

estimate of a future Douglas-fir cone crop, but has the inherent drawback of not allowing for the disturbing factors which may take place before seeds mature.

Conclusions

The statistical analyses of meteorological data and Douglas-fir cone crops in the Netherlands over a 37-year period have indicated that weather conditions are very important for a good cone crop. Several of the optimum weather requirements found in the Netherlands for a good Douglas-fir cone crop were also reported by Lowry (1966) for western Oregon and Washington. Confirmation of the results will require closely regulated experiments and more basic research into all the aspects of the physiology of flowering.

Acknowledgements

The authors are indebted to Mr. H. A. Ludwig for supplying the cone crop records; to Miss A. M. Blom for many painstaking hours of compilation and computation work. Thanks for suggestions are due to ir. C. P. van Goor, and ir. J. van den Burg. Gratitude is also due to Professor J. D. Matthwes, Miss G. H. Jansen, ir. R. Koster and ir. H. M. Heybroek for critically reading the manuscript. Permission to publish certain data from the work by Dr. W. P. Lowry is thankfully acknowledged.

References

- ALLEN, G. S.: A basis for forecasting seed crops of some coniferous trees. *J. Forestry* 39: 1014–1016 (1941). — ALLEN, G. S.: The origin of the microsporangium of *Pseudotsuga*. *Bull. Torrey Bot. Club* 73: 547–556 (1946). — ALLEN, G. S.: Embryogeny and the development of the apical meristems of *Pseudotsuga*. II. Late embryogeny. *Amer. J. Bot.* 34: 73–79 (1947a). — ALLEN, G. S.: Embryogeny and the development of the apical meristems of *Pseudotsuga*. III. Development of the apical meristems. *Amer. J. Bot.* 34: 218–210 (1947b). — ALLEN, G. S.: Origin and development of the ovule in Douglas-fir. *Forest Sci.* 9: 386–393 (1963). — ANDERSSON, E.: Cone and seed studies in Norway spruce (*Picea abies* [L.] KARST.) (Kott och fröstudier hos gran). *Studia Forestalia Suecica* 23, 1965. — BARADAT, PH.: *Études préliminaires sur la fructification du Douglas (pour une prévision des récoltes)*. *Rev. for. franç.* 1967: 698–713. — BARNER, H., and CHRISTIANSEN, H.: The formation of pollen, the pollination mechanism and determination of most favourable time of controlled pollination in *Pseudotsuga menziesii*. *Silvae Genet.* 11: 89–102 (1962). — CHING, T. M., and CHING, K. K.: Physical changes in maturing Douglas-fir cones and seed. *Forest Sci.* 8: 21–31 (1962). — DAUHENMIRE, R. F.: A seven-year study of cone production as related to xylem layers and temperature in *Pinus ponderosa*. *Amer. Mid. Nat.* 64: 187–193 (1960). — EBELL, LORNE, F.: Drought induced flowering of potted Douglas-fir clones. *Abstr. Proc. 1965. Western Forest Genetics Association, Olympia (Washington)*. Pac. NthW. Forest Range Exp. Sta. Pap. 70, 1966. — FRASER, D. A.: The relation of environment factors to flowering in spruce, P. 629–642. In: K. V. THIMANN, (ed.), *The physiology of forest trees*. Ronald Press, New-York, 1958. — GEERLING, L. C.: Oogstbericht van boomzaden 1931/1932. *Ned. Boschb. Tijdschr.* 4: 332–336 (1931). — GOOR, C. P. VAN, en LAAR, A. VAN: De aanleg van douglasopstanden. *Ned. Bosb. Tijdschr.* 30: 67–83 (1958). — HESSELINK, E.: Voorziening van boomzaden. *Tijdschr. Ned. Heidemaatschappij* 33: 132–143 (1921). — KISS, G., and SZIKLAI, O.: Development of Douglas-fir seed and pollen cones. *Proc. 1965 Western Forest Genetics Association, Olympia, (Washington)*, 55–60 (1966). — KRUEGER, K. W., and TRAPPE, J. M.: Food reserves and seasonal growth of Douglas-fir seedlings. *Forest Sci.* 13: 192–203 (1967). — LISTER, G. R., KROTKOV, G., and NELSON, C. D.: Seasonal changes in *Pinus strobus* L. seedlings grown under conditions of high and low soil moisture. *Plant Physiol. (suppl.)* 40: 34 (1965). — LOWRY, W. P.: Apparent meteorological requirements for abundant cone crop in Douglas-fir. *Forest Sci.* 12: 185–192 (1966). — LUDWIG, H. A.: 1967/1968. Personal communications. — MAGUIRE, W. P.: Are ponderosa pine crops predictable? *J. Forestry* 54: 778–779 (1956). — MATTHEWS, J. D.: The influence of weather on the frequency of beech mast years in England. *Forestry* 28: 107–117 (1955). — MATTHEWS, J. D.: Factors affecting the production of seed by forest trees. *For. Abstr.* 24: 1–43 (1963). — OWENS, J. N., and SMITH, F. H.: The initiation and early development of the seed cones of Douglas-fir. *Canad. J. Bot.* 42: 1031–1047 (1964). — OWENS, J. N., and SMITH, F. H.: Development of the seed cone of Douglas-fir following dormancy. *Canad. J. Bot.* 43: 317–332 (1965). — MIROV, N. T.: The genus *Pinus*. Ronald Press, New York, 1967. — POZZERA, G.: Rapporti fra produzione di strobili in *Pinus pinea* L. ed andamento stagionale (Relations between cone production by *P. pinea* and certain meteorological factors). *Ital. for. mont.* 14 (5): 196–206 (1959). (Original not seen) *For. Abstr.* 21: 1563. — SARVAS, R.: Studies on the seed setting of Norway spruce. *Medd. Norske Skogf. vesen* 48: 533–556 (1957). — SILEN, R. R.: Earlier forecasting of Douglas-fir cone crop using male buds. *J. Forestry* 65: 888–892 (1967). — STERLING, C.: Organization of the shoot of *Pseudotsuga taxifolia* (LAMB.) BRITT. I. Structure of the shoot apex. *Amer. J. Bot.* 33: 742–750 (1946). — STERLING, C.: Organization of the shoot of *Pseudotsuga taxifolia* (LAMB.) BRITT. II. Vascularization. *Amer. J. Bot.* 34: 272–279 (1947). — STOATE, T. N., MAHOOD, I., and CROSSIN, E. C.: Cone production in Douglas-fir. *Emp. For. Rev.* 40: 105–110 (1961). — TIRÉN, L.: Om granens kottsättning, dess periodicitet och samband med temperatur och nederbörd. *Medd. Statens Skogsförsöksanstalt* 28: 413–525 (1935). — VEEN, B.: Herkomstenonderzoek van de douglas in Nederland. Thesis, Wageningen, 1951. — WENGER, K. F.: Annual variation in the seed crops of loblolly pine. *J. Forestry* 55: 567–569 (1957). — YANAGIKARA, T., TOCHIATI, K., and ARAI, K.: (On the relation between harvest of Japanese larch seed and meteorological conditions). *J. Jap. For. Soc.* 42: 347–351 (1960). (Original not seen) *For. Abstr.* 23: 1866.

Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen

I. Modifikation der Methode von Sakai zur Schätzung der genetischen-, Umwelt- und Konkurrenzvarianz einer Population

Von M. HÜHN*)

a) Definitionen, Voraussetzungen und einleitende Bemerkungen

Seit langem ist aus vielen experimentellen Untersuchungen bekannt, daß Konkurrenz zwischen im Bestand benachbart aufwachsenden Pflanzen eine der wichtigsten Ursachen für die Variation und Kovariation konkurrenzempfindlicher Merkmale in Pflanzenbeständen darstellt

*) Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung in Schmalenbeck der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft.

und daß ihr Nichtbeachten in genetischen und züchterischen Experimenten (Nachkommenschaftsprüfung, Heritabilitäts-schätzung, Plusbaumauswahl) zu verzerrten Schätzwerten und damit zu wenig effektiven Versuchsplänen führt. Ebenso ist seit langem bekannt, daß die gegenseitige Beeinflussung genetisch verschiedener Individuen, die als Nachbarn im Bestand aufwachsen, eine große Rolle spielt und das Aussehen von Pflanzenbeständen mitbestimmt.

Neben HARPER (1961) gibt STERN (1969) eine ausführliche Diskussion der verschiedenen biologischen Aspekte des

Phänomens Konkurrenz. Ebenfalls findet man dort ein sehr umfangreiches Literaturverzeichnis, weshalb hier auch sowohl auf allgemeine Betrachtungen zum Thema „Konkurrenz“ und die bisherigen Methoden und Ergebnisse als auch auf ausführlichere Literaturhinweise verzichtet werden soll.

Ein häufig benutzter Parameter zur quantitativen Untersuchung und Einschätzung von Konkurrenzeffekten ist der Korrelationskoeffizient zwischen einer Pflanze und ihren Nachbarn. Da jedoch diese experimentell meßbaren phänotypischen Korrelationen stets ein Bruttoresultat aus vielen wirkenden Korrelationsursachen sind, bleibt bei allen bisher angewandten biometrischen Methoden zu deren Trennung ein breiter Raum für subjektive Interpretationen. (Über nähere mathematisch-statistische Untersuchungen dieser Konkurrenzkorrelationen und die Aufspaltung der phänotypischen Korrelationen in ihre genetischen Komponenten siehe später bei HÜHN [1970].) Ein anderer Weg zur Schätzung der Konkurrenzvarianz besteht in einer Verallgemeinerung des Modells von SHRIKHANDE (1957): SAKAI und HATAKEYAMA (1963) versuchten eine Schätzung von genetischer (G) und Umweltvarianz (E) aufgrund des SHRIKHANDE'schen Ansatzes:

$$V_{\bar{x}} = \frac{G}{x} + \frac{E}{x^2} \quad (1)$$

Um auch Konkurrenzvarianzen schätzen zu können, wird dieses Modell in SAKAI und MUKAIDE (1967) durch Hinzufügen eines Konkurrenztermes (C) verallgemeinert:

$$V_{\bar{x}} = \frac{G}{x} + \frac{E}{x^2} + \frac{T_x C}{x} \quad (2)$$

$$\text{oder} \quad x V_{\bar{x}} = G + x^2 E + T_x C \quad (3)$$

Dabei ist:

- x = Anzahl der Pflanzen pro Parzelle
- $V_{\bar{x}}$ = Varianz der Parzellenmittel
- $B = 1 - b$ = ein empirisch zu bestimmender Parameter

G, E und C = genetische-, Umwelt- und Konkurrenzvarianz

T_x = Proportionalitätsfaktor (folgt aus dem SAKAI'schen Konkurrenzmodell).

Auf verschiedene Parzellengrößen angewandt erhält man daraus ein System simultaner Gleichungen, das für verschiedene Wahl von B nach der Methode der kleinsten Quadrate gelöst wird und Schätzwerte für G, E und C liefert. Als Schätzwerte der unbekannten Parameter werden die Werte G_0 , E_0 , C_0 und B_0 genommen, die die beste Übereinstimmung mit den gemessenen Werten $x V_{\bar{x}}$ zeigen. (Für ein anderes Lösungsverfahren siehe: NAMKOONG and MILLER [1968].) Dieses Verfahren der Schätzung genetischer Varianzen ohne Nachkommenschaftsprüfungen wurde in der letzten Zeit häufig angewendet: SAKAI und MUKAIDE (1967); SAKAI, HAYASHI und MUKAIDE (1966); SAKAI, MUKAIDE und TOMITA (1968); KEDHARNATH, CHETTY and RAWAT (1969).

Eine Prüfung der Gültigkeit und Anwendbarkeit dieser Methode an Modellpopulationen mit bekannten Populationsparametern — und damit auch mit bekannter genetischer-, Konkurrenz- und Umweltvarianz — brachte zum großen Teil sehr unbefriedigende Ergebnisse: Sehr ungenaue — oft völlig falsche — Schätzwerte für die Parameter, keine gute Anpassung der $V_{\bar{x}}$ an die Erwartungswerte, d. h. ein sehr großes $(SQ_{res})_{min}$ und damit auch sehr große Standardfehler der errechneten Schätzwerte. Solche Zahlenwerte sind für die züchterische Praxis fast unbrauchbar. — Die Brauchbarkeit der Methode „SHRIKHANDE — SAKAI / MUKAIDE“ hängt von einer Reihe von Voraussetzungen ab. Eine dieser Annahmen ist, daß die Kovarianz zwi-

schen den genetischen- und den Konkurrenzeffekten gleich Null ist. Wenn aber Konkurrenzeffekte genetisch bedingt sind — und darüber dürfte nach den vielen experimentellen Bestätigungen kein Zweifel bestehen — ist diese Voraussetzung nicht zutreffend.

Die in dieser Arbeit vorgeschlagene Verbesserung der Methode vermeidet diese Schwierigkeit, indem sie „Konkurrenz“ als normales quantitatives Merkmal auffaßt und unter dieser Annahme die Erwartungswerte der einzelnen Terme in der Varianz der Parzellenmittel ableitet. Damit erreicht man realistischere und für die Praxis brauchbare Ergebnisse. Eine Prüfung und Anwendung der in dieser Arbeit abgeleiteten theoretischen Ergebnisse an Modellpopulationen und realen Pflanzenbeständen brachte erste überraschend gute Resultate. — Eine Veröffentlichung dieser Ergebnisse ist in Vorbereitung (HÜHN [1970]).

Eine ausführliche Beschreibung des allen folgenden Untersuchungen zugrundeliegenden Konkurrenzmodells und die mathematisch-statistische Behandlung seiner Eigenschaften, Folgerungen und Anwendungsmöglichkeiten findet man ebenfalls bei HÜHN (1970). Daher sollen hier nun auch nur die zum Verständnis des Folgenden notwendigen Voraussetzungen und Eigenschaften kurz beschrieben werden: Wir nehmen an, daß zur Beschreibung der Konkurrenzigenschaften einer Population jeder Genotyp X zwei Merkmale besitzt: Konkurrenzfähigkeit (F_X) und Konkurrenzwirkung (W_X), die beide wie normale quantitative Merkmale vererbt werden.

In allen Fällen betrachten wir nur den einfachsten Fall, nämlich eine Population mit nur einem einzigen spaltenden Locus, dessen beide Allele pleiotropisch die beiden Merkmale F und W ihrer Träger beeinflussen.

Die Population soll die folgenden vereinfachenden Voraussetzungen erfüllen:

- 1) Die Pflanzen sind gleichmäßig, d. h. mit regelmäßigen Abständen, über die Fläche verteilt. Damit erreicht man, daß die Dichtstandsvariation als gesonderte Variationsursache entfällt und daß nur genetische- und Konkurrenzkorrelationen übrigbleiben.
- 2) Die Pflanzen sind gleich alt.
- 3) Es soll nicht berücksichtigt werden, daß die gegenseitige Beeinflussung benachbarter Individuen in verschiedenen Lebensaltern und Entwicklungsstadien verschieden sein kann. Es soll also genügen, die Verhältnisse in einer bestimmten Altersstufe zu untersuchen.
- 4) Die Beeinflussung einer Pflanze geschieht nur durch die vier im regelmäßigen Pflanzverband direkt benachbarten Pflanzen, d. h. die Einwirkung der übrigen Pflanzen soll vernachlässigbar sein.
- 5) Der Effekt auf die Zentralpflanze ist unabhängig von Stellung und Richtung der Konkurrenten. Es kommt also lediglich auf die genotypische Zusammensetzung der Nachbarn — Konkurrentengruppe an.
- 6) Die Effekte der vier Nachbarn addieren linear, d. h.: Den phänotypischen Wert P_X der Pflanze X erhält man aus:

$$P_X = F_X - \sum_{i(X)} W_{i(X)} \quad (4)$$

Dabei läuft die Summation $i(X)$ über die vier Nachbarn der Pflanze X. Der phänotypische Wert einer Pflanze hängt also ab vom Genotyp der betreffenden Pflanze und der genotypischen Zusammensetzung der Nachbarn — Konkurrentengruppe.

Bei parzellenweise angelegten Feldversuchen gibt es zwei Arten von Fehlerquellen: Einmal die Parzellenränder, wo Nachbarschaftseffekte und Randwirkungen entstehen, weil an den Parzellenrändern eine andersartige Konkurrenzsi-

tuation als im Parzelleninnern herrscht. Neben dieser Außenkonkurrenz gibt es aber auch eine Innenkonkurrenz, die Fehlerursache ist, denn Pflanzen derselben Parzelle sind nicht unabhängig, sondern korreliert, z. B. positiv korreliert infolge ähnlicher Bodenverhältnisse, negativ korreliert durch Konkurrenzeffekte usw. — Bei allen folgenden Untersuchungen wollen wir uns nur mit dieser Innenkonkurrenz als Fehlerursache beschäftigen, wir nehmen also an, daß die Außenkonkurrenz — z. B. durch Isolierstreifen — ausgeschaltet ist. Weiter wollen wir stets quadratische Parzellen voraussetzen, da sich diese — auch im Falle von Konkurrenzkorrelationen, wie die Untersuchungen von SINGH (1967) ergaben — als die günstigsten erwiesen haben. Eine ausführliche Behandlung der Probleme der optimalen Parzellengröße in Bezug auf Konkurrenzerscheinungen findet man bei HÜHN (1970).

Zum Abschluß dieses einleitenden Kapitels führen wir nun noch die folgenden Bezeichnungen ein:

d = Anzahl der Parzellen, in die die Population eingeteilt ist

n^2 = Pflanzenzahl pro Parzelle

y_{ij} = Beobachtungswert der j -ten Pflanze in der i -ten Parzelle

y_i = Mittelwert der i -ten Parzelle

\bar{y} = Gesamtmittelwert

g_{ij} = Konkurrenzfähigkeit der j -ten Pflanze in der i -ten Parzelle

$c_{ij} = - \sum_{v(ij)} W_{v(ij)}$ Dabei läuft die Summation $v(ij)$ über die vier Nachbarn der j -ten Pflanze in der i -ten Parzelle

e_{ij} = Umweltabweichung (definiert als Abweichung des Beobachtungswertes y_{ij} von seinem Erwartungswert aus Konkurrenz- und genetischen Effekten, d. h. $e_{ij} = y_{ij} - (g_{ij} + c_{ij})$)

V_{n^2} = Varianz der Mittel von Parzellen mit n^2 Pflanzen

G = genetische Varianz der Population

C = Konkurrenzvarianz der Population

E = Umweltvarianz der Population

$g_i, \bar{g}, c_i, \bar{c}, e_i, \bar{e}$ sind die analogen Definitionen für die einzelnen Komponenten.

Das Symbol \mathbb{E} bezeichnet im folgenden stets den Erwartungswert einer Zufallsvariablen.

b) Methode

Aus der obigen Definition der Umweltabweichung e_{ij} erhält man das Untersuchungsmodell:

$$y_{ij} = g_{ij} + c_{ij} + e_{ij} \quad (5)$$

Unter Anwendung von (5) gilt dann die folgende Zerlegung für die phänotypische Varianz der Parzellenmittel:

$$\begin{aligned} V_{n^2} &= \sum_{i=1}^d \frac{(y_i - \bar{y})^2}{d-1} = \sum_{i=1}^d \frac{[(g_i + c_i + e_i) - (\bar{g} + \bar{c} + \bar{e})]^2}{d-1} \\ &= \sum_{i=1}^d \frac{(g_i - \bar{g})^2}{d-1} + \sum_{i=1}^d \frac{(c_i - \bar{c})^2}{d-1} + \sum_{i=1}^d \frac{(e_i - \bar{e})^2}{d-1} + \\ &\quad 2 \sum_{i=1}^d \frac{(g_i - \bar{g})(c_i - \bar{c})}{d-1} + 2 \sum_{i=1}^d \frac{(g_i - \bar{g})(e_i - \bar{e})}{d-1} + \\ &\quad 2 \sum_{i=1}^d \frac{(e_i - \bar{e})(c_i - \bar{c})}{d-1} \end{aligned} \quad (6)$$

Ziel dieser Untersuchungen ist es, nur unter Benutzung der phänotypischen Varianz der Parzellenmittel, Schätzwerte für G , C und E zu erhalten. Daher braucht man die Erwartungswerte der sechs Terme in (6), d. h. man muß

diese Erwartungswerte als Funktionen von n , G , C und E ausdrücken.

Den folgenden Untersuchungen legen wir die Voraussetzungen zugrunde:

- 1) Zufällige Verteilung der Genotypen,
- 2) Unabhängigkeit der Variationsursachen in (5),
- 3) Parzellen sind Zufallsstichproben der Genotypen der Population.

Wegen der postulierten Unabhängigkeit der Umweltkomponente von den genetischen- und Konkurrenzeffekten haben die beiden letzten Produktterme in (6) den Erwartungswert 0:

$$\mathbb{E} \left(2 \sum_{i=1}^d \frac{(g_i - \bar{g})(e_i - \bar{e})}{d-1} \right) = \mathbb{E} \left(2 \sum_{i=1}^d \frac{(e_i - \bar{e})(c_i - \bar{c})}{d-1} \right) = 0 \quad (7)$$

Für den Erwartungswert des ersten Produkttermes gilt:

$$\mathbb{E} \left(2 \sum_{i=1}^d \frac{(g_i - \bar{g})(c_i - \bar{c})}{d-1} \right) = 2 \text{ KOV}(g_i, c_i) \quad (8)$$

und für diese Kovarianz kann man unter Benutzung der Definition von c_i schreiben:

$$\begin{aligned} \text{KOV}(g_i, c_i) &= \text{KOV} \left(\frac{\sum_{j=1}^{n^2} g_{ij}}{n^2}, - \frac{\sum_{j=1}^{n^2} \sum_{v(ij)} W_{v(ij)}}{n^2} \right) \\ &= - \frac{A(n)}{n^4} \text{ KOV}(F_X, W_X) \end{aligned} \quad (9)$$

Dabei ist $A = A(n)$ die Anzahl der möglichen Paare direkter Nachbarn in Parzellen mit n^2 Pflanzen. Für $A(n)$ erhält man $4n(n-1)$, und nach einer Formel aus HÜHN (1970) gilt die Beziehung:

$$\text{KOV}(F_X, W_X) = f \cdot \sqrt{G \cdot C} \quad (10)$$

Im allgemeinen Fall ist der Faktor f abhängig von den Genotypenhäufigkeiten und den Dominanzgraden der beiden Konkurrenzmerkmale F und W (HÜHN 1970). Aber in dem hier nur betrachteten Spezialfall gleicher Dominanzgrade in den beiden Merkmalen F und W — und daher trivialerweise auch in dem interessierenden Fall rein additiver Genwirkung — ist dieser Faktor eine Konstante, und es gilt bei positiver Korrelation der beiden Konkurrenzmerkmale $f = \frac{1}{2}$ und $f = -\frac{1}{2}$ bei negativer Korrelation von F und W (HÜHN 1970).

Aus (8) erhält man mit (9) und (10):

$$\mathbb{E} \left(2 \sum_{i=1}^d \frac{(g_i - \bar{g})(c_i - \bar{c})}{d-1} \right) = \mp 4(n-1) \sqrt{G \cdot C} / n^3 \quad (11)$$

Für den Erwartungswert des ersten Terms in (6) gilt unter den gemachten Annahmen:

$$\mathbb{E} \left(\sum_{i=1}^d \frac{(g_i - \bar{g})^2}{d-1} \right) = \frac{G}{n^2} \quad (12)$$

Den Erwartungswert des Konkurrenztermes aus (6) erhält man durch folgende Überlegungen:

$$\begin{aligned} \mathbb{E} \left(\sum_{i=1}^d \frac{(c_i - \bar{c})^2}{d-1} \right) &= V(c_i) = V \left(\sum_{j=1}^{n^2} \frac{c_{ij}}{n^2} \right) \\ &= \frac{1}{n^4} n^2 V(c_X) + \frac{1}{n^4} \sum_{X \neq Y} \text{ KOV}(c_X, c_Y) \\ &= \frac{V(c_X)}{n^2} + \frac{1}{n^4} \sum_{X \neq Y} \text{ KOV} \left(- \sum_{v(X)} W_{v(X)}, - \sum_{v(Y)} W_{v(Y)} \right) \\ &= \frac{4V(W_X)}{n^2} + \frac{1}{n^4} D(n) \text{ KOV}(c_X, c_Y) + \frac{1}{n^4} B(n) V(W_X) \end{aligned} \quad (13)$$

Dabei sind X und Y direkt diagonal stehende Nachbarn, $D(n)$ ist die Anzahl möglicher Paare: Pflanze — direkter diagonaler Nachbar in Parzellen mit n^2 Pflanzen und $B(n)$

ist die Anzahl der möglichen Paare von Pflanze und über-
nächstem Nachbarn in Parzellen mit n^2 Pflanzen. Nach
Formeln aus HÜHN (1970) gilt:

$$\begin{aligned} 4V(W_X) &= C \\ B(n) &= 4n(n-2) \\ D(n) &= 4(n-1)^2 \\ KOV(c_X, c_Y) &= 2V(W_X) \end{aligned} \quad (14)$$

Aus (13) und (14) folgt für den Erwartungswert des Kon-
kurrenztermes:

$$\begin{aligned} \mathbb{E} \left(\frac{\sum_{i=1}^d (c_i - \bar{c})^2}{d-1} \right) &= \frac{C}{n^2} + \frac{4(n-1)^2}{2n^4} C + \frac{4n(n-2) \cdot C}{4n^4} \\ &= \frac{4n^2 - 6n + 2}{n^4} \cdot C \end{aligned} \quad (15)$$

Postuliert man für die Umweltkomponente die Gültigkeit
der empirischen Regel von Fairfield SMITH (1938), so gilt:

$$\mathbb{E} \left(\frac{\sum_{i=1}^d (e_i - \bar{e})^2}{d-1} \right) = \frac{E}{n^{2b}} \quad (16)$$

mit einem empirisch zu bestimmenden Parameter b .

Zusammenfassend erhält man aus (6), (7), (11), (12), (15)
und (16) als Erwartungswert der phänotypischen Varianz
der Parzellenmittel:

$$\begin{aligned} \mathbb{E} \left(\frac{\sum_{i=1}^d (y_i - \bar{y})^2}{d-1} \right) &= \frac{G}{n^2} + \frac{4n^2 - 6n + 2}{n^4} C + \frac{E}{n^{2b}} \mp \\ &\quad \frac{4(n-1)\sqrt{GC}}{n^3} \end{aligned} \quad (17)$$

Aus (17) folgt die Gleichung:

$$\mathbb{E}(n^2 V_{\bar{n}^2}) = G + \frac{4n^2 - 6n + 2}{n^2} C + n^{2B} E \mp \frac{4(n-1)\sqrt{GC}}{n} \quad (18)$$

mit $B = 1 - b$.

Diese Gleichung (18) ist Ausgangspunkt des Schätzverfahrens
für die gesuchten Komponenten G , C und E .

Mit den folgenden Bezeichnungen

$$\Phi(1) = 1 \quad \varphi(1) = 0$$

$$\Phi(n) = \frac{4n^2 - 6n + 2}{n^2} \quad \text{und} \quad \varphi(n) = \frac{4(n-1)}{n} \quad (19)$$

lautet diese Gleichung (18):

$$\mathbb{E}(n^2 V_{\bar{n}^2}) = G + \Phi(n) \cdot C + n^{2B} E \mp \varphi(n) \sqrt{G \cdot C} \quad (20)$$

Betrachtet man quadratische Parzellen von 1×1 bis z.
B. 10×10 Pflanzen pro Parzelle, so erhält man das folgen-
de System simultaner Gleichungen:

$$\begin{aligned} V_1 &= G + C + E \\ 4 V_4 &= G + 1,50 C + 4^B E \mp 2,00 \sqrt{GC} \\ 9 V_9 &= G + 2,22 C + 9^B E \mp 2,67 \sqrt{GC} \\ 16 V_{16} &= G + 2,63 C + 16^B E \mp 3,00 \sqrt{GC} \\ 25 V_{25} &= G + 2,88 C + 25^B E \mp 3,20 \sqrt{GC} \\ 36 V_{36} &= G + 3,06 C + 36^B E \mp 3,33 \sqrt{GC} \\ 49 V_{49} &= G + 3,18 C + 49^B E \mp 3,43 \sqrt{GC} \\ 64 V_{64} &= G + 3,28 C + 64^B E \mp 3,50 \sqrt{GC} \\ 81 V_{81} &= G + 3,36 C + 81^B E \mp 3,56 \sqrt{GC} \\ 100 V_{100} &= G + 3,42 C + 100^B E \mp 3,60 \sqrt{GC} \end{aligned} \quad (21)$$

c) Lösungsmöglichkeiten des Systems (21)

Methode 1:

Nach dem üblichen Lösungsverfahren setzt man in (21)
für B verschiedene Werte ein, löst dann für jedes solche B
das Gleichungssystem (21) nach der Methode der kleinsten

Quadrate, erhält so Schätzwerte G' , C' und E' und berech-
net mit diesen Werten die Summe der Abweichungsqua-
drate zwischen den beobachteten und den erwarteten Wer-
ten:

$$\begin{aligned} SQ_{\text{res}} &= \sum_{n=1}^{10} (n^2 V_{\bar{n}^2} - G' - \Phi(n) C' - n^{2B} E' \\ &\quad \pm \varphi(n) \sqrt{G' \cdot C'})^2 \end{aligned} \quad (22)$$

\hat{B} sei der B -Wert, für den SQ_{res} minimal wird. Die zu \hat{B}
gehörigen Werte \hat{G} , \hat{C} und \hat{E} wählt man als beste Schätz-
werte der gesuchten Parameter G , C und E .

Einige Besonderheiten und rechen-technische Schwierig-
keiten dieser neuen Methode ergeben sich aus der Tatsache,
daß die „Normalgleichungen“ nach der Methode der klein-
sten Quadrate kein lineares Gleichungssystem mehr bil-
den:

Eine notwendige Bedingung für ein Minimum von SQ_{res}
ist:

$$\frac{\partial SQ_{\text{res}}}{\partial G} = \frac{\partial SQ_{\text{res}}}{\partial C} = \frac{\partial SQ_{\text{res}}}{\partial E} = 0 \quad (23)$$

Setzt man $G \equiv x^2$, $C \equiv y^2$ und $E \equiv z^2$, so ist die Bedingung
(23) äquivalent der Bedingung

$$\frac{\partial F(x,y,z)}{\partial x} = \frac{\partial F(x,y,z)}{\partial y} = \frac{\partial F(x,y,z)}{\partial z} = 0 \quad \text{mit} \quad (24)$$

$$F(x,y,z) = \sum_{n=1}^{10} (n^2 V_{\bar{n}^2} - x^2 - \Phi(n) y^2 - n^{2B} z^2 \pm \varphi(n) xy)^2$$

Aus (24) erhält man ein Gleichungssystem der Form:

$$\begin{aligned} a_1 x^3 + a_2 x^2 y + a_3 x y^2 + a_4 y^3 + a_5 y + a_6 y z^2 + a_7 x + a_8 x z^2 &= 0 \\ a_9 x^3 + a_{10} x^2 y + a_{11} x y^2 + a_{12} y^3 + a_{13} y \\ + a_{14} y z^2 + a_{15} x + a_{16} x z^2 &= 0 \\ a_{17} x^2 + a_{18} y^2 + a_{19} z^2 + a_{20} x y + a_{21} &= 0 \end{aligned} \quad (25)$$

Darin sind die a_i ($i = 1, 2, \dots, 21$) Konstante oder Funktio-
nen von B und $V_{\bar{n}^2}$ ($n = 1, 2, \dots, 10$). Das System (25) redu-
ziert sich nach Elimination von z^2 auf ein Gleichungs-
system der folgenden Form:

$$\begin{aligned} \gamma_2 x^3 + \gamma_3 x^2 y + 3\gamma_4 x y^2 + \gamma_7 y^3 + \gamma_8 y + \gamma_5 x &= 0 \\ \gamma_1 x^3 + 3\gamma_2 x^2 y + \gamma_3 x y^2 + \gamma_4 y^3 + \gamma_8 y + \gamma_6 x &= 0 \end{aligned} \quad (26)$$

Dabei sind die γ_i ($i = 1, 2, \dots, 8$) wieder Konstanten oder
Funktionen von B und $V_{\bar{n}^2}$, ($n = 1, 2, \dots, 10$).

Zur Lösung dieses nicht-linearen Gleichungssystems kann
man verschiedene Methoden anwenden, z. B.

1) Setzt man $y = x \cdot t$, so folgen aus (26) die Beziehungen:

$$x^2 = \frac{-\gamma_5 t - \gamma_6}{\gamma_1 + 3\gamma_2 t + \gamma_3 t^2 + \gamma_4 t^3} = P_1(t) \quad (27)$$

$$x^2 = \frac{-\gamma_8 t - \gamma_5}{\gamma_2 + \gamma_3 t + 3\gamma_4 t^2 + \gamma_7 t^3} = P_2(t) \quad (28)$$

Aus (27) und (28) erhält man durch Gleichsetzung eine Glei-
chung vierten Grades für t , die man entweder direkt oder
auf graphischem Wege lösen kann. Mit t erhält man aus
(27) oder (28) dann x und aus $y = xt$ dann y .

2) Hat man einen Elektronenrechner zur Verfügung, so
kann man die Lösungen auch aus (27) und (28) durch „di-
rektes Ausprobieren“ finden: Man variiert in diesen beiden
Gleichungen t (mit genügend kleiner Schrittweite) und
sucht den Wert t_0 mit $P_1(t_0) = P_2(t_0)$.

3) Anwendung eines Iterationsverfahrens: Setzt man $y = xt$
in die beiden Gleichungen (26) ein, so erhält man nach Di-
vision durch x die beiden Gleichungen

$$\gamma_1 x^2 + 3\gamma_2 x^2 t + \gamma_3 x^2 t^2 + \gamma_4 x^2 t^3 + \gamma_5 t + \gamma_6 = 0 \quad (29)$$

$$\gamma_2 x^2 + \gamma_3 x^2 t + 3\gamma_4 x^2 t^2 + \gamma_7 x^2 t^3 + \gamma_8 t + \gamma_5 = 0 \quad (30)$$

Aus diesen Gleichungen folgt (nach Multiplikation von (30) mit $\gamma_4 : \gamma_7$ und anschließender Subtraktion der Gleichungen) eine Gleichung der Form:

$$Ax^2 + Bx^2t + Cx^2t^2 + Dt + E = 0 \quad (31)$$

Dabei sind die Koeffizienten Funktionen von B und V_{n^2} ($n = 1, 2, \dots, 10$)

Man hat damit also folgendes Gleichungssystem vorliegen:

$$x^2 = Q_1(t) \quad (\text{Gleichung 27}) \quad (32)$$

$$t = Q_2(x^2) \quad (\text{Gleichung 31}) \quad (33)$$

Nach der Untersuchung der Konvergenzeigenschaften der zur Lösung dieses Gleichungssystems (32) und (33) üblichen Iterationsverfahren und eventuellen rechentechnischen Umformungen dieser beiden Gleichungen, um zu konvergierenden Iterationsfolgen zu kommen, erhält man daraus die Werte für x^2 und t durch das übliche Iterationsverfahren: Für t setzt man in (32) einen Wert ein, man erhält ein x^2 , setzt dieses in (33) ein, erhält daraus t , setzt dieses t wieder in (32) ein usw. Dieser iterative Prozeß wird solange fortgesetzt, bis sich die beiden Werte x^2 und t nicht mehr ändern.

Das Gleichungssystem (26) läßt sich auch noch nach verschiedenen anderen Verfahren der numerischen Mathematik lösen. Bei Benutzung einer elektronischen Rechenanlage macht dies keine größere Schwierigkeit und erfordert kaum einen größeren Zeitaufwand als die Lösung eines linearen Gleichungssystems. — Hat man nun nach einem dieser Verfahren Lösungen G_0 , C_0 und E_0 gefunden, so heißt das noch nicht, das SQ_{res} an dieser Stelle (G_0 , C_0 , E_0) ein Minimum hat. Damit dies der Fall ist, müssen zusätzlich noch andere Bedingungen erfüllt sein und zwar muß (in mathematischer Terminologie) die dieser Stelle zugehörige quadratische Form positiv definit sein. — Auf eine nähere mathematische Betrachtung der Existenz und Eindeutigkeit sowie auf eine Diskussion der Eigenschaften der Lösungen dieses nicht-linearen Gleichungssystems soll hier nicht näher eingegangen werden. Ebenfalls nicht auf die mathematische Ableitung und Diskussion der Formeln für die Standardfehler der errechneten Schätzwerte für G , C und E .

Erste Anwendungen dieser theoretischen Ergebnisse auf Modellpopulationen brachten sehr zufriedenstellende Resultate. Eine Veröffentlichung dieser Ergebnisse ist in Vorbereitung. Einige numerische Beispiele der Anwendung des Systems (21) sind im abschließenden Kapitel d) wiedergegeben.

Dieses für jedes B anzuwendende Lösungsverfahren — nach Methode 1 — und die Methode, dann durch Ausprobieren das beste B zu finden, ist recht umständlich und arbeitsaufwendig.

Methode 2:

Zu einem anderen, kürzeren Verfahren, Schätzwerte für B, G, C und E zu erhalten, kommt man durch eine direkte Bestimmung des optimalen B: — Betrachtet man in

$$SQ_{res} = \sum_{n=1}^{10} (n^2 V_{n^2} - x^2 - \phi(n)y^2 - n^2 Bz^2 \pm \varphi(n)xy)^2$$

nicht nur x , y und z , sondern auch B als eine Variable, so erhält man als notwendige Bedingung für ein Minimum von SQ_{res} ein Gleichungssystem bestehend aus den drei Gleichungen von (25) und der zusätzlichen Gleichung

$$\frac{\partial SQ_{res}}{\partial B} = 0 \text{ oder } a_{22}x^2 + a_{23}y^2 + a_{24}z^2 + a_{25}xy + a_{26} = 0 \quad (34)$$

Hierin sind die Koeffizienten a_i ($i = 22, 23, \dots, 26$) Funktionen von B und V_{n^2} , ($n = 1, \dots, 10$).

Setzt man z^2 aus der 3. Gleichung von (25) in (34) ein, so folgt aus (34) eine Gleichung der Form:

$$Ax^2 + By^2 + Cxy + D = 0 \quad (35)$$

die sich mit $y = xt$ umformen läßt in:

$$x^2 = \frac{-D}{A + Bt^2 + Ct} \quad (36)$$

Hierin sind die Koeffizienten Funktionen von B.

Durch Gleichsetzen der beiden x^2 -Ausdrücke (27) und (36) erhält man eine kubische Gleichung für $t = y : x$, die man explizit nach t auflösen kann:

$$t = H_1(B) \quad (37)$$

Durch Gleichsetzen der beiden x^2 -Ausdrücke (28) und (36) erhält man eine zweite kubische Gleichung für t , die man wieder explizit nach t auflösen kann:

$$t = H_2(B) \quad (38)$$

Durch Gleichsetzen der beiden t -Ausdrücke (37) und (38) folgt:

$$H_1(B) = H_2(B) \quad (39)$$

oder aber mit $H(B) = H_1(B) - H_2(B)$:

$$H(B) = 0 \quad (40)$$

Diese Gleichung (40) ist eine transzendente Bestimmungsgleichung für B, die man nach verschiedenen Verfahren der numerischen Mathematik oder auch auf graphischem Weg lösen kann. Mit B erhält man dann aus (37) oder (38) t , aus (36), (27) oder (28) dann x , aus $y = xt$ weiter y und aus (25) schließlich z . Bei dieser Methode 2 wird das optimale B also durch direkte Berechnung und nicht durch Durchprobieren der B's — wie in Methode 1 — gewonnen. Daher wird man in der Praxis — besonders wenn ein Computer zur Verfügung steht — meist Methode 2 anwenden, da sich bei Benutzung einer elektronischen Rechenanlage die transzendente Gleichung (40) einfach lösen läßt. — Hat man ein solches Lösungsquadrupel gefunden, so gelten auch hier die bei Methode 1 gemachten Bemerkungen über die zusätzlichen Minimum-Bedingungen usw. — Auch hier soll wieder auf eine nähere mathematische Betrachtung der Existenz und Eindeutigkeit sowie auf eine Diskussion der Eigenschaften der Schätzwerte und ihrer Standardfehler verzichtet werden.

Auf eine ausführliche Behandlung aller dieser hier nur kurz erwähnten Fragen, auf andere Schätzverfahren, Methodenvergleiche und Effizienzuntersuchungen soll in einer späteren Arbeit eingegangen werden.

Eine Veröffentlichung der Resultate der Anwendung der theoretischen Ergebnisse und Methoden dieser Arbeit auf Modellpopulationen und reale Pflanzenbestände ist — in einer mehr anwendungsorientierten Arbeit — in Vorbereitung.

d) Einige Anwendungsbeispiele des Systems (21) mit Modellpopulationen

In diesem Abschnitt sollen einige numerische Beispiele die Anwendung des Systems (21) und die gute Übereinstimmung von theoretischen Werten (berechnet nach Gleichung 17 bzw. 20) und empirischen Werten (berechnet in Modellpopulationen) zeigen. Über die Erzeugung solcher Modellpopulationen — bestehend aus den Genotypen AA, Aa und aa mit den Häufigkeiten p^2 , $2pq$ und q^2 und den Werten (γ , λ , $-\gamma$) bzw. (δ , μ , $-\delta$) in den beiden Konkurrenzmerkmalen F bzw. W — und die Technik von Simulationsuntersuchungen dieser Art siehe HÜHN (1970). — In der folgenden Tabelle 1 sind die empirischen und theoretischen numerischen Werte der Varianz der Parzellenmittel für die verschiedenen Parzellengrößen 1×1 bis 10×10 von eini-

Tabelle 1

V _i	Population																				
		p=0,3; γ=30; δ=30 λ = μ = 0	p=0,3; γ=30; δ=20 λ = μ = 0	p=0,3; γ=30; δ= 5 λ = μ = 0	p=0,5; γ=30; δ=10 λ = μ = 0	p=0,5; γ=30; δ= 5 λ = μ = 0	p=0,7; γ=30; δ= 5 λ = μ = 0	p=0,3; γ=30; δ=10 λ = μ = 0	p=0,5; γ=30; δ=30 λ = μ = 0	p=0,5; γ=30; δ=20 λ = μ = 0	p=0,9; γ=30; δ=10 λ = μ = 0	p=0,5; γ= 5; δ=20 λ = 2,5; μ = 10	p=0,7; γ=30;δ=10 λ = μ = 0	p=0,4; γ=20; δ=10 λ = 30; μ = 15	p=0,4; γ=10; δ= 5 λ = 15; μ = 7,5	p=0,9; γ=30; δ= 5 λ = μ = 0	p=0,5; γ=30; δ=30 λ = 15; μ = 15	p=0,3; γ=10; δ=30 λ = 10; μ = 30	p=0,3; γ=10; δ=20 λ = 15; μ = 30	p=0,7; γ=30; δ=30 λ = μ = 0	p=0,7; γ=30; δ=20 λ = μ = 0
V ₁ empir.	1932,7	1074,8	427,5	666,5	509,1	420,0	558,2	2316,2	1287,3	2316,2	1287,3	240,0	945,9	557,8	996,8	249,2	185,1	2704,7	3924,5	2496,3	1924,2
V ₁ theoret.	1890,0	1050,0	420,0	650,0	500,0	420,0	546,0	2250,0	1250,0	2250,0	1250,0	234,0	914,1	546,0	1063,7	265,9	180,0	2531,5	3698,5	2502,6	1890,0
V ₂ empir.	284,8	94,5	52,5	37,5	54,3	47,3	31,5	339,2	112,5	339,2	112,5	287,4	287,4	31,5	62,5	17,8	201,3	418,5	1074,5	544,9	283,5
V ₂ theoret.	283,5	94,5	47,3	37,5	54,3	47,3	31,5	337,5	113,1	337,5	113,1	287,4	287,4	31,5	61,2	17,8	203,3	418,5	1074,5	544,9	283,5
V ₃ empir.	191,6	60,1	15,3	10,3	17,8	15,9	9,8	229,3	70,0	229,3	70,0	4,1	188,5	9,9	39,1	9,8	7,2	290,4	676,8	356,6	173,4
V ₃ theoret.	190,7	58,2	15,3	10,3	17,8	15,9	9,7	227,0	69,9	227,0	69,9	3,7	189,2	8,7	32,5	8,1	6,2	274,4	670,8	350,0	166,6
V ₄ empir.	121,5	39,6	7,4	4,8	8,2	6,9	4,0	155,3	47,1	155,3	47,1	1,8	133,0	3,8	22,8	5,2	3,0	176,7	465,3	209,0	106,6
V ₄ theoret.	120,4	39,6	6,9	4,8	8,2	6,9	4,0	153,3	47,1	153,3	47,1	1,7	127,7	4,0	20,9	5,2	3,0	176,7	465,3	203,4	106,6
V ₅ empir.	68,8	27,6	4,6	2,6	4,6	3,8	2,1	105,6	31,5	105,6	31,5	0,9	100,8	2,2	15,9	4,0	1,3	130,3	365,1	236,5	123,5
V ₅ theoret.	68,5	28,0	3,8	2,6	4,6	3,8	2,2	110,2	33,4	110,2	33,4	1,0	89,8	2,2	14,5	3,6	1,6	123,9	321,8	155,0	92,5
V ₆ empir.	66,5	20,3	2,3	1,6	2,6	2,5	1,4	70,5	21,5	70,5	21,5	0,6	66,2	1,4	9,5	2,4	0,9	90,4	260,8	140,5	56,3
V ₆ theoret.	69,1	21,0	2,4	1,8	2,9	2,4	1,5	82,3	25,0	82,3	25,0	0,6	66,5	1,5	10,8	2,7	1,0	95,5	253,2	145,2	69,1
V ₇ empir.	47,1	14,0	1,9	1,2	2,0	1,6	1,0	57,0	17,3	57,0	17,3	0,5	43,0	0,9	5,2	2,0	0,7	70,9	193,6	88,1	41,9
V ₇ theoret.	52,9	16,0	1,6	1,2	1,9	1,9	1,0	63,0	19,1	63,0	19,1	0,4	50,8	1,0	8,1	2,0	0,7	70,9	193,6	88,1	41,9
V ₈ empir.	29,1	12,0	1,2	0,8	1,5	1,2	0,8	43,6	13,0	43,6	13,0	0,3	38,7	0,7	6,8	1,2	0,5	41,5	131,2	67,2	29,1
V ₈ theoret.	29,1	12,0	1,2	0,8	1,5	1,2	0,8	43,6	13,0	43,6	13,0	0,3	38,7	0,7	6,8	1,2	0,5	41,5	131,2	67,2	29,1
V ₉ empir.	35,2	10,8	0,9	0,6	0,8	0,9	0,5	32,0	9,9	32,0	9,9	0,2	31,0	0,6	4,3	1,3	0,4	31,7	63,7	56,7	27,2
V ₉ theoret.	35,2	10,4	0,9	0,7	0,8	1,0	0,6	32,6	12,4	32,6	12,4	0,2	32,6	0,6	4,3	1,3	0,4	31,7	63,7	56,7	27,2
V ₁₀ empir.	23,3	8,6	0,5	0,4	0,7	0,6	0,5	23,7	10,3	23,7	10,3	0,2	23,9	0,5	4,2	1,1	0,3	27,3	102,5	46,8	28,3
V ₁₀ theoret.	23,3	8,6	0,5	0,4	0,7	0,6	0,5	23,7	10,3	23,7	10,3	0,2	23,9	0,5	4,2	1,1	0,3	27,3	102,5	46,8	28,3

gen Fällen zusammengefaßt. In diesen Zahlenbeispielen werden Populationen mit nur genetischer- und Konkurrenzvarianz (also verschwindender Umweltvarianz) und gleichen Dominanzgraden in den beiden Konkurrenzmerkmalen betrachtet.

e) Schlußbemerkung

Das Ziel der theoretischen Untersuchungen dieser Arbeit ist eine Verbesserung der Methode von SAKAI und MUKAIDE zur getrennten Schätzung von genetischer, Konkurrenz- und Umweltvarianz, indem einige einschneidende und fal-

sche Voraussetzungen über die Konkurrenzkomponente — speziell die Annahme, daß die Kovarianz zwischen den genetischen und Konkurrenzeffekten gleich Null ist — fallengelassen werden.

Eine weitere Verbesserung dieser Methode dürfte durch eine nähere Untersuchung der Umweltkomponente möglich sein: Denn die hier von uns angenommene Gültigkeit der empirischen Regel von F. SMITH für die Umweltkomponente ist sicher nur eine grobe Näherung an die realen Verhältnisse. Der Hauptbestandteil der Umweltkomponente dürfte auf den Einfluß des Bodens, d. h. auf Effekte aufgrund verschiedener Bodeneigenschaften, Bodengüte usw. zurückzuführen sein. Die Umweltkomponenten von Pflanzen derselben Parzelle sind nicht unabhängig voneinander, sondern infolge ähnlicherer Bodenverhältnisse untereinander korreliert — und das F. SMITH'sche b mißt und berücksichtigt in gewisser Weise diese Abhängigkeit. — Doch infolge zonierter Bodengüte, Trends in Bodeneigenschaften über die ganze Fläche usw. sind nicht nur die e_{ij} 's derselben Parzelle korreliert, sondern auch die Umweltkomponenten von Pflanzen auf benachbarten und weiter entfernten Parzellen; diese Effekte sind durch SMITH's b nicht faßbar.

Auf eine ausführliche Behandlung dieser Fragen (siehe z. B. RIVES 1969) soll in einer späteren Arbeit eingegangen werden. Durch eine Anwendung und Berücksichtigung solcher Verallgemeinerungen bei der Ableitung des Erwartungswertes der Umweltkomponente in der Varianz der Parzellenmittel wird eine weitere Verbesserung der Methode zur getrennten Schätzung der genetischen-, Konkurrenz- und Umweltvarianz einer Population möglich sein.

Zusammenfassung

Das Ziel dieser Arbeit ist eine Verbesserung der Methode von SAKAI und MUKAIDE zur getrennten Schätzung der genetischen (G)-, Konkurrenz (C)- und Umweltvarianz (E) einer Population, indem einige einschneidende Voraussetzungen — speziell die Annahme, daß die Kovarianz zwischen den genetischen- und Konkurrenzeffekten gleich Null ist — fallengelassen werden. — Dieses gelingt unter der Annahme, daß Konkurrenzeffekte genetisch bedingt sind und daß sie wie normale quantitative Merkmale behandelt werden können; und zwar wird angenommen, daß zur Beschreibung der Konkurrenzigenschaften einer Population jeder Genotyp X zwei Merkmale besitzt: Konkurrenzfähigkeit F_X und Konkurrenzwirkung W_X , die beide wie normale quantitative Merkmale vererbt werden:

Unter Zugrundelegung des einfachen Konkurrenzmodells:

$$P_X = F_X - \sum_{i(X)} W_{i(X)} + e_X \quad (1)$$

(dabei ist P_X der phänotypische Wert der Pflanze X , e_X ist die Umweltabweichung und die Summation $i(X)$ läuft über die Nachbarn von X) werden die Erwartungswerte der verschiedenen Terme in der Varianz der Parzellenmittel abgeleitet. Damit ist die phänotypische Varianz der Parzellenmittel als Funktion von G , C , E und des F. SMITH'schen Parameters b dargestellt. Diese Funktion ist aber nicht mehr linear in G und C :

$$\mathbb{E}(n^2 V_{\bar{n}}) = G + \phi(n) C + n^2 B E \mp \varphi(n) / \sqrt{GC} \quad (2)$$

Dabei ist: \mathbb{E} = Symbol für den Erwartungswert, n^2 = Pflanzenzahl pro Parzelle (wir betrachten nur quadratische Parzellen), $V_{\bar{n}} =$ Varianz der Parzellenmittel, $B = 1-b$ mit dem Parameter b aus dem SMITH'schen Gesetz und $\phi(n)$ und $\varphi(n)$ sind Funktionen von n . — Auf verschiedene Parzellengrößen angewandt erhält man daraus ein Gleichungssystem, dessen Lösung, z. B. nach der Methode der kleinsten Quadrate, Schätzwerte für G , C und E liefert.

Es werden verschiedene Lösungsmöglichkeiten dieses nicht-linearen Gleichungssystems angegeben und diskutiert.

Abschließend wird anhand der phänotypischen Varianz der Parzellenmittel an zwanzig numerischen Beispielen die gute Übereinstimmung von theoretischen Werten, die nach obiger nicht-linearer Formel für den Erwartungswert berechnet wurden, und aus Modellpopulationen gewonnenen empirischen Werten gezeigt.

Summary

Title of the paper: *Studies on competition between various genotypes in plant stands.* —

I. Modification of Sakai's method to separately estimate the genetic variance, competition variance and environmental variance of a population.

The purpose of this paper is an improvement of the method of SAKAI and MUKAIDE to separately estimate the genetic variance (G), competition variance (C) and environmental variance (E) of a population. — In this treatment some of the dubious assumptions of SAKAI and MUKAIDE — especially the assumption that the covariance between the genetic and competition effects equals zero — were omitted. This was possible under the assumption that competition effects are genetically caused and controlled and that one can treat them as quantitative characters. We assume that for the description of the competitive properties of a population each genotype X has two characteristics: competitive ability F_X and competitive influence W_X ; both are inherited as quantitative characters.

The expectations of the various terms in the variance of plot means are derived using the simple model of competition:

$$P_X = F_X - \sum_{i(X)} W_{i(X)} + e_X \quad (1)$$

with P_X = phenotypic value of plant X, e_X = environmental deviation and the summation $i(X)$ is over the neighbours of X.

As such the phenotypic variance of plot means is expressed as a function of G, C, E and the parameter b from SMITH's empirical law; but this new function is not linear in G and C:

$$\mathbb{E}(n^2 V_{\bar{n}^2}) = G + \Phi(n) C + n^2 BE \mp \varphi(n) \sqrt{GC} \quad (2)$$

with \mathbb{E} = symbol for expectation, n^2 = number of plants per plot (we only consider square plots), $V_{\bar{n}^2}$ = variance of plot means, $B = 1-b$ with parameter b from SMITH's empirical law and $\Phi(n)$ and $\varphi(n)$ are functions of n. — After applying equation (2) on various plot sizes one gets a system of equations whose solutions — for example with the method of least squares — give estimates of G, C and E.

Some possibilities to solve this system of non-linear equations are given and discussed.

Finally the good agreement between theoretical values, which are computed from the non-linear formula for the expectation of the variance of plot means and empirical values, which are computed from simulated populations is shown in twenty numerical examples.

Literaturverzeichnis

- HARPER, J. L.: Approaches to the study of plant competition. In: Mechanisms in Biol. Competition Symp. Soc. Exp. Biol. 15, 1—39, Cambridge, 1961. — HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen. Teile II, III, IV, V und VI. *Silvae Genetica* 1970 (im Druck). — KEDHARNATH, S., CHETTY, C. K. R., and RAWAT, M. S.: Estimation of genetic parameters in teak (*Tectona grandis*) without raising progeny. *Indian Forester* 95, 238—245 (1969). — NAMKOONG, G., and MILLER, D. L.: Estimation of non-linear parameters for a non-asymptotic function. *Biometrics* 24, No. 2, 439—440 (1968). — RIVES, M.: L'hétérogénéité des champs d'expérience. *Biometrische Zeitschrift* 11, 113—122 (1969). — SAKAI, K. I., and HATAKEYAMA, S.: Estimation of genetic parameters in forest trees without raising progenies. *Silvae Genetica* 12, 152—157 (1963). — SAKAI, K. I., HAYASHI, S., and MUKAIDE, H.: Estimation of genetic parameters in *Chamaecyparis* forests. Annual Report, Nat. Inst. of Genetics, Japan, No. 17, 27—28 (1966). — SAKAI, K. I., and MUKAIDE, H.: Estimation of genetic, environmental and competition variances in standing forests. *Silvae Genetica* 16, 149—152 (1967). — SAKAI, K. I., MUKAIDE, H., and TOMITA, K.: Intraspecific competition in forest trees. *Silvae Genetica* 17, 1—5 (1968). — SHRIKHANDE, V. J.: Some considerations in designing experiments on coconut trees. *J. Ind. Soc. Agr. Stat.* 9, 82—99 (1957). — SINGH, K. D.: Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen. III. Monte Carlo Versuche über den Einfluß der Konkurrenz zwischen Genotypen auf die Voraussage des Ausleseerfolgs. *Zeitschr. f. Pflanzenzücht.* 57, 189—253 (1967). — SMITH, H. F.: An empirical law describing soil heterogeneity in the yields of agricultural crops. *J. Agric. Sci.* 28, 1—23 (1938). — STERN, K.: Einige Beiträge genetischer Forschung zum Problem der Konkurrenz in Pflanzenbeständen, 1969 (im Druck).

Über Marssonina-Resistenz einer Population von tetraploiden Pappeln

VON LUDWIG-ARNOLD SCHLÖSSER, Bovenden

(Eingegangen am 16. 2. 1968)

Aus einer frei abgeblühten Kreuzung der STOUT-SCHREINER Züchtungen „Oxford“ und „Rochester“ \times „Androskoggin“ wurden diese Bastarde als kleine Pflänzchen einer Vegetationspunktbehandlung mit Kolchizin ausgesetzt. Die Reiser sehr vieler Pflanzen erwiesen sich als tetraploid, nach morphologischen Analysen an Blättern und Blattgeweben, Pallisadenparenchym und Schließzellen z. B. und nach der Chromosomenzählung an jungen Adventivwurzeln. Wie zu erwarten, war das Bild dieser Pflanzen, diploid oder tetraploid, sehr bunt, wenn man bedenkt, welche Arten der Gattung *Populus* oder Sorten vor über 40 Jahren von den Züchtern verwendet wurden.

Diese Tetraploiden wurden entwickelt, um für die Schaffung einer triploiden Population, die durch einen hohen Heterosiseffekt und genetische Verschiedenheit bei hoher Holzproduktion und bester Holzqualität ausgezeichnet ist, als Kreuzungspartner Verwendung zu finden. Wenn eine

solche Arbeit über das Niveau einer genetischen Spielerei hinausgehen soll, ist es unbedingt erforderlich, daß diese als Kreuzungspartner vorgesehenen tetraploiden Pappeln der Sektion *Tacamahaca* hinsichtlich der Anfälligkeit oder Widerstandsfähigkeit gegenüber allen pilzlichen Schädlingen geprüft werden, die nach den bisherigen Erfahrungen teilweise in katastrophalem Ausmaß auftreten können, wie z. B. *Dothichiza*, *Melampsora* und, wie jetzt, *Marssonina brunnea* in allen Gebieten, in denen gute Züchtungen aus der Sektion *Aigeiros* zum Anbau kommen. Dies gilt besonders für die italienischen Pappelanbaugebiete.

Bei allen diesen Katastrophen ist die unbiologische Klonkultur besonders gefährdet, in der sich auch der an sich kleinste und unbedeutendste eingewanderte Parasit in kurzer Zeit vermehren kann. Von dem dann entstehenden großen Sporenareal aus kann die Epidemie sehr schnell weiterlaufen. In einer Population von guten, aber genetisch