zweiten Spalte der *Tabelle 20* sind für die Baumhöhe im Alter 6 zunächst die Mittelwerte des nichtautochthonen Materials angegeben; in der nächsten Spalte stehen zum Vergleich die Mittelwerte der 24 autochthonen Herkünfte der Japanlärche. In der vierten Spalte ist angegeben, an welcher Stelle sich das Material der Parzellen des einheimischen Materials in die insgesamt 25 Versuchsglieder eingestuft hätte. In gleicher Weise geschah das auch für den Brusthöhendurchmesser und die Mortalität, hier ausgedrückt in % Pflanzenabgang. Von den ersten vier nicht

autochthonen Füllsorten zeigen zwei, nämlich die auf den Versuchen 1 und 13, bessere bis etwa gleichgute Leistung mit dem Durchschnitt der autochthonen Herkünfte. Die beiden anderen fallen dagegen etwas ab, vor allem zeigt die Füllsorte von Versuch 12 starke Ausfälle. Am Beispiel der „Herkunft“ Lensahn (auf den Versuchen 2, 8 und 11) erweist sich jedoch, daß die ohnehin nur beschränkt aussagekräftigen Vergleiche in Abhängigkeit vom jeweiligen Versuchsort auch noch recht verschieden ausfallen können; dieses Versuchsglied zeigt auf Versuchsort 2 gutes Wachstum bei geringen Ausfällen, jedoch nur etwa mittleres bis geringes Wachstum und hohe Ausfälle auf den Versuchen 8 und 11. Es sei dahingestellt, ob dies vielleicht die Auswirkung der im Verlauf einer einzigen Generation erfolgten Anpassung an die neuen Standortverhältnisse ist; denn Lensahn weist ähnliches Klima wie der Versuchsort 2 auf.

Im ganzen aber läßt sich zwar sagen, daß sich unter den einheimischen Sorten keine absolut ungeeigneten mit dem Rang 25 befanden, daß sich aber im Hinblick auf das Wachstum erst eine geringe genetische Anpassung an mitteleuropäische Verhältnisse vollzogen hat. Ganz anders lagen aber die Dinge bei einem für die Anpassung viel wichtigeren Merkmal wie der Frostresistenz: Bei den auf Versuch 1 beobachteten Spätfrostschäden (s. Kap. 4.2) hatte die einheimische Füllsorte weitaus am wenigsten gelitten.

6. Wechselwirkungen zwischen Herkünften und Anbauorten

6.1 Biometrische Modelle

Wie FALCONER (1964) bemerkt, gewinnt das Studium der Wechselwirkungen zwischen Genotyp und Umwelt etwa in einer Serie von Feldversuchen dann an Bedeutung, wenn zwischen den durch die Versuchsorte repräsentierten Umwelten starke Unterschiede bestehen (vgl. KING und NIENSTAEDET 1965 und WELLS and WAKELEY 1966 für instruktive forstliche Beispiele). Die in pauschalen varianzanalytischen Auswertungen von Feldversuchsserien (in der vorliegenden Arbeit etwa nach Modell I) geschätzten Interaktionsvarianzen bieten bei Erfüllung der erwähnten Voraussetzung einen Anhaltspunkt für die weitere Klärung der genotypischen Unterschiede zwischen Unterpopulationen einer exotischen Art.

Einen allgemeinen Überblick über die Struktur und über die verschiedenen Möglichkeiten des Zustandekommens solcher Wechselwirkungen oder Interaktionen gibt STERN (1967). Bezeichnet man in Anlehnung an das Modell I mit x_{ij} den Merkmalswert der Kombination der i -ten Herkunft und des j -ten Versuchsorts, so können die Abweichungen dieser Kombinationen vom Gesamtmittel \bar{x} (soweit sie nicht durch die linearen Effekte der i -ten Herkunft und des j -ten Anbauorts erklärt sind) ungerichtet sein. Nur in diesem Falle sind die Voraussetzungen für statistische Tests in idealer Weise erfüllt und Wiederholbarkeitsschätzungen nach der in Kap. 5.2 gegebenen Formel sinnvoll. Allerdings macht SCHNELL (1967) auf einen Hinweis von COMSTOCK (1955) aufmerksam, daß zwar über die ganze Zwei-Wege-Tafel der x_{ij} Versuchsglied-, Versuchsort- und Interaktionseffekte als zufällig und unabhängig verteilt angenommen werden müssen, daß aber in der j -ten Umwelt durchaus Kovarianzen zwischen den Versuchsglied- und Interaktionseffekten sowie beim i -ten Versuchsglied Kovarianzen zwischen den Versuchsort- und Interaktionseffekten auftreten können. In diesen Fällen kann man unter Zugrundelegung von Regressionsmodellen zu einer weiteren Auswertung der In-

Tab. 20. — Verhalten von Absaaten deutscher Bestände (D) auf einigen Versuchsorten. Gegenüberstellung mit den betreffenden Mittelwerten der 24 autochthonen Herkünfte

Versuchsort	Baumhöhe (cm) Alter 6			Durchmesser (cm) Alter 9			Mortalität (%) Alter 9		
	D	24 Herk.	Rang	D	24 Herk.	Rang	D	24 Herk.	Rang
1	235	190	5	4,1	3,0	5	2	2	12
5	227	274	23	5,0	5,9	23	37	30	12
12	253	310	23	5,0	5,9	22	39	12	3
13	315	290	4	5,2	5,9	12	9	21	19
2	251	240	7	6,6	6,1	4	28	21	16
8	281	309	22	6,4	6,4	14	48	27	4
11	210	237	17	5,6	5,7	16	40	31	6

teraktionseffekte kommen. Herkunftsweise heterogene Regressionen der Merkmalswerte x_{ij} auf die \bar{x}_j würden bedeuten, daß die Merkmalswerte einzelner Versuchsglieder mit dem jeweiligen Versuchsmittel (als einem Maß für die Standortsgüte) in eine bestimmte Beziehung getreten sind. Unabhängig von dem \bar{x}_j können einzelne Herkünfte unterschiedliche Regressionen auf ökologische Variable des Versuchsortes aufweisen (vgl. hierzu die Beurteilung verschiedener Methoden zur Erfassung der phänotypischen Stabilität von Zuchtsorten durch SCHNELL 1967).

Eine andere Betrachtungsweise unterscheidet bei den Interaktionsvarianzen den Typ, der vorwiegend durch ortsweise Unterschiede in den genetischen Varianzen und einen anderen Typ, der durch Änderungen der genetischen Kovarianzen zwischen den (x_{ij}) und den (x_{ik}) , also spezifische Kovarianzen für jedes Paar von Versuchsorten, verursacht wird. Letztere Unterscheidung geht auf die besondere Bedeutung von Interaktionen des letztgenannten Typs für den Züchter zurück; dieser Typ von Interaktionen manifestiert sich in Rangverschiebungen der Versuchsglieder von Ort zu Ort, so daß der Züchter an jedem der Versuchsorte zu einer anderen Entscheidung bei der Auslese kommen würde. Die Verursachung von Interaktionsvarianz durch die ortsweise wechselnden genetischen Varianzen würde nur Verschiedenheit der Versuchsorte hinsichtlich des Ausmaßes der genetischen Differenzierung bedeuten.

Im Zusammenhang mit Überlegungen zur indirekten Auslese kommt FALCONER (1964) zu dem Vorschlag, ein in p verschiedenen Umwelten gemessenes Merkmal nicht als ein einziges, sondern als einen Satz p verschiedener Merkmale zu betrachten. Wenn die physiologischen Mechanismen der Reaktion des Versuchsmaterials auf die verschiedenen Umwelten unterschiedlich sind, so müßten auch die hierfür verantwortlich zu machenden Gene in gewissem Umfang verschieden sein. Der Zusammenhang zwischen diesem letztgenannten und den vorgenannten Modellen besteht darin, daß das Auftreten von Interaktionsvarianz der Umstand ist, der neben dem in seiner Bedeutung sicherlich zurücktretenden Versuchsfehler die Verminderung genetischer Korrelationen verursacht.

Wie etwa in den oben genannten, von STERN (1967) und SCHNELL (1967) erläuterten Modellen das Phänomen der Wechselwirkungen zwischen Genotyp und Umwelt verschiedene, wahrscheinlich auch gleichzeitig auftretende Ursachen haben kann, so existiert auch eine Vielfalt der Betrachtungsweisen. Es wird also interessieren müssen, welcher Typ der Interaktion vorliegt, mit welchen Einzelfaktoren des durch den Begriff des „Standorts“ nur mangelhaft beschriebenen Komplexes von Milieufaktoren vorwiegend solche Interaktionen auftreten, und schließlich welche Herkünfte und welche Versuchsorte für die der Interaktionsvarianz zugrunde liegenden Abweichungen vornehmlich verantwortlich sind. Weiterhin wird ein einziger Blickwinkel zur Erlangung einer einigermaßen fundierten Vorstellung von der Natur dieser Wechselwirkungen nicht ausreichen und man hat unter Zugrundelegung mehrerer Modelle an die Dinge heranzugehen.

Neben der Vielfalt der Methoden der Beschreibung und Analyse solcher Interaktionen wird zudem eine starke Vielfalt der Erscheinungen in Abhängigkeit vom Versuchsmaterial von den Versuchsbedingungen und schließlich von den beobachteten Merkmalen anzutreffen sein.

6.2 Methoden

Führt man den von WRICKE (1962) gemachten Vorschlag der — nicht orthogonalen — Aufteilung des Summenqua-

drats der Interaktion zwischen Versuchsgliedern und Umwelten etwas weiter, so läßt sich für jede Kombination eines Versuchsglieds und einer Umwelt der Beitrag zur Interaktionsvarianz berechnen. Schätzt man für jede Kombination diesen Beitrag, so erhält man eine Zwei-Wege-Tafel der Ausdrücke

$$\frac{1}{r} \left(x_{ij} - \frac{x_{i..}}{p} - \frac{x_{.j.}}{v} + \frac{x_{...}}{vp} \right)^2 \quad (1)$$

Nach Summation über $j = 1, 2, \dots, p$ ergibt sich der Beitrag des i -ten Versuchsglieds zu Interaktionsvarianz; WRICKE (1962) nennt diesen Beitrag „ökologische Streubreite“ und in einer späteren Arbeit (WRICKE 1964) Ökovalenz des i -ten Versuchsglieds. Nach Summation über $i = 1, 2, \dots, v$ dagegen ergeben diese Ausdrücke den Beitrag des j -ten Versuchsorts zur gesamten Interaktionsvarianz. Wenn die Ökovalenz ein Maßstab für die phänotypische Stabilität eines Versuchsglieds über die p Umwelten darstellt, so gibt der Beitrag des j -ten Versuchsorts zur Interaktionsvarianz ein Maß für die Eignung dieses Versuchsorts zu einer möglichst sicheren Beurteilung der Herkunftsmittel und der Unterschiede zwischen diesen Mitteln ab (WRICKE 1962, 1967). Denn ein hoher Beitrag eines Versuchsorts zur Interaktionsvarianz gibt einen Hinweis auf eine atypische, vom Gesamtbild abweichende Konstellation der Sortenmittel, so daß sich dort die züchterische Auslese verbieten kann.

Ein Problem entsteht nun beim Nachweis der Verschiedenheit dieser Beiträge. Die Ausdrücke (1) besitzen jeweils „etwas weniger als einen Freiheitsgrad“. Jedoch kommt es wahrscheinlich auf die Freiheitsgrade für diese einzelnen Ausdrücke nicht an; WRICKE (1962) schlug vor, zum Nachweis der Verschiedenheit der Ökovalenzen der Sorten jedem solchen Teil des betreffenden Summenquadrats die größte ganze Zahl

$$n < \frac{(p-1)(v-1)}{v}$$

als Freiheitsgrade zuzuordnen, und auf dieser Basis die Beiträge der einzelnen Sorten nach Division durch diese Freiheitsgrade mit BARTLETT's Test zu vergleichen. In gleicher Weise käme bei Nachweis der Unterschiedlichkeit der Beiträge der einzelnen Versuchsorte jedem der betreffenden Ausdrücke die größte ganze Zahl

$$m < \frac{(p-1)(v-1)}{p}$$

als Zahl der Freiheitsgrade zu. Als eine Art von Nachprüfung dieser nur näherungsweisen Tests kann man auf die Zwei-Wege-Tafel der Ausdrücke (1) FRIEDMAN's Test verwenden.

Nun wurde in Kapitel 5.3.2 festgestellt, daß die Aufnahmen auf den einzelnen Versuchsorten zum Teil recht unterschiedliche Ergebnisse hinsichtlich der geographischen Variation zwischen den untersuchten 24 Bestandsabsaaten der japanischen Lärche erbrachten. Gleichfalls wurde festgestellt, daß durch die mitgeteilten geographischen bzw. Klimangaben das Milieu dieser Versuchsorte nur sehr mangelhaft umrissen werden konnte. Es erhebt sich nun die Frage, welcher Umstand, d. h. welche Konstellation von Milieueigenschaften die Ergebnisse einzelner Versuchsorte mehr oder weniger einmalig macht. Sind es etwa die für einen Versuchsort typischen Boden-, Klima- oder sonstigen Faktoren, die auf den anderen Versuchen zwangsläufig anders sind und dadurch die anderslautenden Ergebnisse bewirken? Wie groß müssen ferner die Unterschiede in den Standortseigenschaften sein, damit derartig unterschiedliche Ergebnisse zustande kommen?

Im Zusammenhang mit der systematischen Prüfung von Herkunftsfaktoren einer ausländischen Baumart für die Verwendung in der forstlichen Praxis interessiert es beispielsweise, ob die Ergebnisse benachbarter, d. h. rein geographisch näher beieinander liegender Versuche gewisse Ähnlichkeiten in der Reaktion der Herkunftsfaktoren auf die Standortseigenschaften aufweisen. Es wäre also wichtig zu wissen, ob es rein geographisch oder auch anders definierte „Gebiete“ gibt, auf deren Milieu die Herkunftsfaktoren mehr oder weniger gleichmäßig reagieren, und für die aus den Ergebnissen solcher Anbauversuche regionale Empfehlungen für die Verwendung von Herkunftsfaktoren gegeben werden könnten. Bei Auswertung von Feldversuchsreihen mit Kartoffeln stellte beispielsweise GALL (1957) fest, daß eine Aufteilung des gesamten Versuchsgebietes nach geographischen Gesichtspunkten zur Auffindung von Gebieten führte, auf deren Einzelversuche die einzelnen Versuchsglieder mehr oder weniger gleichmäßig reagierten. Ein solches Gebiet bezeichnete GALL als Vareal. GALL (1957) und später RUNDFELDT (1960) stellten fest, daß zwischen den einzelnen Sorten und den Versuchsorten innerhalb dieser Vareale keine Interaktionen mehr entstanden.

Es liegt also nahe, das 13 Orte umfassende „Versuchsgebiet“ ebenfalls nach rein geographischen Gesichtspunkten aufzuteilen und die Veränderungen der Interaktionsvarianz zu beobachten. Weiterhin besteht die Möglichkeit, daß solche Vareale nicht in rein regionalen Gruppierungen von Versuchsorten bestehen, sondern daß infolge immer noch starker Heterogenität der für die Interaktionen verantwortlichen Standortbedingungen innerhalb der Teilgebiete deren Ausscheidung als Vareale unwirksam bleibt. Daher wurde versucht, die Variationsbreite der 13 Versuchsorte hinsichtlich der Daten Seehöhe, mittlerer Jahrestemperatur und jährlicher Niederschlagsmenge so aufzuteilen, daß „Gebiete“ mit ähnlichen Gegebenheiten entstanden; diese Gebiete bestehen somit nicht auf dem Atlas, sondern nur hinsichtlich der Ähnlichkeit in dem gerade betrachteten Milieufaktor (vgl. die Ränge der Versuchsorte in Tab. 10). Ein weiterer Gesichtspunkt kann zur Auffindung von Varealen benutzt werden: Nachdem die Informationen über die Milieueigenschaften relativ unvollkommen sind, kann es angezeigt sein, die Standortseigenschaften oder ganz allgemein das Wuchspotential der einzelnen Versuchsorte an der mittleren Leistung aller 24 Herkunftsfaktoren zu messen. Dies käme etwa einer Ausscheidung von Teilgebieten mit guter, mittlerer oder geringer Wuchspotenz gleich. Wie im vorigen Kapitel bereits angedeutet, besteht eine mögliche Ursache für das Zustandekommen von Interaktionen darin, daß die einzelnen Versuchsglieder unterschiedliche Regressionen zum mittleren Verhalten aller Versuchsglieder auf den einzelnen Standorten erkennen lassen; in der Tat haben FINLAY and WILKINSON (1963) und EBERHART and RUSSELL (1966) die Existenz solcher Sachverhalte nachgewiesen und darauf aufbauend Vorschläge für die Beurteilung von Sorten in Feldversuchen gemacht. Man kann aus den Ergebnissen der genannten und anderer Autoren schließen, daß auch bei Anwendung der mittleren Leistung aller Herkunftsfaktoren auf dem betreffenden Versuchsort (Versuchsortmittel) als Gruppierungsprinzip solche Vareale aufgefunden werden können. Dies käme also einer Einteilung der Versuchsorte in Gruppen ähnlicher Versuchsortmittel gleich, und man kann mit bestimmten statistischen Methoden untersuchen, ob die Herkunftsfaktoren auf Gruppen von Versuchsorten mit ähnlicher mittlerer Leistung, d. h. also mit guten, mittleren oder schlechten Standortverhältnissen, ähnlich reagieren oder nicht. Es wurde daher versucht, Vareale als verschiedene

Konstellationen der Teilversuche nach Maßgabe des Rangs ihrer Versuchsortmittel zu definieren und die Wirksamkeit der Ausscheidung dieser Vareale zu prüfen.

Neben dieser mehr willkürlichen Einteilung des Versuchsgebietes in Gruppen besteht seitens des Versuchsmaterials bereits eine durch die natürlichen Verhältnisse vorgegebene Gruppierung der Herkunftsfaktoren zu Regionen. Wie in Kapitel 4 für die Frostschäden bereits beschrieben, kann es sein, daß nicht nur einzelne Herkunftsfaktoren irrspektive ihrer Zugehörigkeit zu einer bestimmten Region auf bestimmte Vareale gleichartig reagieren, sondern die Reaktion auf bestimmte Vareale kann zudem für Herkunftsfaktorenbestände gleicher Regionen mehr oder weniger einheitlich sein. Die Berücksichtigung der Gruppierung sowohl der Versuchsorte als auch der Herkunftsfaktoren führte zur Aufstellung des Modells II.

Es ist aus dem Gesagten zu erwarten, daß selbst bei ähnlichen Ökivalenzen der Herkunftsfaktorenbestände gleicher Gruppen und selbst bei ähnlichem Verhalten der Versuchsorte gleicher Gebiete hinsichtlich der Verursachung von Interaktionen nicht unbedingt auch Korrelationen zwischen den Werten

$$\frac{1}{r} \left(x_{ij.} - \frac{x_{i..}}{p} - \frac{x_{.j.}}{v} + \frac{x_{...}}{pv} \right) \quad (2)$$

bei Herkunftsfaktoren gleicher Regionen bzw. Versuchsorten gleicher Gebiete bestehen. Nur wenn sie vorliegen, kann man von einer für alle Herkunftsfaktoren bestimmter Regionen gleichen Reaktion auf das Milieu bestimmter Teilgebiete – der Vareale – sprechen; daraus ergibt sich die Erweiterung des varianzanalytischen Ansatzes in Modell II.

In diesem Modell

$$y_{ijklm} = \mu + a_i + b_{ij} + c_k + d_{kl} + (ac)_{ik} + (ad)_{ikl} + (bc)_{ijk} + (bd)_{ijkl} + r_{klm} + e_{ijklm}$$

bezeichnen

- μ das mit dem Gesamtdurchschnitt aller Parzellen gleichgesetzte Mittel der Grundgesamtheit;
- a_i den Effekt der i -ten Region ($i = 1, 2, \dots, g$);
- b_{ij} den Effekt des j -ten Bestands innerhalb der i -ten Region ($j = 1, 2, \dots, v_i$);
- c_k den Effekt des k -ten Gebiets ($k = 1, 2, \dots, a$);
- d_{kl} den Effekt des l -ten Orts im k -ten Gebiet ($l = 1, 2, \dots, n_k$);
- $(ac)_{ik}$ den Effekt der Interaktion zwischen der i -ten Region und dem k -ten Gebiet;
- $(ad)_{ikl}$ den Effekt der Interaktion zwischen der i -ten Region und dem l -ten Ort des k -ten Gebiets;
- $(bc)_{ijk}$ den Effekt der Interaktion zwischen dem j -ten Bestand aus der i -ten Region und dem k -ten Gebiet;
- $(bd)_{ijkl}$ den Effekt der Interaktion zwischen dem j -ten Bestand aus der i -ten Region und dem l -ten Ort im k -ten Gebiet;
- r_{klm} den Effekt des m -ten Blocks am l -ten Ort im k -ten Gebiet;
- e_{ijklm} die Abweichung eines beliebigen Parzellenmittels vom Gesamtmittel μ , soweit sie nicht durch den Effekt des ij -ten Bestands und des klm -ten Blocks oder Wechselwirkungen erklärt wird.

Nun ist eine solche Varianzanalyse nicht balanciert, d. h. es wechselt nicht nur die Zahl der Bestände mit der Region, sondern auch die Zahl der Versuchsorte mit dem Gebiet, da sich die 13 Versuchsorte nicht in gleichgroße Gebiete aufteilen lassen. Die Schätzung der Summenquadrate für eine solche Varianzanalyse nach der Methode der Kleinsten

Tab. 21. — Schätzfunktionen der SQ für die Varianzanalysen nach Modell II

Variations-Ursache	Freiheitsgrade	Summe der Quadrate
Gesamt	$vs - 1$	$\sum_{i,j,k,l,m} x_{ijklm}^2 - \frac{x_{.....}^2}{vs}$
Regionen	$g - 1$	$\sum_i \frac{x_{i....}^2}{sv_i} - \frac{x_{.....}^2}{vs}$
Bestände	$v - g$	$\sum_{i,j} \frac{x_{ij...}^2}{s} - \sum_i \frac{x_{i....}^2}{sv_i}$
Gebiete	$a - 1$	$\sum_k \frac{x_{..k..}^2}{vb_{k.}} - \frac{x_{.....}^2}{vs}$
Orte	$p - a$	$\sum_{k,l} \frac{x_{..kl.}^2}{vb_{kl}} - \sum_k \frac{x_{..k..}^2}{vb_{k.}}$
Blocks	$s - p$	$\sum_{k,l,m} \frac{x_{..klm}^2}{v} - \sum_{k,l} \frac{x_{..kl.}^2}{vb_{kl}}$
\times Gebiete	$(g-1)(a-1)$	$\sum_{i,k} \frac{x_{i.k..}^2}{v_i b_{k.}} - \sum_i \frac{x_{i....}^2}{sv_i} - \sum_k \frac{x_{..k..}^2}{vb_{k.}} + \frac{x_{.....}^2}{vs}$
\times Gebiete	$(v-g)(a-1)$	$\sum_{i,j,k} \frac{x_{ijk..}^2}{b_{k.}} - \sum_{i,j} \frac{x_{ij...}^2}{s} - \sum_{i,k} \frac{x_{i.k..}^2}{v_i b_{k.}} + \sum_i \frac{x_{i....}^2}{sv_i}$
Regionen \times Orte	$(g-1)(p-a)$	$\sum_{i,k,l} \frac{x_{i.kl.}^2}{v_i b_{kl}} - \sum_{k,l} \frac{x_{..kl.}^2}{vb_{kl}} - \sum_{i,k} \frac{x_{i.k..}^2}{v_i b_{k.}} + \sum_k \frac{x_{..k..}^2}{vb_{k.}}$
Bestände \times Orte	$(v-g)(p-a)$	$\sum_{i,j,k,l} \frac{x_{ijkl.}^2}{b_{kl}} - \sum_{i,j,k} \frac{x_{ijk..}^2}{b_{k.}} - \sum_{i,k,l} \frac{x_{i.kl.}^2}{v_i b_{kl}} + \sum_{i,k} \frac{x_{i.k..}^2}{v_i b_{k.}}$
Fehler	$(v-1)(s-p)$	$\sum_{i,j,k,l,m} x_{ijklm}^2 - \sum_{i,j,k,l} \frac{x_{ijkl.}^2}{b_{kl}} - \sum_{k,l,m} \frac{x_{..klm}^2}{v} + \sum_{k,l} \frac{x_{..kl.}^2}{vb_{kl}}$

NB. Der ij -te Bestand ist im klm -ten Block einmal und nur einmal vertreten.

v_i = Zahl der Bestände der i -ten Region
 g = Zahl der Regionen
 v = Zahl der Bestände insgesamt
 b_{kl} = Zahl der Blocks am l -ten Ort im k -ten Gebiet
 $b_{k.}$ = Zahl der Blocks im k -ten Gebiet insgesamt
 s = Zahl der Blocks insgesamt
 p = Zahl der Orte insgesamt
 a = Zahl der Gebiete

Quadrate wäre nun recht schwierig und zeitraubend, daher wurde ein vereinfachtes Verfahren angewandt, das dementsprechend auch nur näherungsweise Ergebnisse liefern dürfte. Und zwar wurden in völliger Analogie zur balancierten Varianzanalyse, d. h. unter formaler Übertragung

der Regeln für die Schätzfunktionen von Summenquadraten auf den hier vorliegenden komplizierteren Fall die Summenquadrate nach der sog. Methode I von HENDERSON (1953) geschätzt. Die Tab. 21 gibt eine Übersicht über die verwendeten Schätzfunktionen. HARVEY (1960) stellte fest, daß diese Methode ganz generell gewisse Unzulänglichkeiten aufweist, indem sie vor allen Dingen nicht voll effizient ist. Man wird also bei Anwendung dieser Methode desto größere Nachteile in der Zuverlässigkeit aller Schätzungen auf sich nehmen müssen, desto mehr die tatsächlich gegebenen Stichprobenumfänge vom völlig balancierten Fall abweichen. Sicher ist man infolgedessen gehalten, die Zahl der Orte pro Gebiet möglichst gleich zu wählen. Daß in die Varianzanalysen nach Modell II nicht nur 4 Blocks pro Versuchsort, sondern alle, d. h. 4 oder 6 Blocks pro Versuchsort eingingen, mag die Verhältnisse nicht mehr zusätzlich komplizieren. Es liegt auf der Hand, daß diese Methode keine F-Tests zuläßt.

Unabhängig von der Schätzung der Summenquadrate nach dieser oder nach genaueren Methoden beschrieb HICKMAN (1963) ein Verfahren, mit dem sich selbst für das komplizierteste varianzanalytische Modell mit relativ einfachen Mitteln die Erwartungswerte der Mittelquadrate ableiten lassen. Die Varianzkomponenten sind in diesem Zusammenhang erst die eigentlich interessierenden Schätzungen. Für das Modell II sind die nach der erwähnten Methode abgeleiteten Erwartungswerte in Tabelle 22 wiedergegeben. Insgesamt wurden 100 Koeffizienten auf ihre Verschiedenheit von Null untersucht und die von Null verschiedenen Koeffizienten mit Zeilen- und Spaltenindizes des verbleibenden Gleichungssystems der Tabelle 22 versehen. Man kann sich leicht vergewissern, daß im balancierten Fall, d. h.

wenn v = Zahl der Bestände je Region;
 g = Zahl der Regionen;
 gv = Zahl der Bestände insgesamt;
 r = Zahl der Blocks je Ort;
 p = Zahl der Orte je Gebiet;
 pr = Zahl der Blocks je Gebiet;
 a = Zahl der Gebiete;
 apr = Zahl der Blocks insgesamt,

sich die Koeffizienten zu denen eines ausgewogenen partiell hierarchischen Versuchsplans vereinfachen. Sie werden spaltenweise gleich $k_2 = r$; $k_3 = vr$; $k_4 = pr$; $k_5 = vpr$; $k_6 = apr$; $k_7 = vapr$.

Im Abschnitt A der Tabelle 23 sind die 13 Versuchsorte zunächst ganz überschlägig nach geographischen Gesichtspunkten in Gebiete unterteilt. Die eingeklammerten arabischen Ziffern (1), (2), usw. bezeichnen jeweils eine Fallunterscheidung, für die eine Varianzanalyse nach Modell II berechnet wurde und auf die im nächsten Kapitel Bezug genommen werden wird. Die Aufteilung (1) berücksichtigt 5 sogenannte „Wuchsgebiete“: Gebiet 1 umfaßt die vermutlich in einem mehr kontinentalen Klimabereich gelegenen Versuchsflächen bei Ingolstadt in Oberbayern und in Berlin. Die drei restlichen süddeutschen Versuchsflächen wurden in Gebiet 2 zusammengefaßt. Das Gebiet 3 umfaßt die beiden westdeutschen Teilversuche bei Kleve und bei Mettlach, wobei der Versuch 9 mit dem Versuch 11 zu einem besonderen Gebiet 4 zusammengeschlagen wurde. Das Gebiet 5 bezeichnet schließlich die vier am nördlichsten gelegenen Versuchsflächen. Die Aufteilung (2) besagt das gleiche mit der Ausnahme, daß der im östlichen Holstein gelegene Teilversuch 2 unter Vernachlässigung seiner sehr nördlichen Lage entsprechend seiner ebenfalls mehr kontinentalen Klimatönung den Versuchsorten 3 und 5 beigegeben

wurde. Die Aufteilung (3) schließlich nimmt eine Zweiteilung der 13 Versuchsorte entsprechend ihrer Breitengrade vor.

Unter B wurden die Versuchsorte nach Maßgabe ihrer Seehöhe, ihrer Niederschlagsmenge und ihrer Jahresmitteltemperatur (vgl. die Rangziffern in *Tabelle 10*) auf jeweils drei Gebiete verteilt. Die örtliche Ermittlung aktueller Klimawerte verbot sich wegen zu hoher Kosten, so daß auf die langjährigen Mittel nächstgelegener Wetterstationen ausgewichen werden mußte.

Unter C wurden die auf schweren Böden einerseits und auf leichten Böden andererseits gepflanzten Teilversuche als zwei Gebiete aufgefaßt; diese Aufteilung besagt indessen nicht viel Neues, da in Süddeutschland vorwiegend schwere Böden, in Norddeutschland aber vorwiegend leichte Böden erfaßt wurden, und der einzige Unterschied gegenüber (3) in der Vertauschung der Versuchsorte 2 und 6 besteht.

Die sechs Varianzanalysen (8) bis (13) stützen sich nun auf die Bildung von zwei bis sechs Gebieten jeweils möglichst ähnlicher Zahl von Versuchsorten. Ein etwaiger Trend im gegenseitigen Größenverhältnis der vier Varianzkomponenten für Interaktionsvarianzen sollte die Feinheit der Reaktion des Versuchsmaterials auf die Gebiete anzeigen, die nur zwei Versuchsorte ganz ähnlicher mittlerer Leistung oder sechs bis sieben Versuchsorte mit zwangsläufig stärker verschiedener Leistung umfassen. In (12) und (13) wurde die Sechstelung des Versuchsgebiets variiert, indem einmal die drei Versuche mit dem geringsten Mittel, zum anderen die drei Versuche mit dem höchsten Mittelwert zusammengefaßt wurden. Diese Aufteilungen unter D erfolgten also nicht nach Merkmalen des Milieus der Versuchsorte, sondern nach Merkmalen der auf ihnen stockenden Versuchspflanzen. Die Auffindung der Ränge der Versuchsorte stößt kaum auf Schwierigkeiten, da infolge der erhöhten Rechengenauigkeit elektronischer Rechenanlagen kaum einmal zwei oder gar mehr Versuchsorte gleiche Ränge aufweisen werden.

Für die beiden „zwischen Versuchsorten“ nicht vollständig zur Baumhöhe im Alter 6 korrelierten Merkmale Brusthöhendurchmesser und Mortalität im Alter 9 wurden unter E sechs weitere Gebietsaufteilungen vorgenommen. Nur erfolgte die Zusammenstellung zu den Gebieten (siehe oben unter D) nicht nach den Rängen in diesen beiden Merkmalen Brusthöhendurchmesser bzw. Mortalität, sondern unter Benutzung der Ränge der Versuchsortmittel in der Baumhöhe. Bei nicht vollständiger Korrelation (vollständig wäre $r = \pm 1$) der Durchmesser und der Mortalität zur Baumhöhe konnte es sein, daß auch hinsichtlich der Verursachung von Interaktionen die Baumhöhen im Alter 6 eine andere Stratifizierung des gesamten Versuchsgebietes bewirkten.

Im dritten Teil der Untersuchung der Umweltinteraktionen schließlich wurde das Verhalten der 24 Herkunftsfamilien auf den 13 Versuchsorten als ein Satz 13 verschiedener Merkmale betrachtet und alle möglichen Produktmoment-Korrelationen zwischen diesen 13 Variablen errechnet. Das Datenmaterial für diese Korrelationsmatrix stützte sich zur Gleichhaltung der Fehlervarianzen auf die Mittelwerte über jeweils 4 Blocks. Wie im vorigen Abschnitt (varianzanalytische Behandlung nach Modell II) sollte das Versuchsmaterial

Tab. 22. — Erwartungswerte für die Mittelquadrate in den Varianzanalysen nach Modell II

Variations- ursache	E (MQ)		
Regionen	$\sigma_E^2 + k_{12}\sigma_{BO}^2 + k_{13}\sigma_{RO}^2 + k_{14}\sigma_{BG}^2 + k_{15}\sigma_{RG}^2 + k_{16}\sigma_B^2 + k_{17}\sigma_R^2$		
Bestände	$\sigma_E^2 + k_{22}\sigma_{BO}^2$	$+ k_{24}\sigma_{BG}^2$	$+ k_{26}\sigma_B^2$
Regionen \times Gebiete	$\sigma_E^2 + k_{32}\sigma_{BO}^2 + k_{33}\sigma_{RO}^2 + k_{34}\sigma_{BG}^2 + k_{35}\sigma_{RG}^2$		
Bestände \times Gebiete	$\sigma_E^2 + k_{42}\sigma_{BO}^2$	$+ k_{44}\sigma_{BG}^2$	
Regionen \times Orte	$\sigma_E^2 + k_{52}\sigma_{BO}^2 + k_{53}\sigma_{RO}^2$		
Bestände \times Orte	$\sigma_E^2 + k_{62}\sigma_{BO}^2$		
Fehler	σ_E^2		
worin:			
$k_{12} = k_{22} = q$	$k_{32} = k_{42} = \frac{1}{a-1}(z-q)$	$k_{52} = k_{62} = \frac{1}{p-a}(s-z)$	
$k_{13} = tk_{12}$	$k_{33} = tk_{32}$	$k_{53} = tk_{52}$	
$k_{14} = k_{24} = w$	$k_{34} = k_{44} = \frac{1}{a-1}(s-w)$		
$k_{15} = tk_{14}$	$k_{35} = tk_{34}$		
$k_{16} = k_{26} = s$	$k_{17} = ts$		
$q = \frac{\sum_k \sum_l b_{kl}^2}{s}$		$z = \sum_k \frac{1}{b_k} \frac{\sum_l b_{kl}^2}{b_k}$	
$w = \frac{\sum_k b_k^2}{s}$		$t = \frac{1}{g-1} \left(v - \frac{\sum_l v_l^2}{v} \right)$	

terial durch sein Wachstum auf den 13 Versuchsorten selbst darüber Auskunft geben, auf welchen Versuchsorten sich ähnliche Herkunftsunterschiede einstellten, welche Versuchsorte also zu Varealen zusammengehören. Es liegt auf der Hand, daß von der reinen Betrachtung einer solchen Korrelationsmatrix keine absolute Klarheit zu erwarten ist. Daher wurde die Auswertung dieser Korrelationsmatrix mit der multiplen Faktorenanalyse versucht. Eine Beschreibung dieser Gruppe statistischer Methoden geben LIENERT (1959) oder die umfangreicheren Werke von THURSTONE (1947) und HARMAN (1960). Im Unterschied zum Hauptanwendungsgebiet dieser Methoden, der Psychologie, sind aber hier die Variablen in keiner Weise definiert; die Interpretation der Faktoren stößt daher auf Schwierigkeiten, die der Psychologe nach sorgfältigem Aufbau einer Testbatterie nicht hat.

Im Prinzip stellt die faktorenanalytische Auswertung eine Suche nach Faktoren, d. h. Ursachen für Korrelationen dar: die Ladung bestimmter Variablen mit gleichen Faktoren sollte die Zusammengehörigkeit der betreffenden Variablen beziehungsweise Versuchsorte zu Varealen anzeigen.

Für die drei Merkmale Baumhöhe nach 6 sowie Brusthöhendurchmesser und Mortalität nach 9 Jahren wurden diese Faktorenanalysen einmal mit den 13 beschriebenen Variablen berechnet. In einem zweiten Durchgang wurden zu diesen 13 Variablen die drei Merkmale Höhenlage, mittlere Jahrestemperatur und mittlerer Jahresniederschlag des Herkunftsorts hinzugenommen. Damit wurde der Möglichkeit Rechnung getragen, daß das Zusammenwirken dieser drei Variablen gewisse Folgen für das Verhalten einer Her-

Tab. 23. — Aufteilung der 13 Versuchsorte in Gebiete

A) nach geographischen Gesichtspunkten												
(1) Wuchsgebiete												
1)	3	5										
2)	4	6	8									
3)	7	10										
4)	9	11										
5)	1	2	12	13								
(2) Wuchsgebiete wie vor, nur Versuch 2 in Gebiet 1, also												
1)	2	3	5									
2)	4	6	8									
3)	7	10										
4)	9	11										
5)	1	2	12	13								
(3) Nord-Süd-Einteilung												
1)	1	2	3	10	11	12	13				(Nord)	
2)	4	5	6	7	8	9					(Süd)	
B) nach klimatischen Gesichtspunkten												
(4) Dreiteilung nach der Seehöhe												
1)	2	3	10	12	13						(25— 52 m)	
2)	1	7	8	11							(276— 425 m)	
3)	4	5	6	9							(480—1040 m)	
(5) Dreiteilung nach der Niederschlagsmenge												
1)	2	3	5	12							(596— 697 mm)	
2)	1	7	10	13							(711— 764 mm)	
3)	4	6	8	9	11						(850—2000 mm)	
(6) Dreiteilung nach der Jahresmitteltemperatur												
1)	5	6	8	9	11						(5,3— 7,0° C)	
2)	2	3	4	13							(7,8— 8,4° C)	
3)	1	7	10	12							(8,7—10,5° C)	
C) nach edaphischen Gesichtspunkten												
(7)	1)	2	4	5	7	8	9				(schwere Böden)	
	2)	1	3	6	10	11	12	13			(leichte Böden)	
D) nach dem Mittelwert der Versuchsorte in dem jeweiligen Merkmal. Die Versuche sind hier nicht mit den laufenden Nummern, sondern mit Rängen (geringstes Versuchsmittel = Rang 1) bezeichnet.												
(8) Zweiteilung												
1)	1	2	3	4	5	6						
2)	7	8	9	10	11	12	13					
(9) Dreiteilung												
1)	1	2	3	4								
2)	5	6	7	8								
3)	9	10	11	12	13							
(10) Vierteilung												
1)	1	2	3									
2)	4	5	6									
3)	7	8	9									
4)	10	11	12	13								
(11) Fünfteilung												
1)	1	2										
2)	3	4										
3)	5	6	7									
4)	8	9	10									
5)	11	12	13									
(12) Sechsteilung												
1)	1	2										
2)	3	4										
3)	5	6										
4)	7	8										
5)	9	10										
6)	11	12	13									
(13) Sechsteilung												
1)	1	2	3									
2)	4	5										
3)	6	7										
4)	8	9										
5)	10	11										
6)	12	13										
E) nach dem Mittelwert der Versuchsorte hinsichtlich der Höhe im Alter 6; Gebietseinteilung wie unter D.												
(14)	wie (8)		(15)	wie (9)								
(16)	wie (10)		(17)	wie (11)								
(18)	wie (12)		(19)	wie (13)								

kunft auf bestimmten, mehr oder minder ähnlichen Versuchsorten unter völlig anderen Klimabedingungen weitab vom natürlichen Habitat hatte.

Schließlich wurde ein stark vereinfachter Versuch unternommen, gewisse Informationen über die genetischen Ursachen der Genotyp-Umwelt-Interaktionen zu erhalten. In Kapitel 5.2 wurde erwähnt, daß infolge möglicher Nichterfüllung gewisser Annahmen für die Varianzanalyse der Nachweis von Herkunftsunterschieden im Mittel aller Versuchsorte mit dem F-Test auf gewisse Schwierigkeiten stößt, und daß gewissermaßen eine Nachprüfung der Ergebnisse solcher möglicherweise nach oben verzerrten F-Tests anhand des verteilungsfreien Tests von FRIEDMAN erfolgen sollte. Bezeichnet man etwa mit x_{ij} eine Kombination zwischen der i-ten Herkunft und dem j-ten Versuchsort, und variieren in der Zwei-Wege-Tafel dieser x_{ij} die Herkünfte zeilen- und die Versuchsorte spaltenweise, so bildet man zum Test auf Verschiedenheit der Herkünfte in jeder Spalte v Ränge (v bezeichnet die Zahl der Herkünfte insgesamt). In der i-ten Zeile dieser Zwei-Wege-Tafel der Ränge r_{ij} ist

$$\sum_j (r_{ij} - r_j)^2 \quad (3)$$

ein Maß dafür, wie stark sich der Rang der i-ten Herkunft von Versuchsort zu Versuchsort verschiebt.*) Die Ausdrücke (3) stehen in gewissem Zusammenhang mit den Stabilitätsparametern von EBERHART und RUSSELL (1966): Eine Herkunft wird dann von Umwelt zu Umwelt geringe Rangverschiebungen aufweisen, wenn die Regression der x_{ij} auf die \bar{x}_j nahe +1 ist und gleichzeitig die Abweichungen von dieser Regression gering sind. Eine solche Regression nahe +1 würde anzeigen, daß das Mittel über alle Blocks der betreffenden Herkunft von Versuchsort zu Versuchsort eine etwa gleiche Differenz zum Versuchsortmittel aufweist. Eine solche Herkunft würde man phänotypisch stabil nennen können. Im Hinblick auf die Auslese von Herkünften wird ein niedriger Wert einer Herkunft in (3) die beiden Informationen gleichzeitig liefern, die der Züchter dann neben dem Mittelwert \bar{x}_i zur Auslese heranzieht, wenn er „Universalsorten“ sucht.

Eine Vorstellung von dem über die Zwei-Wege-Tafel der x_{ij} vorherrschenden Typ der Interaktion vermittelt u. U. die Korrelation (etwa der SPEARMAN'sche Rangkorrelationskoeffizient r_s) zwischen den Ökovalenzen der Herkünfte und ihren Bewertungen in (3). Eine straffe Korrelation mag andeuten, daß vorwiegend die HALDANE'schen Typen 4 bis 6 (HALDANE 1946), also von Umwelt zu Umwelt wechselndes Ausmaß der Herkunftsdifferenzierung bei Änderung der Vorzeichen dieser Differenzen zwischen den einzelnen Herkünften vorliegen; umgekehrt mag eine nur sehr lockere Korrelation anzeigen, daß vorwiegend die Typen 1 bis 3 gegeben sind, sich also die Vorzeichen der Herkunftsdifferenzen nur wenig ändern. Eine straffe Korrelation wäre damit als Verursachung von Interaktionen durch Änderungen in den genetischen Korrelationen zu deuten, eine lockere Korrelation als Verursachung von Interaktionen nur durch Änderungen der genetischen Varianzen von Umwelt zu Umwelt (vgl. ROBERTSON 1959).

6.3 Ergebnisse

6.3.1 Nichtorthogonale Aufteilung der pauschalen Interaktionsvarianz auf die Herkünfte und Versuchsorte

Die in Tabelle 24 wiedergegebenen Ökovalenzen der Herkünfte in drei Merkmalen wurden zu ihrem jeweiligen Mittelwert in Beziehung gesetzt; und zwar entspricht jeder Her-

*) Nur sinnvoll bei Unterstellung etwa gleicher Erwartungen für diese Varianzen.

Tab. 24. — Ökovalenzen der Herkünfte, ausgedrückt als prozentualer Beitrag zur Interaktions-Varianz

Herkunft	Höhe (6)	Durchmesser (9)	Mortalität (9)
1	6,1*	4,9*	4,4*
2	0,9	2,3	3,7
3	4,1	3,7	4,0
4	4,4*	4,6*	5,1*
5	2,9	2,5	3,9
6	2,0	1,4	3,7
7	3,9	3,5	4,2*
8	2,5	2,1	4,3*
9	4,0	3,5	5,2*
10	3,0	4,1	4,4*
12	4,7*	5,3*	5,9*
13	7,7*	6,2*	4,9*
14	6,3*	5,4*	3,3
15	6,8*	6,1*	2,7
16	4,4*	4,9*	4,6*
17	1,2	3,9	3,6
18	2,8	4,7*	4,8*
19	6,3*	5,4*	7,9*
23	3,8	2,9	1,8
20	3,8	2,5	1,2
21	6,4*	8,1*	5,6*
22	4,7*	2,5	2,2
24	4,1	4,5*	3,4
25	3,6	5,2*	5,1*

Überdurchschnittliche Beiträge (gleichbedeutend mit unterdurchschnittlichen Ökovalenzen) sind durch * gekennzeichnet; jedoch ist damit keine Wahrscheinlichkeitsaussage verbunden.

kunft ein erwarteter mittlerer Beitrag zur Interaktionsvarianz von $\frac{1}{24}$ oder 4,17%. Bei allen drei Merkmalen sind die Unterschiede mäßig ausgeprägt. Es fällt jedoch auf, daß sowohl bei der Höhe als auch beim Brusthöhendurchmesser die Herkünfte 5 bis 10, d. i. die Herkünfte aus der Region C, alle unter dem Mittelwert bleiben. Betrachtet man andererseits die Herkünfte 13 bis 15, d. s. die Herkünfte aus Re-

gion E, so haben diese sämtlich überdurchschnittliche Beiträge zur Interaktionsvarianz und damit geringere Ökovalenzen. Wenn es bei Höhe und Durchmesser Regionen mit ausnahmslos relativ hohen, bzw. relativ geringen Ökovalenzen gibt, so sind diese Unterschiede bei der Mortalität nicht so klar ausgeprägt. Bei der Mortalität sind die Ökovalenzen anscheinend zufällig über die Regionen verteilt.

Nachdem schon bei Betrachtung der *Tabelle 24* die geringen Unterschiede zwischen den Ökovalenzen der Herkünfte zu merken sind, so erhebt sich die Frage des statistischen Nachweises dieser Unterschiede. Im ersten Teil der *Tab. 25* wurden nach den beiden in *Kap. 6.2* beschriebenen Verfahren zunächst die Unterschiede zwischen den 24 Herkünften auf Überzufälligkeit untersucht. Mit einer Ausnahme bei der Höhe im Alter von 6 Jahren kommt man unter Verwendung der beiden Tests zu ziemlich ähnlichen Ergebnissen; zusammenfassend läßt sich zu diesem Teil der Tabelle ohne weiteres von homogenen Beiträgen zur Interaktionsvarianz, d. i. im Rahmen der Zufallsgrenzen gleichen Ökovalenzen der 24 Herkünfte sprechen.

Nun ergibt sich aus dem Zusammenhang auch die Prüfung der Unterschiede in den Beiträgen der 13 Versuchsorte zur gesamten Interaktionsvarianz. Diese Unterschiede wurden im zweiten Teil mit beiden Tests untersucht, wobei natürlich wesentlich weniger Freiheitsgrade zur Verfügung stehen als beim Test auf Unterschiede zwischen den Herkünften. Hier zeigt sich — wiederum mit einer nicht zu erklärenden Ausnahme beim Höhenwachstum bis zum Alter von 6 Jahren — in guter Übereinstimmung der beiden Testverfahren, daß die einzelnen Versuchsorte in durchaus unterschiedlicher Weise Interaktionen am Versuchsmaterial hervorgerufen haben. Zeigen die Prüfgrößen der Tests auf Unterschiede zwischen den 24 Herkünften bei der Mortalität besonders gute Anpassung an die Verteilung von χ^2 , so bilden die Prüfgrößen bei den Tests auf Unterschiede zwischen den gleichen Versuchsorten keine solche Ausnahme.

In einer einschlägigen Untersuchung von in Raum und Zeit wiederholten Feldversuchsserien mit Sommerweizen

Tab. 25. — Signifikanztests auf unterschiedliche Beiträge der Herkünfte und Versuchsorte zur Interaktion zwischen Herkünften und Versuchsorten

M e r k m a l	Bartlett's Test		Friedman's Test	
	Chi ²	p	Chi ²	p
1. Unterschiede zwischen den 24 Herkünften				
Höhe Alter 3	35,257*	0,02 < p < 0,05	33,63	0,05 < p < 0,10
Höhe Alter 6	22,253	0,50 < p < 0,70	45,67**	0,001 < p < 0,01
Durchmesser Alter 9	19,552	0,50 < p < 0,70	26,95	0,20 < p < 0,30
Mortalität Alter 6	17,839	0,70 < p < 0,80	17,22	0,70 < p < 0,80
Mortalität Alter 9	16,062	0,80 < p < 0,90	18,70	0,70 < p < 0,80
2. Unterschiede zwischen den 13 Versuchsorten				
Höhe Alter 3	25,810*	0,01 < p < 0,02	20,30	0,05 < p < 0,10
Höhe Alter 6	123,895***	p < 0,001	44,39***	p < 0,001
Durchmesser Alter 9	59,045***	p < 0,001	46,03***	p < 0,001
Mortalität Alter 6	54,676***	p < 0,001	51,24***	p < 0,001
Mortalität Alter 9	29,431**	0,001 < p < 0,01	33,16***	p < 0,001

und Hafer kommt WRICKE (1964) zu dem Ergebnis, daß die jeweils in 2 Versuchsjahren ermittelten Ökovalenzen, d. h. Anteile der Sorten an der Interaktion zwischen Sorten und Orten, nur mäßig schwach korreliert sind. WRICKE (1964) kommt daher zu dem Schluß, daß einjährige Prüfungen zur Schätzung der Ökovalenzen nicht ausreichen. Nun stellen annuelle Pflanzen insofern etwas anderes dar, als jeweils nur der Witterungsablauf einer einzigen Vegetationsperiode auf die Ertragsbildung — den Kornertrag — der Sorten einwirkt. Bei Bäumen als langlebigen Organismen dagegen findet außer den Bodeneigenschaften auch der Ablauf der meteorologischen Daten während des Beobachtungszeitraums von 6 bzw. 9 Jahren seinen Niederschlag im Ertrag der Herkünfte. Eine weitere Schwierigkeit des Vergleichs besteht darin, daß Versuche mit Bäumen nicht in aufeinanderfolgenden Jahren neu begründet werden, sondern daß nur an ein und denselben Versuchspflanzen Schätzungen der Ökovalenzen anhand der Messungen aufeinanderfolgender Aufnahmen vorgenommen werden können. Die Ergebnisse aufeinanderfolgender Aufnahmen sind aber von vornherein umweltkorreliert.

Weiterhin interessiert, ob die phänotypische Stabilität in terminis von Ökovalenzen (für andere derartige Maße vgl. SCHNELL 1967) für verschiedene, hinsichtlich der Mittelwerte nicht korrelierte Merkmale ähnlich sind; ob mit anderen Worten also die Ökovalenzen bezüglich verschiedener nicht korrelierter Merkmale ähnliche Beurteilungen der Herkünfte hinsichtlich der allgemeinen Stabilität erlauben.

Zur Untersuchung dieser Frage wurden alle möglichen Korrelationen zwischen den Ökovalenzen der untersuchten 5 Merkmale in *Tabelle 26* zusammengestellt, und zwar wur-

Tab. 26. — Rangkorrelationen zwischen den Ökovalenzen der Herkünfte in einzelnen Merkmalen (22 Freiheitsgrade)

	Höhe 6	Durchmesser 9	Mort. 6	Mort. 9
Höhe 3	+0,119	—0,070	—0,012	—0,132
Höhe 6		+0,757***	+0,083	+0,267
Durchmesser 9			+0,345	+0,415*
Mort. 6				+0,686***

den aus Gründen der Verteilung hier wie bei WRICKE (1964) die Rangkorrelationskoeffizienten verwendet. In dieser Tabelle zeigt sich die gute Übereinstimmung der Ökovalenzen für das Höhenwachstum bis zum Alter von 6 und das Durchmesserwachstum bis zum Alter von 9 Jahren. Jedoch sind die Ökovalenzen für das Höhenwachstum bis zum Alter von 3 und das bis zum Alter von 6 Jahren so gut wie nicht korreliert; hier scheinen die Interaktionen in einem frühen und in einem späteren Alter verschiedene Ursachen zu haben. Vielleicht kann dieser Umstand durch das für einen großen Teil des Versuchsgebiets extreme Dürrejahr 1959 erklärt werden. Die im Sommer nach der Pflanzung eintretende Dürre bewirkte andere Reaktionen des Höhenwachstums als die dem langjährigen Mittel wieder ähnlicheren Feuchtigkeitsverhältnisse der Folgejahre. Gute Übereinstimmung ergibt sich für die Mortalität im Alter von 6 Jahren und die Aufnahme drei Jahre später: hier liegt die zu erwartende straffe Korrelation vor. Bei der Prüfung der Zusammenhänge zwischen den Baumdimensionen und der Mortalität hat sich lediglich eine Korrelation zwischen Brusthöhendurchmesser und Mortalität im Alter von 9 Jahren eingestellt.

Etwas anders liegen die Verhältnisse, wenn die Beiträge der Versuchsorte zur Interaktionsvarianz in den einzelnen Merkmalen verglichen werden. In *Tabelle 27* zeigen sich die

Tab. 27. — Rangkorrelationen zwischen den Beiträgen der Versuchsorte zur Interaktionsvarianz in einzelnen Merkmalen (11 Freiheitsgrade)

	Höhe 6	Durchm. 9	Mort. 6	Mort. 9
Höhe 3	0,622*	0,504	—0,155	—0,217
Höhe 6		0,888***	—0,342	—0,332
Durchmesser 9			—0,511	—0,453
Mortalität 6				0,833***

Beiträge beim Höhenwachstum im Alter von 3 und 6 Jahren im Gegensatz zu den Ökovalenzen straff positiv korreliert. Die sämtlich negativen, aber nur mäßig straffen Korrelationen der Beiträge der Versuchsorte hinsichtlich Baumdimensionen und Mortalitäten geben auch hier wieder den Hinweis, daß auf verschiedenen Versuchsorten dem Versuchsmaterial bei der Produktion organischer Substanz der überlebenden Pflanzen und der Überlebensfähigkeit selbst unterschiedliche Anpassungsprozesse abverlangt werden.

Zu diesem Zusammenhang ist schließlich darauf hinzuweisen, daß bei Herkünften von Waldbäumen (genauer gesagt Bestandsabsaaten) relativ große genetische Variation der Einzelpflanzen gleicher Versuchsglieder vorliegen muß. Das andere Extrem dürften klonvermehrte Kulturpflanzen bilden, indem sämtliche Versuchspflanzen eines Versuchsglieds dem absolut gleichen Genotyp angehören. Es ist sicher hinsichtlich der Beteiligung der Versuchsglieder an dem gesamten Komplex der Wechselwirkungen festzuhalten, daß Versuchsglieder mit größerer genetischer Vielfalt auch höhere Stabilität oder besser ausgedrückt Plastizität besitzen müssen. Solche Kulturpflanzenarten haben die Möglichkeit, bei der Reaktion auf die an den einzelnen Versuchsorten vorliegenden Milieuverhältnisse hier oder dort etwa durch die besonders lebhaft Förderung bestimmter individueller Genotypen die spezifische Einwirkung des Milieus gewissermaßen abzufedern. Man sollte also von vornherein bei den hier untersuchten Herkünften der Japan-Lärche geringere Unterschiede in der Ökovalenz der Herkünfte feststellen als etwa bei klonvermehrten Sorten wie im Beispiel von Schwarzpappelhybriden (vgl. HATTEMER 1967.*).

Auch die von WRICKE (1964) und von HORN und WRICKE (1964) für deren Versuchsmaterial widerlegte Vermutung, daß Versuchsglieder mit überlegenen Mittelwerten auch geringere Ökovalenzen zeigten, verdient in unserem Zusammenhang einige Beachtung. Diese Vermutung beinhaltet ja nichts anderes, als daß leistungsfähige Herkünfte aus dem Grunde nicht empfohlen werden könnten, weil der Ertrag von Versuchsort zu Versuchsort zu großen Schwankungen unterworfen und der Anbau solcher Herkünfte für den praktischen Forstmann mit zu großen Risiken behaftet ist. Im Falle der 24 Herkünfte der Japan-Lärche betragen nun die Korrelationen zwischen Herkunftsmitteln und Beiträgen zur Interaktion für die Höhe im Alter von 6 Jahren $r = -0,309$ ($r_s = -0,254$), für den Brusthöhendurchmesser im Alter von 9 Jahren $r = -0,481^*$ ($r_s = -0,307$), und für die Mortalität bis zum Alter von 9 Jahren $r = 0,644^{***}$ ($r_s = 0,613^{***}$). Wohlgedenkt gilt diese Korrelation für Mittelwerte und Beiträge zur Interaktionsvarianz; eine negati-

) Anm. d. Verf. nach der Drucklegung: Diese Erwartung ist nur für das Merkmal Brusthöhendurchmesser erfüllt. Die Streuungen der Ökovalenzen in Tab. 10 l. c. mit denen in Tab. 24 der vorliegenden Arbeit lassen sich unter Berücksichtigung ihrer anderen Maßeinheit vergleichen. Dabei stellt sich etwa beim Höhenwachstum der erwähnten Klone signifikant geringere Streuung als bei den hier verwendeten Herkünften heraus ($F = 2,78^$ mit 23 bzw. 15 Freiheitsgraden).

ve Korrelation deutet somit einen positiven Zusammenhang zwischen Mittelwerten und Ökovalenzen an. In Übereinstimmung mit den von WRICKE (1964) gefundenen Korrelationen sind für Baumhöhe und Durchmesser in terminis der verlässlicheren Rangkorrelationen keine Beziehungen nachzuweisen. Die signifikante Korrelation bei der Mortalität besagt jedoch, daß hier mit einiger Sicherheit Sorten mit hoher Mortalität geringe Ökovalenzen besitzen. Dies scheint auch insofern einleuchtend, als Herkünfte mit einem allgemeinen Trend zu starkem Pflanzenausfall in Abhängigkeit von den speziellen Milieubedingungen diesen Trend nur mäßig gut beibehalten. Haftet also einer Herkunft nur geringe Überlebensfähigkeit an, so findet diese mangelnde Eignung in einer gewissen Labilität dieser Eigenschaft ihre Ergänzung.

Am Schluß dieses Kapitels sei noch kurz auf die Frage eingegangen, wodurch die einzelnen Versuchsorte in so ausgeprägt verschiedenem Umfang Interaktionen am Versuchsmaterial hervorrufen. Hin und wieder wird in der Praxis die Frage laut, ob man Sortenversuche und damit auch Herkunftsversuche ganz allgemein auf guten oder schlechten Standorten anlegen sollte. Man könnte sich ja vorstellen, daß sowohl auf besonders förderlichen als auch auf besonders leistungsschwachen Standorten eine besonders lebhaft differenzierung des Versuchsmaterials eintritt, indem auf besonders guten Standorten gewisse Herkünfte die vorherrschenden guten Standortverhältnisse in optimaler Weise ausnutzen können, oder in dem auf leistungsschwachen Standorten die „anspruchsvollen“ Herkünfte in drastischer Weise versagen. Die Behandlung dieser Frage setzt voraus, daß die einzelnen Versuchsorte in unterschiedlicher Weise Beiträge zu den Interaktionen liefern würden.

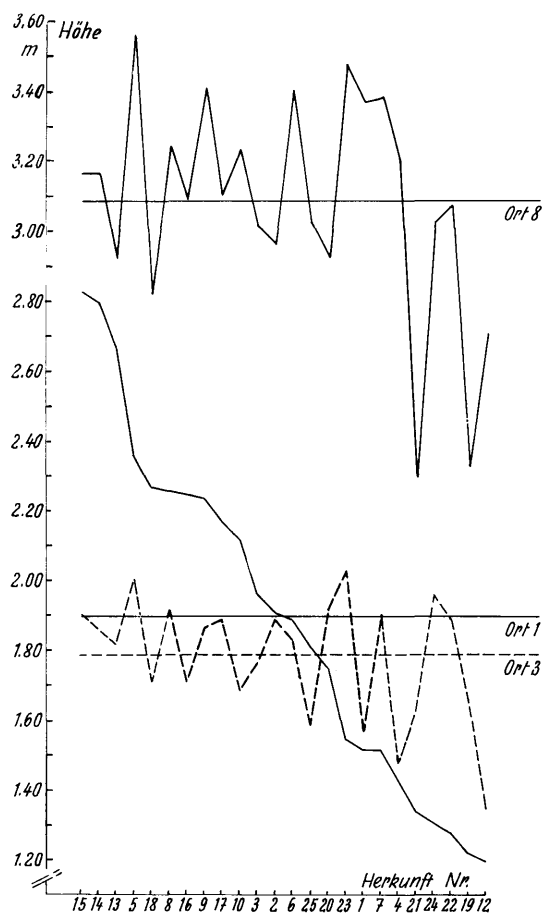


Abb. 3. — Baumhöhen der Herkünfte an drei Versuchsorten.

Die Abb. 3 verdeutlicht die Auswirkung der Interaktionen auf die generelle Beurteilung des Höhenwachstums von Herkünften an drei Versuchsorten. Hinsichtlich der Versuchsmittel stellen diese Orte keineswegs die Extreme dar, wie aus Tab. 11 hervorgeht. Jedoch wurden auf den drei Versuchen ganz verschiedene genetische Varianzen geschätzt: Die auf der Abszissenachse abgetragenen Herkunftsmittel sind geordnet nach dem Mittelwert auf dem Versuch 1, der die größte Differenzierung bewirkte. Ort 3 mit einem ganz ähnlichen Mittelwert zeigt im Gegensatz hierzu die geringsten Unterschiede, während Ort 8 mit einem recht hohen Versuchsmittel mittlere Ausprägung der Herkunftsunterschiede aufweist. Die graphische Darstellung weist auf die Notwendigkeit hin, bei der Auslese Versuchsorte mit atypischen Ergebnissen gesondert zu betrachten.

Am vorliegenden Material kann zudem untersucht werden, ob gewisse Korrelationen zwischen den Versuchsortmitteln und den Beiträgen dieser Versuchsorte zur Interaktionsvarianz bestehen. Für die 3 wichtigsten Merkmale lauten diese Korrelationen (Produktmomentkorrelationen zwischen den Versuchsortmitteln, also den \bar{x}_j und den Quadratwurzeln aus den Mittelquadraten „zwischen allen Herkünften“) bei der Baumhöhe nach 6 Jahren $r = 0,305$, für den Durchmesser $r = -0,008$ und für die Mortalität $r = -0,450$. Es scheint im allgemeinen also kein solcher Zusammenhang vorzuliegen; auch für die Mortalität ist bei den 11 Freiheitsgraden die Korrelation nicht zu sichern. Der Forstpflanzenzüchter hat nun nicht die Möglichkeit, durch die systematische Erkundung von Zucht- und Prüforten mit der Zeit und für bestimmte botanische Arten (vgl. FINNEY 1964) diejenigen Orte auszuschneiden, auf denen die Unterschiede zwischen den Herkünften besonders wenig repräsentativ sind. Ein anderer Weg wäre, bei der Selektion die Abweichungen der x_{ij} von den \bar{x}_j allenfalls mit Gewichten w_j in Form der Reziprokwerte der Beiträge der Versuchsorte zur Interaktionsvarianz auszustatten. Die einzige Möglichkeit für ihn besteht aber wahrscheinlich darin, die Versuchsorte möglichst repräsentativ auf das Gebiet der zukünftigen Verwendung zu verteilen. Das vorliegende Ergebnis ist ein Hinweis in der Richtung, daß man sich bei der Verteilung von Prüforten im Rahmen einer Feldversuchsserie nicht vorrangig um die zu erwartenden Wuchsverhältnisse zu sorgen braucht. Die Folgerungen aus den Ergebnissen des nächsten Kapitels belegen dies deutlicher.

6.3.2 Ergebnisse der Varianzanalysen nach Modell II

Wie im Kap. 6.2 bereits erwähnt, wurden in diesen varianzanalytischen Auswertungen nicht nur die Gruppierung bei den Herkünften, sondern — nach der Methode von Versuch und Irrtum — auch bei den Versuchsorten geprüft. Da in diesen Auswertungen Signifikanztests keine Rolle spielen, wurden hier nicht nur vier Blocks pro Versuchsort einbezogen, sondern grundsätzlich alle Blocks. Dies ergibt eine Gesamtzahl von 1776 Parzellen. In den Tabellen 28 bis 30 wird in der ersten Spalte unter a die Zahl der ausgeschiedenen Gebiete angegeben. In der zweiten Spalte bezieht sich die Nummer auf die eingeklammerten arabischen Ziffern der Tabelle 23, also auf die betreffende Fallunterscheidung bei der Varianzanalyse. Der Schätzwert für den Versuchsfehler in der dritten Spalte ist für alle Varianzanalysen natürlich konstant und wird nur in der ersten Zeile eigens aufgeführt.

Die Benennung der Varianzkomponenten in Tab. 28 und den beiden folgenden Tabellen ist die gleiche wie in Tab. 22;

Tab. 28. — Höhe im Alter 6 (1776 Parzellen); Varianzkomponenten aus den 13 Varianzanalysen nach Tab. 23

a	Nr.	s ² _E	s ² _{BO}	s ² _{RO}	s ² _{BG}	s ² _{RG}	s ² _B	s ² _R
5	1	923,7	154,6	159,3	0	0	232,5	140,3
5	2		155,6	117,8	0	28,9	232,3	133,2
2	3		133,3	128,4	6,0	26,7	226,4	124,7
3	4		132,6	155,0	5,4	0	227,4	142,2
3	5		148,8	111,5	0	43,1	234,0	125,2
3	6		153,5	121,0	0	30,0	235,9	128,8
2	7		139,7	122,5	0	37,3	232,0	120,0
2	8		118,2	152,1	34,3	0	213,2	145,5
3	9		110,9	133,3	35,8	13,0	219,0	133,5
4	10		126,4	152,3	12,5	0	226,8	139,6
5	11		88,3	191,4	56,1	0	221,2	145,3
6	12		82,2	156,6	60,5	0	222,9	138,9
6	13		96,7	123,7	44,2	21,0	224,8	135,1
Mittel		923,7	127,8	139,3	25,2	12,7	226,8	134,8

da es sich um Schätzwerte handelt, wurde σ^2 durch s^2 ersetzt: s^2_E Versuchsfehler, s^2_{BO} Interaktion zwischen Beständen gleicher Regionen und Versuchsorten gleicher Gebiete, s^2_{RO} Interaktion zwischen Regionen und Versuchsorten gleicher Gebiete, s^2_{BG} Interaktion zwischen Beständen gleicher Regionen und Gebieten, s^2_{RG} zwischen Regionen und Gebieten, s^2_B Varianz zwischen Beständen gleicher Regionen, s^2_R Varianz zwischen Regionen.

Zunächst sei vorweggenommen, daß in den letzten beiden Spalten das Größenverhältnis von s^2_B und s^2_R überall etwa gleich ist: eine Varianzkomponente für die Unterschiede zwischen den Regionsmitteln ist zwar überall mit naturgemäß sehr ähnlichen Schätzwerten nachzuweisen, jedoch übertrifft s^2_B den Schätzwert s^2_R konsistent um mehr als die Hälfte.

Die vier unterschiedenen Interaktionsvarianzen sowie die Unterschiede zwischen Regionen und zwischen Herkunftsn gleicher Regionen selbst zeigen für die Höhe im Alter von 6 Jahren in Tab. 28 bei allen 13 Varianzanalysen ein ungefähr gleiches Bild.

In den Spalten für s^2_{BG} und s^2_{RG} fallen einige Nullen auf; in diesen Fällen wurden negative Varianzkomponenten geschätzt, jedoch waren alle diese Schätzwerte nahe Null. Die Mittelwerte in der letzten Zeile dieser beiden Spalten zeigen, daß die versuchte Ausscheidung von Vareaalen im großen ganzen unwirksam geblieben ist: die Werte von 25,2 und 12,7 liegen in ihrer Größenordnung weit unter denen von 127,8 für s^2_{BO} und 139,3 für s^2_{RO} . Weder zwischen den Regionsmitteln noch zwischen den Herkunftsn gleicher Regionen kam es zu einigermaßen gleichsinnigen Reaktionen auf die ausgeschiedenen Gebiete. In einigen Fällen zwar übersteigt s^2_{RG} bei weitem die Schätzwerte für s^2_{BG} , jedoch läßt sich hierin schwerlich eine Regel herausfinden. Es sei lediglich festgehalten, daß unter bestimmten Konstellationen eine Interaktion des Versuchsmaterials auf Gebiete vorliegen kann, daß sie aber im vorliegenden Fall statistisch nicht nachzuweisen und sehr von der jeweiligen Gebietsausscheidung abhängt. In den Spalten für s^2_{BO} und s^2_{RO} scheint jedoch ein Nachweis dafür vorzuliegen, daß seitens des Versuchsmaterials die Berücksichtigung der Gruppierung durchaus berechtigt gewesen ist. Im Durchschnitt der 13 Varianzanalysen ist für die Regionen des natürlichen Verbreitungsgebiets mehr Interaktion mit den hinsichtlich der Verursachung solcher Interaktionen als gleich zu betrachtenden Versuchsorten nachzuweisen oder festzustellen als für Bestände gleicher Regionen. Es scheint also durchaus ein Effekt der geographischen Variation der-

art vorzuliegen, daß für Bestände gleicher Regionen ähnliche Anpassungsvorgänge an das Milieu der Anbauorte zu beobachten sind.

Die Ergebnisse für die Baumhöhen im Alter von 6 Jahren werden im großen ganzen durch die Ergebnisse beim Brusthöhendurchmesser im Alter von 9 Jahren (Tab. 29) unterstützt. Auch die zusätzliche Gruppierung der Versuchsorte nach den mittleren Baumhöhen ergab im wesentlichen nichts Neues. Die Mortalität bis zum Alter von 9 Jahren (Tab. 30) zeigt wiederum ähnliche Resultate. Nur war hier offensichtlich der Versuch einer mehr oder weniger willkürlichen Ausscheidung von Vareaalen noch weniger vom Erfolg gekrönt: Das Größenverhältnis von s^2_{BO} und s^2_{RO} zu den Varianzkomponenten s^2_{BG} und s^2_{RG} erscheint hier besonders weit. Auch sind die Unterschiede zwischen den Regionen (s^2_B) im Verhältnis zu den Unterschieden zwischen Herkunftsn gleicher Regionen (s^2_R) etwas deutlicher ausgeprägt.

Tab. 29. — Durchmesser im Alter 9 (1776 Parzellen) Varianzkomponenten aus den 19 Varianzanalysen nach Tab. 23

a	Nr.	s ² _E	s ² _{BO}	s ² _{RO}	s ² _{BG}	s ² _{RG}	s ² _B	s ² _R
5	1	59,35	8,02	11,00	0	0	12,95	10,06
5	2		8,41	9,54	0	0	13,00	9,77
2	3		5,98	8,07	2,30	0,74	11,73	9,25
3	4		6,59	8,32	0,85	0,21	12,56	9,54
3	5		8,64	7,77	0	0,97	13,36	9,33
3	6		8,24	8,18	0	0,40	13,21	9,49
2	7		6,11	7,99	2,02	0,89	11,87	9,19
2	8		6,04	9,02	2,17	0	11,79	10,09
	14		6,04	9,02	2,17	0	11,79	10,09
3	9		5,54	8,67	2,32	0	12,14	9,68
	15		0,29	7,48	1,26	1,39	12,44	9,20
4	10		4,50	9,75	3,35	0	12,15	9,91
	16		6,94	8,53	0,32	0	12,74	9,62
5	11		6,28	8,17	1,08	0,35	12,65	9,55
	17		5,37	9,64	3,12	0	12,50	9,80
6	12		7,76	9,05	0	0	12,87	9,67
	18		5,66	8,20	1,72	0,30	12,62	9,57
6	13		4,77	10,94	2,70	0	12,54	9,87
	19		5,23	6,70	2,19	1,97	12,59	9,40
Mittel		59,35	6,1	8,7	1,4	0,4	12,5	9,6

Tab. 30. — Mortalität bis zum Alter 9 (1776 Parzellen) Varianzkomponenten aus den 19 Varianzanalysen nach Tab. 23

a	Nr.	s ² _E	s ² _{BO}	s ² _{RO}	s ² _{BG}	s ² _{RG}	s ² _B	s ² _R
5	1	120,3	14,40	12,12	0	4,80	6,06	3,41
5	2		14,01	14,12	0	2,35	5,97	3,81
2	3		10,42	18,02	5,22	0	3,40	5,79
3	4		11,49	17,77	2,39	0	5,15	4,79
3	5		13,97	15,57	0	0,79	6,14	3,92
3	6		12,87	18,56	0,45	0	5,71	5,08
2	7		11,76	17,61	2,67	0	4,61	5,40
2	8		10,42	18,02	5,22	0	3,40	5,79
	14		12,23	15,11	1,81	1,94	4,99	3,23
3	9		14,11	15,96	0	0,26	6,20	4,06
	15		10,56	14,41	3,69	2,43	4,79	3,45
4	10		11,19	18,62	2,50	0	5,35	4,74
	16		11,04	17,24	2,68	0	5,32	4,40
5	11		9,33	11,99	4,54	4,87	5,17	3,42
	17		11,44	10,90	2,05	6,11	5,55	3,27
6	12		8,21	15,65	5,57	0,55	5,26	4,08
	18		13,63	13,26	0	3,22	5,89	3,80
6	13		11,14	19,70	2,28	0	5,62	4,52
	19		13,77	10,57	0	6,19	5,90	3,52
Mittel		120,3	11,9	15,8	1,9	2,3	5,3	4,2

Die Ergebnisse der Varianzanalysen nach Modell II lassen sich danach so zusammenfassen:

- 1. Nach dem Ergebnis dieser Feldversuchsserie ist eine Differenzierung der Mittelwerte der Regionen des natürlichen Verbreitungsgebiets in gewissem Umfang nachweisbar.
- 2. Die Interaktionen lassen sich lediglich im Hinblick auf die Gruppierung der Versuchsglieder analysieren; die Gruppierung der Versuchsorte zu Gebieten war im allgemeinen unwirksam.

Außer den hier gebildeten Gebieten läßt sich natürlich eine große Zahl weiterer Gebiete vorstellen, namentlich wenn man zusätzlich Gebiete stark verschiedenen Umfangs zuläßt. Jedoch fehlt hierfür vorerst eine biologische Begründung und das Aufsuchen von Varealen erscheint auf diese Weise ganz allgemein wenig erfolgversprechend.

6.3.3 Multiple Faktorenanalysen

In den Korrelationsmatrizen der Tabellen 31 bis 33 erscheinen in den ersten 13 Zeilen bzw. den ersten 12 Spalten die Korrelationen aller Herkunftsmittel auf verschiedenen Paaren von Versuchsorten. Im Falle der Baumhöhen im Alter von 6 Jahren (Tab. 31) sind diese Korrelationen im allgemeinen positiv. Die einzige Ausnahme besteht in der Zeile 1, d. h. für den Versuchsort mit der größten Differenzierung der Herkunftsmittel hinsichtlich der Baumhöhe überhaupt. Wenn diese Korrelationen auch fast alle positiv sind,

so ist doch ein großer Teil nahe Null und nicht signifikant. Es findet sich also hier eine Bestätigung dafür, daß durch das Auftreten von Interaktionen die einzelnen Versuchsorte durchaus unterschiedliche Ergebnisse über die Unterschiede zwischen den Herkünften erbringen.

In Tabelle 32 sind im Falle der Brusthöhendurchmesser ebenfalls alle Korrelationskoeffizienten bis auf zwei Ausnahmen positiv. In Tabelle 33 zeigt sich jedoch bei der Mortalität die Auswirkung der vergleichsweise größeren Interaktionsvarianzen: die positiven Korrelationen sind im allgemeinen wesentlich geringer, und es treten eine ganze Reihe von negativen Korrelationskoeffizienten auf. Das hieße, daß die Ergebnisse bestimmter Versuche Widersprüche zu den Ergebnissen anderer Versuche zeigen.

Wie wenig straff die Herkunftsmittel auf den einzelnen Versuchsorten miteinander korreliert sind, zeigen auch Schätzungen des KENDALL'schen Konkordanzmaßes W (SIEGEL 1956). Diese Statistik nimmt Werte zwischen 0 (keine Übereinstimmung) und 1 (völlige Übereinstimmung) an und steht in linearer Beziehung zum Mittelwert aller

(p/2)

denkbaren Rangkorrelationen. Für die Baumhöhe nach 6 Jahren ergibt sich $W = 0,432^{***}$ ($r_s = 0,385$), für den Durchmesser nach 9 Jahren $W = 0,424^{***}$ ($r_s = 0,376$) und schließlich für die Mortalität $W = 0,182$ ($r_s = 0,114$). Für die Baumdimensionen beträgt die durchschnittliche Korrelation fast

Tab. 31. — Korrelationen der 24 Herkunftsmittel der Baumhöhen im Alter 6 an den 13 Versuchsorten (Merkmale 1—13), der Höhenlage (Merkmal 14), der mittl. Jahrestemperatur (15) und des Jahresniederschlags (16) am Herkunftsort.

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	0,18	0,38	0,02	0,21	-0,22	0,13	0,34	0,60	0,47	0,45	0,17	0,60	-0,11	0,25	-0,07
2		0,31	0,61	0,60	0,22	0,51	0,65	0,37	0,60	0,46	0,62	0,49	-0,29	0,40	-0,51
3			0,08	0,42	0,13	0,50	0,46	0,50	0,33	0,63	0,36	0,57	-0,18	0,17	-0,15
4				0,65	0,44	0,16	0,66	0,48	0,47	0,50	0,55	0,43	-0,39	0,52	-0,63
5					0,33	0,34	0,63	0,56	0,57	0,69	0,48	0,47	-0,54	0,63	-0,54
6						0,22	0,54	0,03	0,22	0,50	0,61	0,24	0,04	0,04	-0,16
7							0,36	0,36	0,48	0,46	0,44	0,35	-0,17	0,04	-0,11
8								0,61	0,59	0,79	0,73	0,82	-0,29	0,45	-0,49
9									0,71	0,65	0,46	0,72	-0,54	0,67	-0,49
10										0,52	0,55	0,54	-0,46	0,52	-0,30
11											0,71	0,78	-0,35	0,45	-0,46
12												0,53	-0,41	0,49	-0,58
13													-0,38	0,50	-0,37
14														-0,87	0,50
15															-0,61

Kleinste signifikante Korrelationskoeffizienten für 22 Freiheitsgrade: 0,40*, 0,52**, 0,63***.

Tab. 32. — Korrelationen der 24 Herkunftsmittel der Brusthöhendurchmesser im Alter 9 an den 13 Versuchsorten (Merkmale 1—13), der Höhenlage (Merkmal 14), der mittl. Jahrestemperatur (15) und des Jahresniederschlags (16) am Herkunftsort.

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	0,27	0,52	0,04	0,16	0,19	0,16	0,48	0,50	0,61	0,58	0,27	0,48	-0,13	0,23	-0,14
2		0,01	0,62	0,68	0,05	0,32	0,68	0,66	0,61	0,34	0,59	0,68	-0,39	0,56	-0,69
3			-0,17	0,19	-0,23	0,35	0,41	0,39	0,35	0,75	0,40	0,44	0,06	-0,09	-0,05
4				0,65	0,22	0,28	0,48	0,55	0,32	0,24	0,39	0,37	-0,44	0,49	-0,71
5					0,07	0,50	0,66	0,75	0,63	0,50	0,45	0,60	-0,64	0,66	-0,58
6						0,06	0,35	0,02	0,03	0,14	0,27	0,21	-0,03	0,10	-0,17
7							0,40	0,39	0,38	0,43	0,43	0,48	-0,24	0,12	-0,16
8								0,74	0,74	0,76	0,83	0,86	-0,37	0,46	-0,59
9									0,78	0,71	0,61	0,76	-0,61	0,71	-0,63
10										0,56	0,54	0,65	-0,53	0,58	-0,36
11											0,70	0,72	-0,35	0,39	-0,49
12												0,75	-0,42	0,46	-0,66
13													-0,42	0,44	-0,53
14														-0,87	0,50
15															-0,61

Kleinste signifikante Korrelationskoeffizienten für 22 Freiheitsgrade: 0,40*, 0,52**, 0,63***.

Tab. 33. — Korrelationen der 24 Herkunftsmittel der Mortalität im Alter 9 an den 13 Versuchsorten (Merkmale 1–13), der Höhenlage (Merkmal 14), der mittl. Jahrestemperatur (15) und des Jahresniederschlags (16) am Herkunftsort.

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	-0,08	0,24	-0,08	0,24	-0,20	0,19	-0,01	0,50	0,16	0,13	-0,29	-0,21	0,33	-0,21	0,12
2		0,26	-0,28	-0,04	0,13	-0,32	-0,03	-0,14	-0,15	-0,28	0,43	0,03	0,17	-0,37	0,44
3			-0,03	0,27	0,09	0,29	0,18	0,25	0,07	0,23	0,03	0,16	0,03	-0,12	0,21
4				0,33	0,16	0,34	0,27	-0,01	0,21	0,01	-0,27	-0,04	-0,19	0,21	-0,16
5					0,11	0,44	0,39	0,49	0,48	0,38	-0,13	0,22	-0,15	0,20	-0,20
6						0,08	0,24	0,08	0,23	0,10	0,44	0,04	-0,01	0,04	0,21
7							0,36	0,24	0,35	0,40	-0,04	0,38	-0,13	0,08	0,03
8								0,19	0,05	0,40	0,02	0,31	-0,15	0,13	-0,33
9									0,53	0,34	-0,31	0,12	-0,27	0,42	-0,17
10										0,11	-0,29	-0,12	-0,36	0,31	-0,07
11											-0,10	0,68	-0,20	0,18	-0,29
12												0,18	0,07	-0,26	0,26
13													-0,01	-0,05	0,04
14														-0,87	0,50
15															-0,61

Kleinste signifikante Korrelationskoeffizienten für 22 Freiheitsgrade: 0,40*, 0,52**, 0,63***.

0,4 und bewirkt hochsignifikante Konkordanz. Jedoch stimmen die Versuchsergebnisse hinsichtlich der Mortalität so wenig überein, daß man nicht mehr von etwa gleichlautender Beurteilung der Herkunft sprechen kann. Die durchschnittliche Rangkorrelation ist hier nahe Null. Streng genommen besagt das Fehlen einer Konkordanz, daß Unterschiede zwischen den Versuchsubjekten nicht konsistent nachzuweisen sind; es ist jedoch schwer zu prüfen, ob und inwieweit dieses Ergebnis den Schlußfolgerungen aus den Signifikanztests in Tab. 14 und Tab. 15 widerspricht.

In den letzten 3 Spalten der Tabellen 31 bis 33 sind die Korrelationen zwischen den Herkunftsmitteln an den 13 Versuchsorten und den 3 geographischen, bzw. ökologischen Daten der Herkunftsorte wiedergegeben, wie sie des Zusammenhangs wegen bereits früher in Tabelle 17 zusammengestellt wurden. Die letzten beiden Zeilen zeigen die Korrelationen zwischen diesen Daten der Herkunftsorte, auf die hier nicht weiter eingegangen werden soll.

Bei Betrachtung dieser recht umfangreichen Korrelationsmatrizen dürfte es nun sehr schwer fallen, eng korrelierte Versuchsorte zu Varenalen zusammenzustellen.

Aus diesem Grunde sollte die multiple Faktorenanalyse für die 3 untersuchten Merkmale etwas mehr Klärung erbringen. Bei Höhe und Durchmesser (Tab. 34, 35) wurde im wesentlichen ein einziger unipolarer Faktor extrahiert, der mehr als zwei Drittel der Varianz überhaupt auf sich vereinigt. Dieser Faktor bringt die Grundtendenz aller Herkunft zum Ausdruck, auf allen Versuchsorten ein gewisses

Tab. 34. — Multiple Faktorenanalyse für das Merkmal Baumhöhe im Alter von 6 Jahren

Variable (Versuchs- ort)	Kommuni- kativität	Faktoren			
		1	2	3	4
1	0,65	0,45	0,65	-0,10	-0,14
2	0,67	0,70	-0,19	-0,19	0,32
3	0,64	0,59	0,33	0,41	0,13
4	0,73	0,65	-0,40	-0,36	-0,10
5	0,61	0,74	-0,13	-0,17	0,08
6	0,66	0,44	-0,59	0,28	-0,18
7	0,56	0,53	0,03	0,26	0,46
8	0,86	0,89	-0,14	0,01	-0,21
9	0,76	0,76	0,37	-0,20	-0,05
10	0,70	0,75	0,12	-0,26	0,23
11	0,86	0,88	0,03	0,24	-0,16
12	0,71	0,77	-0,31	0,13	0,01
13	0,83	0,82	0,29	0,07	-0,26
Varianz		0,72	0,16	0,08	0,07
Kumulative Varianz		0,72	0,88	0,96	1,03

Tab. 35. — Multiple Faktorenanalyse für das Merkmal Brusthöhendurchmesser im Alter von 9 Jahren

Variable (Versuchs- ort)	Kommuni- kativität	Faktoren			
		1	2	3	4
1	0,65	0,53	-0,48	-0,26	-0,27
2	0,71	0,72	0,38	-0,20	-0,09
3	0,83	0,49	-0,73	0,06	0,23
4	0,63	0,52	0,58	-0,10	0,10
5	0,80	0,75	0,33	-0,22	0,28
6	0,38	0,15	0,32	0,49	-0,13
7	0,45	0,52	-0,01	0,05	0,42
8	0,94	0,92	0,05	0,21	-0,18
9	0,82	0,88	0,04	-0,22	0,01
10	0,76	0,80	-0,06	-0,28	-0,19
11	0,82	0,80	-0,37	0,19	0,08
12	0,79	0,80	0,03	0,39	-0,04
13	0,83	0,89	-0,02	0,14	-0,08
Varianz		0,71	0,18	0,09	0,05
Kumulative Varianz		0,71	0,89	0,97	1,03

„Leistungsniveau“ zu halten. Die hohen positiven Ladungen in diesem Faktor bei allen 13 Variablen ist ganz sicher die Ursache für die fast ausnahmslos positiven Korrelationen in den Tabellen 31 und 32. Dieser Umstand läßt mit ziemlicher Sicherheit vermuten, daß die genetischen Ursachen für die Milieuinteraktionen vorwiegend auf von Versuchsort zu Versuchsort wechselnde genetische Varianzen zurückzuführen scheinen. Eine andere Tatsache scheint diese Hypothese zu unterstützen: Transformiert man einerseits die Ökivalenzen der Herkunft in Ränge und untersucht man andererseits die Variation im Rang der Herkunft nach FRIEDMAN's Test, bildet man mit anderen Worten die Rangkorrelationen zwischen den Ausdrücken (1), summiert über alle Versuchsorte, und den Ausdrücken (3) von Kap. 6.2, so betragen für die Baumhöhe diese Korrelationen $r_s = 0,177$ und für den Durchmesser $r_s = 0,224$. Die Ökivalenzen der Herkunft scheinen also nicht darauf zurückzuführen sein, daß die Herkunft von Ort zu Ort verschiedene Ränge einnehmen. Man kann daraus schließen, daß auf den einzelnen Versuchsorten lediglich eine verschiedene starke Differenzierung eingetreten ist, daß aber die Korrelationen zwischen den Versuchsorten immer noch generell positiv sind. Damit wäre der Zusammenhang zum Ergebnis der multiplen Faktorenanalyse hergestellt.

Bei der Mortalität bis zum Alter von 9 Jahren sind nicht so eindeutige Verhältnisse anzutreffen: Hier ist bereits der erste Faktor bipolar und erklärt wesentlich weniger Varianz: hinsichtlich der Mortalität scheinen also die Herkunft

te nicht die gleiche Grundtendenz einer gleichmäßigen Überlebensrate zu besitzen. Es liegt damit der Verdacht auf Änderungen der genetischen Kovarianzen zwischen allen möglichen Paaren von Versuchsorten vor. Tatsächlich sind die Ökovalenzen der Herkunftsfürte hinsichtlich der Mortalität mit der Variation im Rang mit $r_s = 0,555^{**}$ signifikant korreliert. Die früher bereits beobachteten Unterschiede hinsichtlich des Zustandekommens von Milieuinteraktionen bei Wachstumsmerkmalen und Mortalität finden hier eine weitere Parallele.

Selbst bei Betrachtung der Gemeinsamkeiten von Höhe und Durchmesser im Verhältnis zur Mortalität ist bei den beiden Wachstumsmerkmalen noch eine wenig gute Übereinstimmung festzustellen. Vielleicht liegen die Unterschiede zwischen diesen beiden Merkmalen darin begründet, daß die Durchmesser im Alter von 9 Jahren infolge des bei $1,5\text{ m} \times 1,5\text{ m}$ relativ engen Pflanzverbands bereits durch Konkurrenz beeinflusst sind.

Bereits im zweiten Faktor sind generell nur noch sehr wenige hohe Ladungen zu finden, und besonders bei Höhe und Durchmesser erbringt der zweite Faktor nur noch 16 bzw. 18% an zusätzlicher Varianz. Eine Interpretation dieses zweiten Faktors wird dadurch schon recht unsicher, so daß hier auf sie verzichtet werden muß.

Nimmt man die drei geographischen bzw. ökologischen Variablen der Herkunftsorte hinzu (Tab. 37 bis 39), so ändert sich im ersten Faktor grundsätzlich wenig. Während bei Höhe und Durchmesser die Seehöhe und der Jahresniederschlag im Gegensatz zur Temperatur im ersten Faktor negative Ladungen besitzen, kehren sich diese Verhältnisse im zweiten Faktor um. Der zweite Faktor wäre wohl am besten als „Klima des Herkunftsorts“ zu interpretieren. Die geographischen Koordinaten der Herkunftsorte jedoch wurden weggelassen; infolge der sehr geringen geographischen Ausdehnung des natürlichen Verbreitungsgebiets der japanischen Lärche hätte die Hinzunahme dieser Koordinaten wohl allenfalls Unterschiede in der Kontinentalität der Herkunftsorte mehr oder weniger vollkommen zum Ausdruck bringen können.

Im zweiten und in den folgenden Faktoren ergibt sich für die ersten 13 Variablen nach Erweiterung der Matrix wenig Übereinstimmung mehr.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die faktorenanalytische Auswertung der Korrelationen der Herkunftsmittel an einzelnen Versuchsorten zwar gewisse Informationen über den vorherrschenden genetischen Typ der Interaktionen lieferte, daß sich jedoch kein Hinweis auf das Vorliegen

Tab. 36. — Multiple Faktorenanalyse für das Merkmal Überlebensprozent (transf.) im Alter von 9 Jahren

Variable (Versuchsort)	Kommunalität	Faktoren			
		1	2	3	4
1	0,51	0,33	−0,44	0,19	−0,41
2	0,48	−0,29	0,33	0,50	−0,21
3	0,29	0,33	0,15	0,29	−0,26
4	0,40	0,31	−0,12	−0,12	0,52
5	0,53	0,70	−0,02	0,19	0,08
6	0,46	0,14	0,37	0,39	0,38
7	0,46	0,65	0,09	−0,09	0,13
8	0,35	0,49	0,30	−0,01	0,16
9	0,59	0,63	−0,27	0,25	−0,23
10	0,52	0,51	−0,33	0,33	0,25
11	0,70	0,67	0,32	−0,30	−0,24
12	0,54	−0,27	0,62	0,30	0,04
13	0,72	0,42	0,63	−0,31	−0,22
Varianz		0,47	0,26	0,16	0,16
Kumulative Varianz		0,47	0,74	0,90	1,06

Tab. 37. — Multiple Faktorenanalyse für das Merkmal Baumhöhe im Alter von 6 Jahren; unter Einschuß von ökologischen Variablen des Herkunftsorts

Variable	Kommunalität	Faktoren			
		1	2	3	4
1 Versuchsort 1	0,63	0,42	0,30	−0,59	0,17
2 Versuchsort 2	0,64	0,70	0,01	0,21	0,34
3 Versuchsort 3	0,61	0,53	0,46	−0,20	−0,27
4 Versuchsort 4	0,71	0,69	−0,27	0,34	0,21
5 Versuchsort 5	0,63	0,78	−0,15	0,08	−0,03
6 Versuchsort 6	0,64	0,39	0,16	0,65	−0,20
7 Versuchsort 7	0,36	0,47	0,36	0,07	−0,01
8 Versuchsort 8	0,82	0,86	0,20	0,20	0,07
9 Versuchsort 9	0,78	0,79	−0,01	−0,40	0,04
10 Versuchsort 10	0,64	0,74	0,05	−0,15	0,25
11 Versuchsort 11	0,85	0,85	0,28	0,05	−0,22
12 Versuchsort 12	0,72	0,78	0,04	0,33	−0,07
13 Versuchsort 13	0,77	0,80	0,27	−0,23	−0,03
14 Seehöhe	0,83	−0,60	0,58	0,23	0,29
15 Temperatur	0,91	0,71	−0,57	−0,25	−0,10
16 Niederschläge	0,57	−0,63	0,39	−0,13	−0,05
Varianz		0,67	0,14	0,13	0,05
Kumulative Varianz		0,67	0,81	0,94	0,98

Tab. 38. — Multiple Faktorenanalyse für das Merkmal Brusthöhendurchmesser im Alter von 9 Jahren; unter Einschuß von ökologischen Variablen des Herkunftsorts

Variable	Kommunalität	Faktoren			
		1	2	3	4
1 Versuchsort 1	0,47	0,47	0,49	−0,30	0,04
2 Versuchsort 2	0,72	0,75	−0,24	0,11	0,29
3 Versuchsort 3	0,77	0,38	0,79	−0,08	−0,01
4 Versuchsort 4	0,69	0,60	−0,49	0,20	0,23
5 Versuchsort 5	0,75	0,80	−0,23	−0,08	0,24
6 Versuchsort 6	0,33	0,15	−0,18	0,46	−0,25
7 Versuchsort 7	0,33	0,47	0,18	0,11	0,25
8 Versuchsort 8	0,90	0,89	0,17	0,27	−0,05
9 Versuchsort 9	0,84	0,90	0,02	−0,19	0,06
10 Versuchsort 10	0,73	0,79	0,14	−0,27	0,10
11 Versuchsort 11	0,82	0,76	0,45	0,04	−0,20
12 Versuchsort 12	0,82	0,79	0,12	0,34	−0,25
13 Versuchsort 13	0,81	0,86	0,21	0,17	0,00
14 Seehöhe	0,83	−0,64	0,43	0,41	0,26
15 Temperatur	0,91	0,71	−0,45	−0,36	−0,25
16 Niederschläge	0,66	−0,72	0,33	−0,19	0,06
Varianz		0,67	0,18	0,09	0,05
Kumulative Varianz		0,67	0,85	0,93	0,98

Tab. 39. — Multiple Faktorenanalyse für das Merkmal Überlebensprozent (transf.) im Alter von 9 Jahren; unter Einschuß von ökologischen Variablen des Herkunftsorts

Variable	Kommunalität	Faktoren			
		1	2	3	4
1 Versuchsort 1	0,57	0,12	0,31	−0,68	−0,08
2 Versuchsort 2	0,40	−0,44	0,27	0,16	0,34
3 Versuchsort 3	0,26	0,13	0,47	−0,07	0,13
4 Versuchsort 4	0,14	0,36	−0,05	−0,00	0,09
5 Versuchsort 5	0,52	0,60	0,35	−0,11	0,15
6 Versuchsort 6	0,41	0,05	0,27	0,32	0,48
7 Versuchsort 7	0,43	0,50	0,42	−0,01	−0,02
8 Versuchsort 8	0,34	0,44	0,28	0,26	−0,05
9 Versuchsort 9	0,55	0,61	0,19	−0,34	0,16
10 Versuchsort 10	0,55	0,53	0,04	−0,27	0,44
11 Versuchsort 11	0,70	0,58	0,41	0,22	−0,38
12 Versuchsort 12	0,52	−0,36	0,24	0,52	0,25
13 Versuchsort 13	0,69	0,25	0,51	0,48	−0,36
14 Seehöhe	0,81	−0,64	0,47	−0,34	−0,52
15 Temperatur	0,86	0,71	−0,56	0,16	0,12
16 Niederschläge	0,60	−0,54	0,45	−0,12	0,28
Varianz		0,41	0,25	0,18	0,13
Kumulative Varianz		0,41	0,66	0,84	0,97

von Varealen für die drei untersuchten Merkmale innerhalb des bearbeiteten gesamten Versuchsgebiets ergab.

7. Diskussion

Obwohl die Diskussion der Ergebnisse bereits weitgehend bei deren Beschreibung in den einzelnen Kapiteln vorweg genommen ist, seien hier noch einige Überlegungen zu dem Rahmen mitgeteilt, in dem die Versuche gesehen werden müssen.

1) Der vorliegende Versuch dient nicht primär dem Nachweis der Verschiedenheit der enthaltenen Bestandsabsaaten, sondern der Einschätzung des Ausmaßes dieser Herkunftsunterschiede. Jedoch gehört diese Versuchsserie aufgrund der besonderen Probenahme dem ersten Versuchsstadium an und stellt keinen sogenannten inventierenden Herkunftsversuch im Sinne von STERN (1964) dar, denn die genetischen Varianzen innerhalb der Unterpopulation blieben unberücksichtigt. Informationen über die Verhältnisse innerhalb der Unterpopulationen sind erst in zukünftigen Experimenten mit getrennt gehaltenen Nachkommenschaften zu erwarten.

Aufgrund der Besonderheiten der Probenahme in diesem ersten Versuchsstadium ist eine weitere Untersuchung der Unterschiede der Unterpopulationen gleicher Regionen nicht möglich. Sicher ist aber, daß entsprechend der unterschiedlichen vertikalen Ausdehnung des Verbreitungsgebiets in verschiedenen Regionen auch mit unterschiedlicher genetischer Differenzierung innerhalb einzelner Regionen gerechnet werden muß. Die Streuung der Bestände gleicher Regionen ist hier lediglich pauschal für den Durchschnitt aller Regionen mitgeteilt. Das gleiche gilt auch für die Untersuchung der klinalen Variation: die Korrelationen zu ökologischen Variablen werden in der Regel nur für alle Herkunftsmittel insgesamt geschätzt. Dieses Verfahren verschleiert indessen die tatsächlichen Verhältnisse insofern etwas, als innerhalb der einzelnen Regionen durchaus unterschiedliche Kline vorliegen können. Infolge des geringen Umfanges des Versuchsmaterials in dieser Hinsicht können solche Untersuchungen hier aber nicht vorgenommen werden. Die Korrelationen der Tab. 17 sagen also hinsichtlich der Beschreibung des genetischen Variationsmusters der Unterpopulationen sehr wenig aus; sie sind nur zur Demonstration ihrer Verschiedenheit in Abhängigkeit vom Versuchsort berechnet worden.

2) Sowohl für die Probenahme im natürlichen Verbreitungsgebiet der Art als auch für die Wahl der Versuchsbedingungen im Anbaugebiet muß und kann Repräsentativität in Raum und Zeit angenommen werden. Da das Versuchsmaterial einer botanischen Art angehört, deren Evolution unter völlig anders gearteten ökologischen Bedingungen stattgefunden hat, als sie im Versuchsgebiet vorherrschen, verdiente die Untersuchung der Interaktionen zwischen Genotyp und Umwelt vorrangiges Interesse. Nun kommt die adaptive Variation der Mittel von Unterpopulationen durch die unterschiedlichen Auslesewerte des Genbestandes in verschiedenen Umwelten zustande. Bei der Verfrachtung des Versuchsmaterials unter völlig andere Bedingungen muß es also hinsichtlich der Eignung zu erheblichen Wechselwirkungen zwischen Genotypen und Umwelten kommen. Die drei besonders eingehend untersuchten Merkmale Baumhöhe, Brusthöhendurchmesser und Mortalität sind sicherlich als Komponenten des komplexen Merkmals Eignung anzusehen, so daß also auch bei diesen einzelnen Komponenten diese Interaktionen feststellbar sein sollten (STERN 1964). Diese Interaktionen werden jedoch dann besonders hohe Werte annehmen, wenn die Konstel-

lation der Wachstumsfaktoren besonders drastisch von der im natürlichen Habitat abweicht. Mit Sicherheit wäre das hier festgestellte Ausmaß der Interaktionen in einer Versuchsserie im natürlichen Verbreitungsgebiet selbst nicht zu beobachten gewesen.

3) Da sich der unterschiedliche Genbestand von Organismen unter Umständen erst dann völlig offenbart, wenn diese Organismen verschiedenen Umweltbedingungen ausgesetzt werden (CLAUSEN and HIESEY 1958), so liegt es nahe, diese Umweltverhältnisse gesteuert zu variieren. Unter Umständen gelingt zwar auch in Freilandversuchen unter entsprechend stark verschiedenen Umweltbedingungen eine physiologische Erklärung aufgetretener Interaktionsvarianzen (KRIEBEL and WANG 1962), für das vorliegende Material jedoch können solche Erklärungen nicht gegeben werden. Eine wenigstens teilweise Kontrolle der Umweltbedingungen erlaubte bei WUNDER (1965) die Feststellung, daß mit zunehmender ökologischer Belastung die Differenzierung von Herkunft der japanischen Lärche im Wachstum, bei der Bewurzelung und in anderen Merkmalen zunahm. MERGEN, WORRALL and FURNIVAL (1967) stellten an 50 Herkunft von *Pinus banksiana* fest, daß bei 5 untersuchten Merkmalen die genetische Verschiedenheit der Herkunft unter einer kurzen Photoperiode besser zum Ausdruck kam als unter einer langen Photoperiode. Ein anderes Beispiel für die Untersuchungen der Interaktionen zwischen Herkunft und Umwelten gibt MERGEN (1963). Die vielfältigen Möglichkeiten derartiger Untersuchungen im Phytotron demonstriert FEJER (1967) mit einer Arbeit über die phänotypische Stabilität von Kreuzungen verschiedenen Verwandtschaftsgrads und Klonen; dabei wurden im wesentlichen Temperatur- und Lichtregime variiert.

Im vorliegenden Material konnte ebenfalls festgestellt werden, daß an verschiedenen Versuchsorten eine größere genetische Varianz geschätzt wurde als an anderen. Jedoch erbrachte die statistische Analyse keine Hinweise auf die möglichen Ursachen solcher Wechselwirkungen — wahrscheinlich deshalb, weil durch die wenigen bekannten Standortvariablen die Konstellation der Wachstumsfaktoren nur mangelhaft zum Ausdruck gebracht wurde. Die mangelnde Relevanz dieser Standortvariablen zur Stratifizierung des Versuchsgebiets erlaubte also nicht, das Typische an den verschiedenen Versuchsorten herauszuarbeiten. Möglicherweise hätte erst die gemeinsame Betrachtung der bekannten und weiterer, zusätzlicher Standortvariablen eine bessere Charakterisierung der Versuchsorte gestattet. Die hier ausgewertete Versuchsserie dient also im Hinblick auf die Interaktionen zwischen Genotypen und Umwelten primär dem Zweck, mit der Einschätzung des Ausmaßes der Interaktionen und der Erkundung des genetischen Typs dieser Wechselwirkungen dem praktischen Forstpflanzenzüchter für seine Arbeit einige Gesichtspunkte für die ökologische Versuchsplanung zu geben.

4) Die Merkmale Baumhöhe, Brusthöhendurchmesser und Mortalität können, wie erwähnt, als Komponenten des komplexen Merkmals „Eignung“ aufgefaßt werden; sie müssen jedoch im Hinblick auf die Arbeit des praktischen Forstpflanzenzüchters auch als Komponenten des ebenso komplexen Merkmals „Ertrag“ betrachtet werden. Der Ertrag während der ersten neun Jahre kann nun an Versuchsserien mit kleinen Parzellen nicht direkt gemessen werden; die drei beobachteten Merkmale dürften vielmehr indirekte Messungen des Ertrags in frühem Alter darstellen, da sie vermutlich eng mit diesem korreliert sind. Ferner ist zu erwarten, daß der Ertrag in diesem frühen Alter mehr oder weniger straff zum Ertrag im späteren Alter korreliert ist.

Die aus Gründen der Versuchsgenauigkeit gebotene Beschränkung der Parzellengröße bedingt also einerseits eine gewisse Extensivierung der Messung des Ertrags, sie verkürzt andererseits ganz erheblich die Beobachtungsdauer solcher Versuche und bedingt besondere Probleme der Behandlung solcher Versuche in der Zukunft, worauf allerdings hier nicht eingegangen werden soll. Es muß festgehalten werden, daß zum Studium der in der vorliegenden Arbeit behandelten Fragen diese besondere Art der Versuchsplanung notwendig war. Diese Versuche sollten schließlich zu einer gewissen Einengung des Materials hinsichtlich der Zahl zu prüfender Herkünfte oder doch zu einer gewissen Schwerpunktbildung bei der Probenahme in späteren Versuchsgenerationen führen. Die veränderte Fragestellung bei diesen späteren Versuchen wird allerdings gewisse Änderungen der Versuchsmethoden notwendig machen.

8. Zusammenfassung

1) In einem Baumschulversuch zeigten 25 Herkünfte der japanischen Lärche vor allem im Wachstum und in der Phänologie ausgeprägte Unterschiede.

2) Die Herkünfte wurden unterschiedlich von Winter- und Spätfrostschäden betroffen. Jedoch waren die Zusammenhänge zwischen einzelnen Schadensmerkmalen und damit die Übereinstimmung der Versuche gering.

3) Infolge der geringen Zahl von Herkünften war eine detaillierte Beschreibung des Variationsmusters nicht zu geben.

4) Nach dem Ergebnis einer Feldversuchsserie mit Kleinpflanzen kann das Ausmaß der genetischen Differenzierung in Merkmalen, die mit dem forstlichen Ertrag in Zusammenhang stehen, als wirtschaftlich bedeutungsvoll und züchterisch nutzbar angesehen werden.

5) Die Differenzierung von 24 Herkünften in Baumhöhe, Brusthöhendurchmesser und Mortalität zeigte sich stark vom Versuchsort abhängig. Die Interaktionsvarianzen waren nur zwischen Versuchsorten heterogen, während die Ökovalenzen der Herkünfte als Maß für deren phänotypische Stabilität wenig verschieden waren.

6) Die relativ großen Interaktionsvarianzen ließen sich durch verschiedene Stratifizierungen des Versuchsgebiets (nach Standortseigenschaften oder nach Versuchsortmitteln) in einem erweiterten varianzanalytischen Ansatz nur teilweise aufgliedern.

7) Nach Definition des Verhaltens der Versuchsglieder auf verschiedenen Versuchsorten als korrelierte Merkmale ergab die faktorenanalytische Auswertung der Korrelationsmatrizen von drei Eigenschaften des Versuchsmaterials keine Hinweise auf die Gliederung des gesamten Versuchsgebiets in Vareae.

8) Für die hohen Interaktionsvarianzen werden die großen Milieuunterschiede zwischen dem natürlichen Verbreitungsgebiet und dem Versuchsgebiet verantwortlich gemacht.

Summary

Title of the paper: *Geographic variation in Japanese Larch.*

1) In a nursery trial, 25 Japanese Larch provenances differed greatly in growth and phenology.

2) Damages from winter frost and late frost varied between provenances. Relations between several such traits were not very clear.

3) Due to the small number of origins involved the geographic variation pattern could not be described in detail.

4) In an experimental series containing small plots source differences in traits related to yield proved to be remarkable.

5) Variation of tree height, tree diameter and survival between 24 provenances depended greatly on the experimental location. Interaction variances were heterogeneous between places but phenotypic stability of provenances measured by their ecovalences differed moderately.

6) By several ways of stratifying the experimental area (site properties or location means) the big interaction variances could only partly be further analysed by analysis of variance.

7) Regarding response to the experimental entries in various locations as correlated traits and further evaluation of the correlation matrices of three traits by factor analysis did not yield evidence of a subdivision of the experimental area.

8) Pronounced environmental differences between natural range and experimental area were made responsible for the amount of interaction variance.

Literatur

- CLAUSEN, J., and HIESEY, W. M.: Phenotypic expression of genotypes in contrasting environments. *Scottish Plant Breeding Sta. Rep.* 1958, 41—51. — COCHRAN, W. R., and COX, GERTRUDE, M.: *Experimental designs*. New York, London, Sidney 1957. — COCKERHAM, C. C.: Estimation of genetic variances. In: *Statistical genetics and plant breeding*. Washington 1963. — COMSTOCK, R. E.: Theory of quantitative genetics: Synthesis. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 93—102 (zit. R. SCHNELL 1967). — EBERHART, S. A., and RUSSELL, W. A.: Stability parameters for comparing varieties. *Crop Science* 6, 36—40 (1966). — FALCONER, D. S.: *Introduction to quantitative genetics*. Edinburgh and London 1964. — FEJER, S. O.: Growth and phenotypic stability under controlled environments in inbred and outbred *Lolium* populations and individual plants. *Z. f. Pflanzenzüchtg.* 57, 151—196 (1967). — FINLAY, K. W., and WILKINSON, G. N.: The analysis of adaptation in a plant-breeding programme. *Austral. J. Agric. Res.* 14, 742—754 (1963). — FINNEY, D. J.: The replication of variety trials. *Biometrics* 20, 1—15 (1964). — GALL, H.: Untersuchungen zur Auswertung langjähriger Feldversuche bei Kartoffeln. *Z. Landwirtschaftl. Versuchs- u. Untersuchungswesen* 3, 319—390 (1957). — HAISSIG, B. E.: Initial height measurements on *Larix leptolepis* in provenance trials at the Syracuse Experiment Station and at Pack Demonstration Forest. (Report submitted to Dr. F. U. KLAHN.) 6 Seiten, als Manuskript veröffentlicht, 1961. — HALDANE, J. B. S.: The interaction of nature and nurture. *Ann. Eugenics* 13, 197—205 (1946). — HANSON, W. D.: Genotype-environment interaction concepts for field experimentation. *Biometrics* 20, 540—552 (1964). — HARMAN, H. H.: *Modern factor analysis*. Chicago and London 1960. — HARVEY, W. R.: Least-squares analysis of data with unequal subclass numbers. U. S. Dept. Agr., Agric. Res. Serv., ARS-20-8, 1960. — HATTEMER, H. H.: Variation von Baumhöhe, Brusthöhendurchmesser und Mortalität in einer Feldversuchsserie mit Schwarzpappel-Hybridklonen. *Silvae Genetica* 16, 153—162 (1967). — HATTEMER, H. H., und SEITZ, F. W.: Einige Ergebnisse von Testanbauten mit Aspenhybriden. 2. Kreuzungen der Jahre 1953 und 1958. *Silvae Genetica* 16, 6—13 (1967). — HAYASHI, Y.: The natural distribution of important trees, indigenous to Japan. *Confers Report I*, Bull. Govt. For. Exp. Sta. No. 48, Tokyo 1951. — HENDERSON, C. R.: Estimation of variance and covariance components. *Biometrics* 9, 226—252 (1953). — HICKMANN, C. G.: Abbreviated procedure for deriving expectations of sums of squares for random models of unbalanced designs. *Biometrics* 19, 180—183 (1963). — HORN, W., und WRICKE, G.: Zur Schätzung der Erblichkeit des Zwiebelertrags bei Tulpen. *Z. f. Pflanzenzüchtg.* 52, 139—148 (1964). — KEMPTHORNE, O.: *Design and analysis of experiments*. New York, London 1952. — KING, J. P., and NIENSTAEDT, H.: Variation in needle cast susceptibility among 29 Jack pine seed sources. *Silvae Genetica* 14, 194—198 (1965). — KRIEBEL, H. B.: Parental and provenance effects on growth of red oak seedlings. *Proc. 4th Centr. States For. Tree Impr. Conf., Lincoln, Nebr.*, 19—25, 1965. — KRIEBEL, H. B., and WANG, C. W.: The interaction between provenance and degree of chilling in bud-break of sugar maple. *Silvae Genetica* 11, 125—130 (1962). — LANGNER, W.: Planung und erste Ergebnisse

eines Japanlärchen-Provenienzversuchs mit zugleich züchterischer Zielsetzung. Cbl. f. d. Ges. Forstwesen 75, 168—196 (1958). — LANGNER, W.: Keimungsverlauf bei den Herkünften eines Provenienzversuchs mit *Larix leptolepis* (SIEB. et ZUCC.) GORD. Silvae Genetica 9, 165—167 (1960). — LANGNER, W.: Unterschiede zwischen dem Phänotyp zweier autochthoner Hochlagenbestände der Japanlärche und deren Nachkommenschaften. In: SCHMIDT-VOGT, H. (Hrsgb.) Forstsamengewinnung und Pflanzenanzucht für das Hochgebirge, p. 133—138. München, Basel und Wien 1964. — LANGNER, W., und STERN, K.: Untersuchungen über den Austriebstermin von Fichten und dessen Beziehungen zu anderen Merkmalen. Allg. Forst- u. Jagdztg. 135, 53—60 (1964). — LANGNER, W., und STERN, K.: Untersuchungen zur geographischen Variation und Kovariation einiger Merkmale in einem Herkunftsversuch mit japanischer Lärche (*Larix leptolepis* GORD.). Z. f. Pflanzenzüchtung 54, 154—168 (1965). — LIENERT, G. A.: Prinzip und Methode der multiplen Faktorenanalyse, demonstriert an einem Beispiel. Biometr. Zeitschr. 1, 88—141 (1959). — MERGEN, F.: Ecotypic variation in *Pinus strobus* L. Ecology 44, 716—727 (1963). — MERGEN, F., WORRALL, J., and FURNIVAL, G. M.: Genotype-environment interactions in 50 sources of Jack Pine seedlings. Proc. IUFRO-Congress München 1967, Vol. III, pp. 459—466. — MÜNCH, E.: Beiträge zur Forstpflanzenzüchtung (Hrsgb. HUBER, B.). München 1949. — PLOCHMANN, R.: Ökologische Beobachtungen und Untersuchungen an *Larix leptolepis* GORD. in ihrer Heimat. Forstw. Cbl. 80, 129—157 (1961). — ROBERTSON, A.: Experimental design on the measurement of heritabilities and genetic correlations. In: Biometrical genetics. New York 1959. — RUNDFELDT, H.: Die Bedeutung der Interaktionen für die Anlage von Versuchsserien im Pflanzenbau. Acta Agronom. Acad. Scientiarum Hungaricae 10, 98—105 (1960). — SCHNELL, F. W.: Die Methoden zur Erfassung der phänotypischen Stabilität von Zuchtsorten. Rundsch. 1/1967, Arbeitsgem. Biometrie der DLG-Pflanzenzucht. 18—21. — SCHÖBER, R.: Die japanische Lärche. Eine biologisch-ertragskundliche Untersuchung. Schriftenreihe der Forstl. Fak. d. Univ. Göttingen, Bd. 7/8, Frankfurt 1953. — SCHÖBER, R.: Ergebnisse von Lärchen-Art- und Provenienzversuchen. Silvae Genetica 7, 137—154 (1958). — SCHÖNBACH, H., BELLMANN, E., und SCHEUMANN, W.: Die Jugendwuchsleistung, Dürre- und Frostresistenz verschiedener Provenienzen der japanischen Lärche (*Larix leptolepis* GORDON). Silvae Genetica 15, 141—147 (1966). — SIEGEL, S.: Nonparametric statistics for the behavioral

sciences. New York 1956. — STAIRS, G. R.: Geographic variation in Japanese larch. Proc. 13th Northeastern For. Tree Impr. Conf., 30—36, 1966. — STERN, K.: Zur Entwicklung eines forstlichen Sortenversuchswesens. Z. f. Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung 3, 91—98 (1954). — STERN, K.: Populationsgenetische Probleme in der Baumrassenforschung und Forstpflanzenzüchtung. Schweiz. Z. Forstwesen 109, 458—477 (1958). — STERN, K.: Herkunftsversuche für Zwecke der Forstpflanzenzüchtung, erläutert am Beispiel zweier Modellversuche. Züchter 34, 181—219 (1964). — STERN, K.: Design, layout and analysis of provenance experiments. Draft chapter 4, Rep. on standardization for provenance research and testing (comp. by LINES, R.) Proc. IUFRO-Congress München 1967, Vol. III, pp. 685—697. — SWIGER, L. A., HARVEY, W. R., EVERSON, D. O., and GREGORY, K. E.: The variance of intraclass correlations involving groups with one observation. Biometrics 20, 818—826 (1964). — THURSTONE, L. L.: Multiple-factor analysis. Chicago and London 1947. — WAKELEY, P. C.: Results of the Southwestern Pine Seedsource Study through 1960—61, Proc. 6th So. Conf. For. Tree Impr. Gainesville 1961; pp. 10—23. — WELLS, O. O., and WAKELEY, P. C.: Geographic variation in survival, growth and fusiform-rust infection of planted Loblolly pine. Forest Science Monogr. 11, 1966. — WIPPERMANN, H. J.: Raumdichte und Jahrringbreite des Holzes von 25 Provenienzen eines Japanlärchen-Jugendwuchsversuchs unter besonderer Berücksichtigung einer Abhängigkeit zwischen diesen Holzeigenschaften. Dipl.Arb. Hamburg 1964. — WRICKE, G.: Über eine Methode zur Erfassung der ökologischen Streubreite in Feldversuchen. Z. f. Pflanzenzüchtung 47, 92—96 (1962). — WRICKE, G.: Zur Berechnung der Ökvalenz bei Sommerweizen und Hafer. Z. f. Pflanzenzüchtung 52, 127—138 (1964). — WRICKE, G.: Die Erfassung der Wechselwirkung zwischen Genotyp und Umwelt bei quantitativen Eigenschaften. Z. f. Pflanzenzüchtung 53, 266—343 (1965). — WRICKE, G.: Ein Vorschlag zur Beurteilung der Eignung von Zucht- und Prüforten. Rundsch. 1/1967, Arbeitsgem. Biometrie der DLG-Pflanzenzucht. 40—45. — WRIGHT, J. W.: NC-51 experience in provenance testing. Proc. IUFRO-Congress München 1967, Vol. III, pp. 366—386. — WRIGHT, J. W., and BULL, I.: Geographic variation in Scotch pine. Silvae Genetica 12, 1—25 (1963). — WUNDER, W.: Untersuchungen über das Jugendwachstum, die vegetative und sexuelle Vermehrung von 7 japanischen Lärchenprovenienzen. Diss. Freiburg 1965, 63. pp.

Heritability Estimates in Ontario White Spruce

By M. J. HOLST and A. H. TEICH¹⁾

(Received for publication October 25, 1967)

Introduction

Successful breeding requires a genetically variable population and an effective method of selecting genetically superior individuals. The purpose of this study was to assess the genetic variability of white spruce (*Picea glauca* [MOENCH] Voss) within a limited area of Ontario and to compare the effectiveness of two selection methods.

The progenies of individual, open-pollinated trees in existing experiments used in this study provided immediate, cheap and reasonably valid information for heritability calculations (fractions of the observed variation transmissible to the next generation). Heritabilities of various characteristics based on four individual white spruce single-tree progeny tests are discussed. Compromises in the satisfaction of theoretical requirements (notably the deviation from random mating observed by SQUILLACE and BENGSTON, 1961) were well worth accepting.

HATTEMER (1963) listed numerous studies of progenies of open-pollinated trees in species other than white spruce. A search of the literature yielded no references dealing with heritability of height growth in white spruce. To

provide some background information on a related species we will discuss the most relevant literature on Norway spruce (*Picea abies* [L.] KARST).

In Sweden SYLVÉN (1910) selfed five Norway spruce and established a field test with four of the inbred progenies and open-pollinated controls. These were measured in 1937. The inbred seedlings had a high mortality and only half the height of the controls (LANGLET, 1940). From 1940 to 1960 the Swedes established many tests of open-pollinated progenies of Norway spruce (ANDERSSON, 1947 and 1962; KIELLANDER, 1953). NILSSON (1958 a) investigated four of these located in central Sweden and found considerable differences among progenies. NILSSON (1958 b) also compared 140 plus trees in natural stands across Sweden in relation to dominant comparison trees in the same stands. The relationship between volume of parent and height of offspring was negligible. He did note, however, that there was a good correlation between the height/diameter quotient of mother trees and progeny height at 10 to 13 years of age. The best third of the mother trees had a quotient 14 percent above average and progeny with a 5 percent faster growth rate. He concluded that the best tree to select was one with superior height and average diameter.

ROHMEDER (1961) reported on a Norway spruce test started in 1936 with 59 progenies of dominant, codominant and

¹⁾ Research Scientists, Tree Biology Section, Department of Fisheries and Forestry, Forestry Branch, Petawawa Forest Experiment Station, Chalk River, Ontario.