

Literature Cited

BARTON, G. M., and GARDNER, J. A. F.: Comparisons of the heartwood extractives of *Picea glauca* and *Picea engelmannii*. *For. Chron.* 33: 136–138 (1957). — DAUBENMIRE, R.: Some geographic variations in *Picea sitchensis* and their ecologic interpretations. *Can. J. Bot.* 46: 787–798 (1968). — GARMAN, E. H.: The occurrence of Spruce in the interior of British Columbia. *Can. Dept. Lands and Forests Tech. Publ. T. 49*, 31 pp. (1957). — HANOVER, J. W., and HOFF, R. J.: A comparison of phenolic constituents of *Pinus monticola* resistant and susceptible to *Cronartium ribicola*. *Physiol. Plant.* 19: 554–562 (1966). — MORGENSTERN, E. K., and FARRAR, J. L.: Introgressive hybridization in red spruce and black spruce. *Univ. of Toronto, Fac. of Forestry Tech. Rept. No. 4*, 46 pp. (1964). — NEISH, A. C.: Pungenin: a glucoside found in leaves of *Picea pungens* (Colorado spruce). *Can. J. Biochem. Physiol.* 35: 161–167 (1957). — ROCHE, L.: Spruce provenance research in British Columbia. 10th Meeting of the Comm. on For. Tree Breeding in Canada, Vancouver, B. C., pp. 107–120 (1966). — ROCHE, L.: A genealogical study of the genus *Picea* in British Columbia. *New Phytol.* 68: 505–554 (1969). — RUDLOFF, E. VON:

Gas-liquid chromatography of terpenes. Part V. The volatile oils of the leaves of black-, white-, and Colorado spruce. *Tappi* 45: 181–184 (1962). — RUDLOFF, E. VON: Gas-liquid chromatography of terpenes. Part X. The volatile oils of the leaves of Sitka and Engelmann spruce. *Can. J. Chem.* 42: 1057–1062 (1964). — RUDLOFF, E. VON: Gas-liquid chromatography of terpenes XIV. The chemical composition of the volatile oil of the leaves of *Picea rubens* SARG. and chemotaxonomic correlations with other North American spruce species. *Phytochem.* 5: 331–341 (1966). — RUDLOFF, E. VON: Chemo-systematic studies in the genus *Picea* (Pinaceae). I. Introduction. *Can. J. of Botany.* 45: 891–901 (1967a). — RUDLOFF, E. VON: Chemo-systematic studies in the genus *Picea* (Pinaceae). II. The leaf oil of *Picea glauca* and *P. mariana*. *Can. J. of Botany.* 45: 1703–1714 (1967b). — SCHANTZ, MAX VON, and JUVONEN, SIMO: Chemotaxonomische Untersuchungen in der Gattung *Picea*. *Acta Botanica Fennica* 73: 1–51 (1966). — STAFFORD, HELEN A.: Flavonoids and related phenolic compounds produced in the first internode of *Sorghum vulgare* Pers. in darkness and in light. *Plant Physiol.* 40: 130–138 (1965). — WRIGHT, JONATHAN W.: Species crossability in spruce in relation to distribution and taxonomy. *Forest Sci.* 1: 319–349 (1955).

Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen

II. Darstellung des Untersuchungsmodells und Ableitung einiger Beziehungen über Konkurrenzvarianzen und Heritabilitäten

Von M. HÜHN*)

a) Einleitung

In einer ersten Arbeit (HÜHN 1969) wurde eine Modifikation der Methode von SAKAI zur Schätzung der genetischen-, Umwelt- und Konkurrenzvarianz einer Population theoretisch hergeleitet und diskutiert. Bei der Darstellung des Schätzverfahrens und der Ableitung der dazu notwendigen Formeln erwies sich eine ausführliche Beschreibung des zugrundeliegenden Konkurrenzmodells, seiner Eigenschaften und Anwendungsmöglichkeiten als nicht unbedingt erforderlich. Daher wurden dort auch nur die zum Verständnis der methodischen Überlegungen und Ansätze notwendigen Voraussetzungen kurz beschrieben.

In dieser Arbeit soll nun auf das Konkurrenzmodell und die benutzten Parameter näher eingegangen werden. Dies um so mehr, als eine genaue Kenntnis des Modells und der Parameter für ein Verständnis der folgenden Arbeiten und auch für die praktische Anwendung der abgeleiteten theoretischen Ergebnisse unerlässlich ist.

Der erste Teil der vorliegenden Arbeit bringt also nicht so sehr neue wissenschaftliche Ergebnisse als Voraussetzungen, Definitionen und Grundlagen für die früheren und folgenden Konkurrenzuntersuchungen (HÜHN 1969; HÜHN 1970, Teile III, IV, V und VI). Im zweiten Teil (Abschnitte e–g) werden dann einige erste Folgerungen gezogen und Beziehungen über Konkurrenzvarianzen und Heritabilitäten abgeleitet.

In weiteren Arbeiten (HÜHN 1970, Teile III, IV, V und VI) folgt dann die Behandlung der folgenden Themen: 1) Das Konkurrenz-Korrelationsmuster eines Bestandes mit seinen Eigenschaften, Folgerungen und Anwendungsmöglichkeiten, 2) Probleme der optimalen Parzellengröße bei Feldversuchen und 3) Fragen der Phänotypenselektion.

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

Ober die Existenz von Konkurrenzeffekten in Pflanzenbeständen gibt es wohl keinen Zweifel, denn überall in der Natur, wo Organismen mit ähnlichen Ansprüchen an die Umwelt in Nachbarschaft zusammenleben, kommt es zu Konkurrenz zwischen ihnen um diejenigen Umweltfaktoren, in die sie sich teilen müssen. Die Nichtberücksichtigung dieser wechselseitigen Beeinflussung, deren Bedeutung für das Verständnis biologischer Zusammenhänge seit langem bekannt ist, dürfte bei vielen züchterischen Experimenten (Phänotypen-Selektion, Heritabilitätsschätzung) ein Grund für den oft nur so geringen erzielten Gewinn sein.

Man unterscheidet gewöhnlich zwischen einer intraspezifischen und einer interspezifischen Konkurrenz, das heißt einem Wettbewerb um die Wachstumsfaktoren innerhalb derselben Arten im Reinbestand und einem solchen zwischen verschiedenen Arten in Mischbeständen.

Wie in vielen Versuchen nachgewiesen werden konnte, führt intraspezifische Konkurrenz keineswegs zu Populationen, in denen ein Genotyp, nämlich der gegenüber Konkurrenz Bestgeeignete, erhalten bleibt, sondern intraspezifische Konkurrenz kann ein entscheidender Auslesefaktor sein und führt meistens zu balancierten Systemen mit hoher genetischer Variation. Die Untersuchungen von Mischbeständen aus verschiedenen Arten fanden früh das Interesse in der Pflanzenzüchtung — und schon DARWIN wies darauf hin, daß die Leistungen in Mischbeständen oft über den Leistungen von Reinbeständen der beteiligten Arten liegen.

Diese — besonders den Ökologen interessierende — Konkurrenz zwischen verschiedenen benachbart aufwachsenden Arten ist auch von großer Bedeutung für die Grundlagen der Pflanzensoziologie: „Man weiß, daß verschiedene Arten sich gegenseitig aus ihren physiologischen Optima verdrängen können, daß bestimmte Artgrenzen nicht Klimagrenzen, sondern Konkurrenzgrenzen sind, und Genökologen und Populationsgenetiker haben festgestellt, daß die Konkurrenzbedingungen, unter denen eine Population

steht, ihre genetische Zusammensetzung maßgeblich mitbestimmen können“ (SINGH 1967).

Durch Konkurrenz mit anderen Arten wird aber auch die natürliche Auslese innerhalb jeder der konkurrierenden Populationen wesentlich mit gesteuert. In vielen Fällen konnte man nachweisen, daß spezifische Konkurrenzbedingungen auch zu spezifischen Reaktionen der beteiligten Populationen führen. Es muß also genetische Faktoren geben, die das Konkurrenzverhalten von Populationen und Individuen beeinflussen. Konkurrenz wird also auch zu einem Problem im Rahmen der Genetik, Züchtung und Evolutionslehre.

Besonders kompliziert werden diese Verhältnisse natürlich in Pflanzenbeständen, die aus vielen und, wie im Fall von Beständen fremdbefruchtender Arten, nicht zu identifizierenden Genotypen bestehen.

Bessere Möglichkeiten zur Untersuchung dieser komplexen Zusammenhänge ergaben sich, als SAKAI (1953, 1955, 1957, 1961) begann, Methoden der quantitativen Genetik auf die Konkurrenzphänomene anzuwenden. Da allen folgenden Betrachtungen eine Modifikation des SAKAI'schen Konkurrenzmodells zugrundeliegt, sei hier kurz auf seine Untersuchungen und seinen Modellansatz eingegangen: Er arbeitete mit Mischungen aus verschiedenen Linien selbstbefruchtender Kulturarten und fand dabei immer wieder, daß das Verhalten einer Linie im Mischbestand ganz anders sein kann als im Reinbestand. Er folgerte, daß Ertragsfähigkeit und Konkurrenzneigung nicht positiv korreliert sein müssen. Nach weiteren Versuchen über den Einfluß der Anzahl und des Verteilungsmusters der konkurrierenden Pflanzen um eine Pflanze stellte SAKAI ein Konkurrenzmodell auf, das folgende Voraussetzungen enthält:

- 1) Die Konkurrenzwirkung eines Genotyps ist ein quantitatives Merkmal unter der Kontrolle von Mendelgenen.
- 2) Die Konkurrenzwirkung hängt ab vom Abstand der konkurrierenden Pflanzen, nicht aber von der Verteilung und der Stellung der einzelnen Konkurrenten innerhalb der Nachbarn-Konkurrentengruppe.
- 3) Gewinn oder Verlust einer Pflanze durch Konkurrenz mit einer anderen wird jeweils durch Verlust oder Gewinn des Konkurrenten ausgeglichen.
- 4) Der Gesamteffekt der Gruppe von N Konkurrenten ist eine lineare Kombination der mittleren Konkurrenzwirkung der einzelnen Konkurrenten, d. h. die Nachbarschaftskonkurrenzwirkungen sind additiv.

Dieses Modell ist nach STERN (1965) ein Spezialfall eines allgemeingültigen Konkurrenzmodells; es ist ein Sonderfall eines $3^N + 1$ -faktoriellen Versuches. Unter Zugrundelegung dieses speziellen Konkurrenzmodells und des MATHER'schen Modells der quantitativen Genwirkung versuchte SAKAI, die Verzerrung der genetischen Varianzen und Kovarianzen in Beständen konkurrierender Pflanzen durch Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen unter Einführung von Konkurrenzkomponenten zu schätzen. Weiter gibt er — nach Untersuchung einer spaltenden Generation nach Kreuzung zweier Sorten — die Erwartungswerte der genetischen Varianzen unter Einschluß der aus Konkurrenz resultierenden Komponenten.

Alle — oft scheinbar widersprüchlichen — Ergebnisse konnte SAKAI erklären, wenn er Ertragsfähigkeit und Konkurrenzneigung von Pflanzen als verschiedene quantitative Merkmale auffaßte. — Die Schwächen der Versuchsauswertung von SAKAI sind in seinem Modell begründet. So nimmt er einen hypothetischen genetischen Wert für die Ertragsfähigkeit der Pflanze. Diesen definiert er als Leistung eines Genotyps im Reinanbau unter bestimmten Um-

weltbedingungen (z. B. Dichtstand). Reinbestände der beteiligten Genotypen bei fremdbefruchtenden Arten sind experimentell aber nicht realisierbar.

Daher schlugen HELGASON und CHEBIB (1963) vor, für jeden Genotyp zwei quantitative Konkurrenz-Eigenschaften einzuführen: Konkurrenzfähigkeit, d. h. der Ertrag unter bestimmten Konkurrenzbedingungen und die Konkurrenzwirkung, d. h. der mittlere Einfluß auf den Ertrag anderer ihnen im Bestand benachbarter Genotypen. Konkurrenzfähigkeit ist also eine Maßzahl für die Fähigkeit eines Genotyps, Konkurrenz durch andere Genotypen zu widerstehen, während Konkurrenzwirkung eine Maßzahl für die Wirkung eines Genotyps auf andere Genotypen ist. Beide Eigenschaften werden definiert an einer bestimmten Population, deren Dichtstand genormt ist, in der Genhäufigkeit und die Verteilung der Pflanzen bzw. Genotypen auf die Pflanzplätze bekannt ist oder aber durch Annahmen vorgegeben werden kann. Konkurrenzfähigkeit und Konkurrenzwirkung sind dann Parameter, die von der Populationszusammensetzung und -struktur abhängen. In vielen Versuchen konnte nachgewiesen werden, daß diese Merkmale wie normale quantitative Merkmale vererbt werden.

b) Das Untersuchungsmodell

Bezeichnet man mit P den phänotypischen Wert einer Pflanze in Bezug auf ein bestimmtes quantitatives (konkurrenzbeeinflusstes) Merkmal, mit G den genotypischen Wert der Pflanze und mit E die Umweltabweichung, so kann man für die phänotypische Ausprägung des quantitativen Merkmals schreiben:

$$P = G + E \quad (1)$$

und die Varianz dieses Merkmals ist:

$$V(P) = V(G) + V(E) + 2 \text{KOV}(G, E) \quad (2)$$

Der Term E enthält z. B. die Effekte der Bodenunterschiede, die zwischen den Plätzen vorliegen, auf denen verschiedene Pflanzen stehen, die Einflüsse der verschiedenen Startbedingungen der Pflanzen, Schädigungen im Verlauf der Entwicklung und dann natürlich auch die uns besonders interessierenden Konkurrenzwirkungen der Nachbarn und die Reaktion der Pflanze darauf.

Der Einschätzung der bodenbedingten Unterschiede, die z. B. auf Unterschieden in der Bodengüte beruhen, dienen die Untersuchungen von SMITH (1938), SHRIKHANDE (1957), WRIGHT und FREELAND (1960), SAKAI und HATAKEYAMA (1963), RIVES (1969), HÜHN (1969) u. a.

Wir nehmen an, daß die den Pflanzenbestand bildende Population ein populationsgenetisches Gleichgewicht in Nähe des Gleichgewichts einer zufallspaarenden Population erreicht hat. Von Beständen fremdbefruchtender Arten — z. B. natürlichen Waldbeständen — ist zwar bekannt, daß diese aus verschiedenen Gründen eine solche Gleichgewichtslage nicht genau erreichen, doch werden die Genotypenhäufigkeiten nicht allzusehr von den im Gleichgewicht zu erwartenden abweichen. Weiter legen wir allen unseren späteren Konkurrenzuntersuchungen die folgenden vereinfachenden Annahmen zugrunde, die — auch wenn sie zum Teil schon in HÜHN (1969) kurz erwähnt wurden — hier noch einmal zusammengestellt werden sollen:

1) Zur Beschreibung der Konkurrenzigenschaften einer Population soll jeder Genotyp X zwei Merkmale besitzen: Konkurrenzfähigkeit (F_X) und Konkurrenzwirkung (W_X), die beide wie normale quantitative Merkmale vererbt werden.

2) In allen Fällen betrachten wir nur den einfachsten Fall, nämlich eine Population mit nur einem einzigen spal-

tenden Locus, dessen beide Allele pleiotropisch die beiden Merkmale F und W ihrer Träger beeinflussen.

3) 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.

4) Die Pflanzen sind gleich alt.

5) 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.

6) 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.

7) 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.

8) Die Wirkungen der vier effektiven Nachbarn addieren linear, d. h.: Den phänotypischen Wert P_X der Pflanze X erhält man aus:

$$P_X = F_X - \sum_{i(X)} W_{i(X)} + e_X \quad (3)$$

Dabei läuft die Summation $i(X)$ über die vier Nachbarn der Pflanze X; e_X ist die Umweltabweichung, definiert als Abweichung des Beobachtungswertes P_X von seinem Erwartungswert aus F- und W-Effekten. Der phänotypische Wert einer Pflanze hängt also ab vom Genotyp der betreffenden Pflanze und der genotypischen Zusammensetzung der Nachbarn-Konkurrentengruppe.

9) Die Häufigkeiten der drei Genotypen AA, Aa und aa seien p^2 , $2pq$ und q^2 , und sie mögen in den beiden Merkmalen die folgenden Werte haben:

Bezogen auf den Mittelwert der Homozygoten:			In der absoluten Skala:		
AA	Aa	aa	AA	Aa	aa
F + γ	+ λ	- γ	A + γ	A + λ	A - γ
W + δ	+ μ	- δ	B + δ	B + μ	B - δ

10) Die Population sei als „unendlich groß“ vorausgesetzt.

Abschließend seien noch die folgenden Bezeichnungen eingeführt:

- a) $K = A - 4B$
- b) $\gamma : \delta = z$
- c) $\lambda : \gamma = x$
- d) $\mu : \delta = y$

x und y sind also die Dominanzgrade in den beiden Merkmalen Konkurrenzfähigkeit und Konkurrenzwirkung.

Alle im folgenden in Termini der quantitativen Genetik durchgeführten Untersuchungen für verschiedene Genotypen gelten ganz analog auch für die Untersuchung von Mischbeständen aus verschiedenen Sorten, Arten usw. In diesem — für landwirtschaftliche Versuche und auch für die praktische Anwendbarkeit aller Ergebnisse der theoretischen Konkurrenzuntersuchungen — besonders interessierenden Fall muß man die Definitionen und die genetischen Parameter lediglich in die entsprechenden Maßzahlen des Mischbestandes übersetzen. Voraussetzung ist allerdings immer, daß man Mischungen aus drei Komponenten mit einem Komponentenverhältnis von $p^2 : 2pq : q^2$ mit $p + q = 1$ vorliegen hat.

Für ausführlichere allgemeine biologische Betrachtungen zum Problemkreis „Konkurrenz“ und die Darstellung der

bisherigen Untersuchungen und Ergebnisse sei auf das umfangreiche Schrifttum verwiesen (z. B. HARPER 1961, KNAPP 1967 und STERN 1969; die beiden letzteren mit ausführlichen Literaturverzeichnissen).

c) Berechnung der Mittelwerte

Um die Effekte der Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen — um die es uns hier alleine geht — untersuchen zu können, nehmen wir zunächst an, daß E aus (1) nur die durch Konkurrenz zwischen Genotypen entstehenden Anteile enthält, daß man alle anderen Bestandteile der Umweltabweichung zunächst einmal vernachlässigen kann.

Bezeichnet man bei einer bestimmten Nachbarsituation einer Zentralpflanze X mit j = Anzahl der AA-Nachbarn, k = Anzahl der Aa-Nachbarn und l = Anzahl der aa-Nachbarn, so ist der phänotypische Wert der Zentralpflanze X:

$$P_X = F_X - \delta(j - l) - \mu k + K \quad (4)$$

und die Häufigkeit H_{jkl} dieser Nachbarn-Konkurrentengruppe ist

$$H_{jkl} = \frac{4!}{j! k! l!} (p^2)^j (2pq)^k (q^2)^l \quad (5)$$

mit $j + k + l = 4$.

Die Zusammenstellung aller möglichen phänotypischen Werte der drei Genotypen enthält *Tabelle 1*. (Hierbei ist der konstante Summand K jeweils weggelassen.) Diese Aufstellung der möglichen phänotypischen Werte zeigt auch die Bedeutung der Merkmale Konkurrenzfähigkeit und Konkurrenzwirkung: So ist z. B. $\gamma + K$ der phänotypische Wert einer AA-Pflanze, wenn ihre Nachbarschaft zu gleichen Teilen aus den beiden Homozygoten besteht (Analog für λ und $-\gamma$).

Im Gegensatz zu den Untersuchungsmodellen bei SAKAI (1955) und SINGH (1967) wird hier also Konkurrenzfähigkeit (= genotypischer Wert) nicht als Merkmalswert der Pflanze im Reinbestand definiert. — Man kann die Größen γ , λ , δ , μ und K also über die phänotypischen Werte von Einzelpflanzen unter bestimmten Umweltbedingungen definieren. Hierzu könnte jeder der phänotypischen Werte aus *Tabelle 1* benutzt werden:

Tabelle 1.

Nachbarn-Gruppe	Häufigkeit	Phänotypische Werte der Zentralpflanze		
		aa	Aa	AA
aa, aa, aa, aa	q^8	- $\gamma + 4\delta$	$\lambda + 4\delta$	$\gamma + 4\delta$
aa, aa, aa, Aa	$8pq^7$	- $\gamma + 3\delta - \mu$	$\lambda + 3\delta - \mu$	$\gamma + 3\delta - \mu$
aa, aa, aa, AA	$4p^2q^6$	- $\gamma + 2\delta$	$\lambda + 2\delta$	$\gamma + 2\delta$
aa, aa, Aa, Aa	$24p^2q^6$	- $\gamma + 2\delta - 2\mu$	$\lambda + 2\delta - 2\mu$	$\gamma + 2\delta - 2\mu$
aa, aa, AA, AA	$6p^4q^4$	- γ	λ	+ γ
aa, aa, Aa, AA	$24p^3q^5$	- $\gamma + \delta - \mu$	$\lambda + \delta - \mu$	$\gamma + \delta - \mu$
Aa, Aa, Aa, Aa	$16p^4q^4$	- $\gamma - 4\mu$	$\lambda - 4\mu$	$\gamma - 4\mu$
Aa, Aa, Aa, aa	$32p^3q^5$	- $\gamma + \delta - 3\mu$	$\lambda + \delta - 3\mu$	$\gamma + \delta - 3\mu$
Aa, Aa, Aa, AA	$32p^5q^3$	- $\gamma - \delta - 3\mu$	$\lambda - \delta - 3\mu$	$\gamma - \delta - 3\mu$
Aa, Aa, AA, aa	$48p^4q^4$	- $\gamma - 2\mu$	$\lambda - 2\mu$	$\gamma - 2\mu$
Aa, Aa, AA, AA	$24p^6q^2$	- $\gamma - 2\mu - 2\delta$	$\lambda - 2\mu - 2\delta$	$\gamma - 2\mu - 2\delta$
AA, AA, AA, AA	p^8	- $\gamma - 4\delta$	$\lambda - 4\delta$	$\gamma - 4\delta$
AA, AA, AA, Aa	$8p^7q$	- $\gamma - \mu - 3\delta$	$\lambda - \mu - 3\delta$	$\gamma - \mu - 3\delta$
AA, AA, AA, aa	$4p^6q^2$	- $\gamma - 2\delta$	$\lambda - 2\delta$	$\gamma - 2\delta$
AA, AA, Aa, aa	$24p^5q^3$	- $\gamma - \delta - \mu$	$\lambda - \delta - \mu$	$\gamma - \mu - \delta$

Bezeichnet man mit $h_{i,j,k,l}$ den phänotypischen Wert einer Pflanze i , wenn sie von j AA-Pflanzen, k Aa-Pflanzen und l aa-Pflanzen umgeben ist (dabei ist $i = 1, 2, 3$ mit $AA \equiv 1, Aa \equiv 2, aa \equiv 3$ und für j, k und l gilt $0 \leq j, k, l \leq 4$ mit $j + k + l = 4$), so kann man die Parameter z. B. folgendermaßen definieren:

$$\begin{aligned} K &= \frac{h_{1,2,0,2} + h_{3,2,0,2}}{2} \\ \gamma &= \frac{h_{1,2,0,2} - h_{3,2,0,2}}{2} \\ \lambda &= h_{2,2,0,2} - \frac{h_{1,2,0,2} + h_{3,2,0,2}}{2} \\ \delta &= \frac{h_{1,1,0,3} - h_{1,2,0,2}}{2} \\ \mu &= \frac{h_{1,2,0,2} - h_{1,1,2,1}}{2} \end{aligned} \quad (6)$$

Dieser — bei einzeln zu identifizierenden Genotypen — zwar verwendbaren Parameter-Definition über die Einzelpflanzen ist für die praktische Anwendbarkeit die Definition über Mittelwerte aber doch vorzuziehen.

Den mittleren phänotypischen Wert z. B. von AA erhält man (unter Benutzung von $p + q = 1$) aus:

$$\begin{aligned} \bar{P}_{AA} &= \sum_{j+k+l=4} h_{i,j,k,l} (\gamma - j\delta - k\mu + l\delta + K) \frac{4!}{j!k!l!} (p^j q^k q^l) \\ &= \gamma - 4\delta(p - q) - 8pq\mu + K. \end{aligned} \quad (7)$$

Analog erhält man die mittleren phänotypischen Werte von Aa und aa:

$$\begin{aligned} \bar{P}_{Aa} &= \gamma - 4\delta(p - q) - 8pq\mu + K \\ \bar{P}_{Aa} &= \lambda - 4\delta(p - q) - 8pq\mu + K \\ \bar{P}_{aa} &= -\gamma - 4\delta(p - q) - 8pq\mu + K \end{aligned} \quad (8)$$

Gegenüber dem SAKAI-Modell (SINGH 1967) erreicht man durch das hier gewählte Untersuchungsmodell und die abgeänderte Definition der Konkurrenzfähigkeit (= genotypischer Wert) eine völlige Symmetrie der mittleren phänotypischen Werte.

Aus (8) folgt:

$$\begin{aligned} \gamma &= \bar{P}_{AA} - \frac{\bar{P}_{AA} + \bar{P}_{aa}}{2} \\ \lambda &= \bar{P}_{Aa} - \frac{\bar{P}_{AA} + \bar{P}_{aa}}{2} \end{aligned} \quad (9)$$

In Populationen identifizierbarer Genotypen und Mischbeständen aus identifizierbaren Sorten oder Arten sind die Konkurrenzfähigkeit-Parameter also experimentell sehr einfach zu bestimmen, indem man in einer beliebigen Population die mittleren phänotypischen Werte der Genotypen oder Komponenten bestimmt; denn die Ausdrücke (9) sind ja unabhängig von p .

Es gilt also: In einer beliebigen Population ist die Konkurrenzfähigkeit eines Genotyps gleich dem mittleren phänotypischen Wert dieses Genotyps (jeweils bezogen auf den Mittelwert der beiden Homozygotenmittel). Eine solch einfache Definition ist mittels des SAKAI'schen Konkurrenzmodells nicht möglich.

Die Konkurrenzwirkungsparameter δ und μ kann man nicht so einfach über die Komponentenmittel einer beliebigen Population definieren, sondern nur über die Mittel in bestimmten Populationen.

Neben den mittleren phänotypischen Werten der Genotypen interessiert auch der Geamtittelwert M der Population. Man erhält ihn aus der Beziehung:

$$M = p^2 \bar{P}_{AA} + 2pq \bar{P}_{Aa} + q^2 \bar{P}_{aa} \quad (10)$$

nach Einsetzen der Ausdrücke (8) zu:

$$M = (p - q)(\gamma - 4\delta) + 2pq(\lambda - 4\mu) + K \quad (11)$$

Betrachtet man die Parameter γ, δ, λ und μ als feste, für die betreffenden Genotypen charakteristische Größen, die in allen Generationen und Populationen, die aus diesen Genotypen bestehen, konstant bleiben, so kann man unter dieser vereinfachenden Annahme Aussagen über die Konkurrenzparameter machen, ohne die Erträge der Komponenten (= Genotypen) zu kennen: Seien M_i, p_i und q_i die empirischen Gesamtmittel und Genhäufigkeiten der Populationen i ($i = 1, 2, \dots, n$), so gilt nach (11):

$$M_i = (p_i - q_i)a + p_i q_i b + K \quad (12)$$

mit $a = \gamma - 4\delta$ und $b = 2(\lambda - 4\mu)$.

Die Unbekannten werden nun nach der Methode der kleinsten Quadrate geschätzt; allerdings nur die Unbekannten a, b und K , nicht aber $\gamma, \delta, \lambda, \mu$ und K , denn aus:

$$\sum_{i=1}^n (M_i - (p_i - q_i)a - p_i q_i b - K)^2 = \text{Min} \quad (13)$$

erhält man nur drei voneinander unabhängige Normalgleichungen:

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^n U_i (p_i - q_i) &= 0 \\ \sum_{i=1}^n U_i p_i q_i &= 0 \\ \sum_{i=1}^n U_i &= 0 \end{aligned} \quad (14)$$

mit $U_i = M_i - (p_i - q_i)a - p_i q_i b - K$.

Wegen $p_i + q_i = 1$ reduziert sich die erste Gleichung aus (14) auf:

$$\sum_{i=1}^n U_i p_i = 0 \quad (15)$$

und damit erhält man aus (14) das folgende — ausführlicher geschriebene — System:

$$\begin{aligned} a \sum_{i=1}^n p_i (p_i - q_i) + b \sum_{i=1}^n p_i^2 q_i + K \sum_{i=1}^n p_i &= \sum_{i=1}^n M_i p_i \\ a \sum_{i=1}^n p_i q_i (p_i - q_i) + b \sum_{i=1}^n p_i^2 q_i^2 + K \sum_{i=1}^n p_i q_i &= \sum_{i=1}^n M_i p_i q_i \\ a \sum_{i=1}^n (p_i - q_i) + b \sum_{i=1}^n p_i q_i + K n &= \sum_{i=1}^n M_i \end{aligned} \quad (16)$$

Zur Lösung dieses Gleichungssystems braucht man also nur die Populationsmittelwerte und die entsprechenden Genhäufigkeiten verschiedener Populationen. Aus den experimentell einfach zu bestimmenden phänotypischen Korrelationen zwischen Nachbarn (Ableitung der dazu notwendigen Formeln in HÜHN III, 1970) und den aus (16) berechneten Werten a, b und K kann man dann die Parameter γ, δ, λ und μ einzeln bestimmen. Diese Möglichkeit der Parameterbestimmung aus den Gesamtmittelwerten und den Genotypenhäufigkeiten ist von Bedeutung für Mischungsversuche mit verschiedenen Sorten, wenn die verschiedenen Genotypen zwar phänotypisch nicht zu identifizieren sind, wenn aber die Gesamtmittel und auch die Mischungsverhältnisse der Sorten bekannt sind.

Abschließend sei noch auf eine andere Anwendbarkeit des Gleichungssystems (16) hingewiesen: Nimmt man für die Populationen $i, i = 1, 2, \dots, n$ die durch Anwendung gewisser Selektionsbedingungen auseinander hervorgehenden aufeinanderfolgenden Generationen einer Population, so kann man das Gleichungssystem (16) in Verbindung mit Selektions- und Evolutionsproblemen bringen. Auf diese

durch (16) möglichen Zusammenhänge zwischen Konkurrenz- und Selektionsparametern wird in einer späteren Arbeit eingegangen (HÜHN 1970).

Wenn es keine Beeinflussung einer Pflanze durch ihre direkten Nachbarn gibt — wenn also keine Konkurrenzeffekte existieren — dann gilt:

$$\delta = \mu = B = 0 \quad (17)$$

Ob ein Genotyp (oder die Komponente einer Mischpopulation) durch Konkurrenz Gewinn oder Verlust erzielt, hängt ab vom Vorzeichen von

$$S = \delta(p - q) + 2pq\mu + B \quad (18)$$

Setzt man $B = v\delta$ und $F(y, p) = (q - p) - 2pqy$, so ist die Bedingung, ob die Konkurrenzeffekte in Gewinn oder Verlust der Genotypenmittel (und damit auch des Populationsmittels) resultieren:

$$\begin{aligned} v &\begin{cases} < \\ > \end{cases} F(y, p), \text{ falls } \delta > 0 \\ v &\begin{cases} > \\ < \end{cases} F(y, p), \text{ falls } \delta < 0 \end{aligned} \quad (19)$$

(Siehe hierzu: Abbildung 1).

d) Berechnung der Varianzen

Aus

$$P_X = F_X - \sum_{i(X)} W_{i(X)} \quad (20)$$

erhält man für die Populationsvarianz $V(P)$:

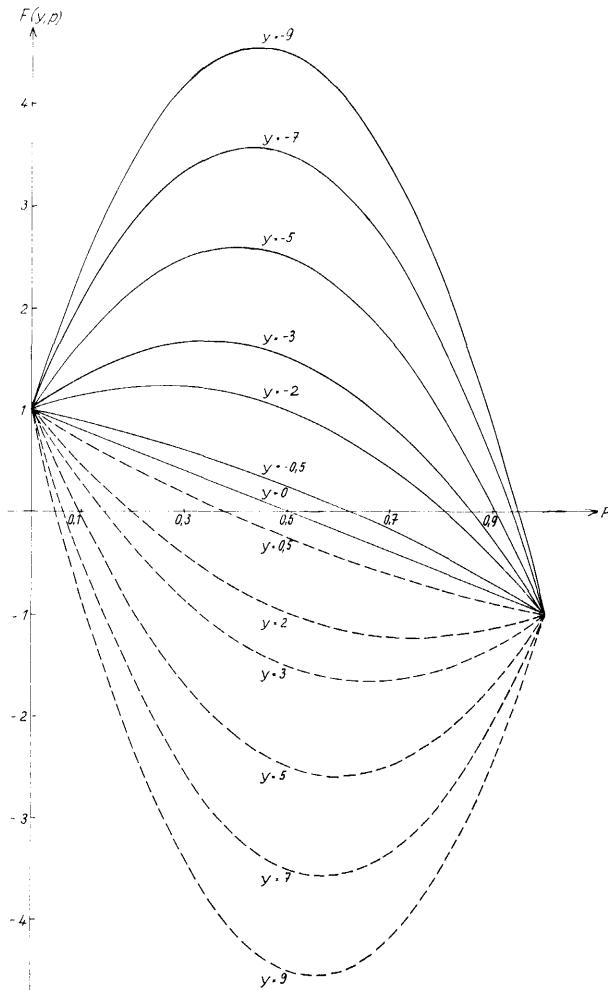


Abb. 1. — Darstellung der Funktion $F(y, p)$ für verschiedene Konkurrenzwirkungs-Dominanzgrade y .

$$V(P) = V(F) + 4V(W) - 8\text{KOV}(F, W) \quad (21)$$

Wegen $\text{KOV}(F, W) = 0$ folgt aus (21):

$$V(P) = V(F) + 4V(W). \quad (22)$$

Mit den folgenden Bezeichnungen:

$$\begin{aligned} V_\alpha &= 2pq(\gamma + \lambda(q - p))^2 = \text{additive Varianz der Konkurrenzfähigkeit} \\ V_\beta &= (2pq\lambda)^2 = \text{Dominanzvarianz der Konkurrenzfähigkeit} \\ V_\gamma &= 2pq(\delta + \mu(q - p))^2 = \text{additive Varianz der Konkurrenzwirkung} \\ V_\delta &= (2pq\mu)^2 = \text{Dominanzvarianz der Konkurrenzwirkung} \end{aligned}$$

erhält man für die Populationsvarianz bei N Konkurrenten einer Pflanze:

$$V(P) = V_\alpha + V_\beta + N(V_\gamma + V_\delta) \quad (23)$$

Als Folge des linearen Konkurrenzmodells (3) kommt man zu diesem einfachen Varianzausdruck ohne Kovarianzterme; auch hier zeigt sich wieder der Vorteil des gewählten Untersuchungsmodells gegenüber dem SAKAI-Modell, bei dem ja Kovarianzterme in den Varianzberechnungen auftreten (SINGH 1967).

Die bei den späteren Untersuchungen benötigte Formulierung der Populationsvarianz als Polynom von p ergibt sich aus (23) zu:

$$\begin{aligned} V(P) &= -(4\lambda^2 + 16\mu^2)p^4 + (32\mu^2 + 8\lambda^2 + 32\mu\delta + 8\gamma\lambda)p^3 \\ &\quad - (6\lambda^2 + 24\mu^2 + 2\gamma^2 + 8\delta^2 + 48\mu\delta + 12\gamma\lambda)p^2 + \\ &\quad (16\mu\delta + 4\gamma\lambda + 2\lambda^2 + 8\delta^2 + 2\gamma^2 + 8\mu^2)p \end{aligned} \quad (24)$$

Weiter gilt: Die Varianz zwischen Genotypen (V_{ZG}) — d. h. die Varianz der mittleren phänotypischen Werte der Genotypen — ist gleich $V(F)$,

$$V_{ZG} = 2pq(\gamma + \lambda(q - p))^2 + (2pq\lambda)^2 = V(F) \quad (25)$$

und für die Varianz innerhalb der Genotypen (V_{IG}) erhält man:

$$V_{IG} = 4(2pq(\delta + \mu(q - p))^2 + (2pq\mu)^2) = 4V(W). \quad (26)$$

Für die Gesamtvarianz gilt also die Zerlegung:

$$V(P) = V_{ZG} + V_{IG} = V(F) + 4V(W) \quad (27)$$

Obwohl die genetischen Parameter (genotypische Werte) — die hier von der Populationsstruktur abhängen — nicht als phänotypische Leistung im Reinbestand definiert werden, erhält man durch die symmetrischen Beziehungen (8) diese einfachen und für die praktische Anwendung nützlichen Eigenschaften der verschiedenen Varianzanteile: Die genetische Varianz σ_G^2 ist gleich der Varianz zwischen den Genotypen (V_{ZG}), d. h. gleich der Varianz der phänotypischen Mittel der Genotypen. Die Konkurrenzvarianz σ_C^2 ist gleich der Varianz innerhalb der Genotypen (V_{IG}). Bei einer Varianzanalyse mit einer Zerlegung der Gesamtvarianz in V_{ZG} und V_{IG} ist also MQ_{ZG} ein erwartungstreuer Schätzwert für die genetische Varianz σ_G^2 .

Bei SAKAI und SINGH ist die Varianz der Genotypenmittel nicht gleich der genetischen Varianz, sondern V_{ZG} enthält dort neben der genetischen Varianz noch andere Varianz- und Kovarianzterme.

Von besonderem Interesse in den späteren Untersuchungen sind die folgenden Spezialfälle:

1) Wenn keine Konkurrenzeffekte existieren, d. h. für $\delta = \mu = B = 0$, ist:

$$V(P) = V(F) = 2pq(\gamma + \lambda(q - p))^2 + (2pq\lambda)^2 \quad (28)$$

2) Wenn in beiden Merkmalen — Konkurrenzfähigkeit und Konkurrenzwirkung — nur rein additive Genwirkung vorliegt, d. h. für $\lambda = \mu = 0$, folgt für die Gesamtvarianz:

$$V(P) = 2pq(\gamma^2 + 4\delta^2) \quad (29)$$

3) Wenn die Dominanzgrade in beiden Merkmalen gleich sind, d. h. $x = y, x \neq 0$, so gilt: $V(F) \cdot \delta^2 = V(W) \cdot \gamma^2$, und daraus erhält man für die Gesamtvarianz:

$$V(P) = \left(\left(\frac{\gamma}{\delta} \right)^2 + 1 \right) \cdot V_{IG} \quad (30)$$

Dieser Spezialfall gleicher Dominanzgrade in beiden Merkmalen ist für die weiteren Betrachtungen von großer Bedeutung, da er einem Teil der Untersuchungen über optimale Parzellengrößen und Phänotypenselektion zugrundeliegt (HÜHN 1970, Teile IV, V und VI).

e) Beziehungen zwischen genetischer- und Konkurrenzvarianz

Um die beiden möglichen Fälle $z > 0$ und $z < 0$ gemeinsam behandeln zu können, soll der Betrag $|z|$ einer Zahl z als Symbol benutzt werden. Er ist folgendermaßen definiert:

$$|z| = \begin{cases} z, & \text{falls } z \geq 0 \\ -z, & \text{falls } z < 0 \end{cases}$$

Zunächst werden zwei neue Größen κ_0 und κ_1 („Verzerrungsfaktoren“) eingeführt, die sich — besonders bei den späteren Betrachtungen (HÜHN 1970, Teil III) — als nützlich erweisen werden.

Setzt man

$$g_{uv} = uv(p^2 + q^2) - (u + v)(p - q) + 1 \quad (31)$$

so werden die beiden Faktoren folgendermaßen definiert:

$$\kappa_0 = + \sqrt{\frac{g_{yy}}{g_{xx}}} \text{ und } \kappa_1 = + \sqrt{\frac{g_{xy}}{g_{xx}}} \quad (32)$$

Im Fall $x = y$ gleicher Dominanzgrade in den beiden Merkmalen (und damit auch in dem interessierenden Spezialfall rein additiver Genwirkung $x = y = 0$) ist $\kappa_0 = \kappa_1 = 1$. κ_0 und κ_1 messen also die durch ungleiche Dominanzgrade hervorgerufenen Verzerrungen, wie auch die folgende Umformung von z. B. κ_0^2 zeigt:

$$\kappa_0^2 = 1 + (y - x) \cdot \frac{(x + y)(p^2 + q^2) - 2(p - q)}{(1 + x(q - p))^2 + 2pqx^2} \quad (33)$$

Für die Varianz zwischen Genotypen ($V_{ZG} = \sigma_G^2$) und die Varianz innerhalb Genotypen ($V_{IG} = \sigma_C^2$) gilt nach (25) und (26):

$$\begin{aligned} \sigma_G^2 &= 2pq(\gamma + \lambda(q - p))^2 + (2pq\lambda)^2 \\ \sigma_C^2 &= 4(2pq(\delta + \mu(q - p))^2 + (2pq\mu)^2) \end{aligned}$$

Nach Division dieser beiden Varianzen und einigen Umformungen erhält man die Beziehung:

$$|z| = 2\kappa_0 \sqrt{\frac{V_{ZG}}{V_{IG}}} = 2\kappa_0 \frac{\sigma_G}{\sigma_C} \quad (34)$$

bzw. im Spezialfall gleicher Dominanzgrade:

$$|z| = 2 \sqrt{\frac{V_{ZG}}{V_{IG}}} = 2 \frac{\sigma_G}{\sigma_C} \quad (35)$$

Die Formeln (34) bzw. (35) sind die exakte Formulierung für einen anschaulich klaren Sachverhalt: Je größer nämlich die Varianz zwischen den Genotypen ist (bei festen Konkurrenzparametern), d. h. je unähnlicher sich die Genotypen sind, um so größer ist $|z|$, d. h. um so weniger macht sich Konkurrenz als Störfaktor — etwa bei der Selektion — bemerkbar.

$|z|$ ist direkt proportional zu σ_G — mit dem Proportionalitätsfaktor $\frac{2\kappa_0}{\sigma_C}$ bzw. $\frac{2}{\sigma_C}$ im Falle gleicher Dominanzgrade in beiden Merkmalen.

Sowohl bei den Untersuchungen über die Phänotypenselektion (HÜHN 1970, Teile V und VI) als auch bei Fragen der optimalen Parzellengröße (HÜHN 1970, Teil IV) und der

Bestimmung des Korrelationsmusters eines Bestandes (HÜHN 1970, Teil III) spielt dieser Parameter z die entscheidende Rolle; er ist die geeignetste Größe zur Beschreibung der Konkurrenzigenschaften einer Population. So läßt sich das Korrelationsmuster eines Bestandes im allgemeinen Fall mit den vier Größen x, y, z und p beschreiben; doch bei gleichen Dominanzgraden in den beiden Merkmalen — und damit auch im Falle rein additiver Genwirkung — reicht dazu sogar nur ein einziger Parameter — nämlich $z = \gamma : \delta$ — aus (HÜHN 1970, Teil III). Kleine $|z|$ -werte bedeuten große Konkurrenzvarianz und je größer $|z|$ ist, um so mehr überwiegen die genetischen Effekte gegenüber denen aus Konkurrenz.

Die vorher abgeleitete Formel (34) gibt nun eine anschauliche Deutung dieses wichtigen Parameters z : z hängt allein vom Verhältnis der genetischen zur Konkurrenzvarianz ab und $\frac{|z|}{2\kappa_0}$ ist gleich dem Quotienten aus den beiden Standardabweichungen von G und C .

Bei Versuchen mit identifizierbaren Genotypen (oder auch bei Mischungsversuchen mit unterscheidbaren Sorten) liefern diese Formeln (34) bzw. (35) eine Möglichkeit, auf einfache Art und Weise den Parameter z zu bestimmen.

Aus Formel (34) folgt weiter:

$$\text{Wenn } \frac{|z|}{2} < \kappa_0, \text{ dann ist } V_{ZG} < V_{IG} \quad (36)$$

$$\begin{aligned} \text{D. h.} \quad & \text{Für } |z| < 2\kappa_0 \text{ ist } \sigma_G^2 < \sigma_C^2 \\ & \text{Für } |z| = 2\kappa_0 \text{ ist } \sigma_G^2 = \sigma_C^2 \\ & \text{Für } |z| > 2\kappa_0 \text{ ist } \sigma_G^2 > \sigma_C^2 \end{aligned} \quad (37)$$

Die Konkurrenzvarianz einer Population ist also größer als die genetische Varianz, wenn $|z| < 2\kappa_0$ (bzw. $|z| < 2$ im Spezialfall gleicher Dominanzgrade in beiden Merkmalen). Für $|z| > 2\kappa_0$ (bzw. $|z| > 2$ bei $x = y$) ist die genetische Varianz größer als die Varianz aus Konkurrenz.

Mit Hilfe des Parameters z , der sich auch aus den phänotypischen Korrelationen zwischen Nachbarn einfach schätzen läßt (Siehe: HÜHN 1970, Teil III), kommt man wegen der Formeln (37) zu einfachen Aussagen über die Größenverhältnisse zwischen genetischer- und Konkurrenzvarianz und damit auch zu einfachen Aussagen über die Heritabilität (Siehe hierzu: Folgender Abschnitt f).

f) Konkurrenz und Heritabilität

In Versuchen der Pflanzenzüchtung — dabei aber ganz besonders beim Arbeiten mit Fremdbefruchtern — ist Konkurrenzvarianz praktisch gleich Fehlervarianz zu setzen, denn Konkurrenz verschleiert die genetisch bedingten Leistungsdifferenzen zwischen Pflanzen und erschwert so die Einschätzung des Zuchtwertes der auszuwählenden besten Pflanzen. Bei der Voraussage des Zuchterfolgs, beim Vergleich verschiedener Züchtungsverfahren usw. tritt also Konkurrenz — und besonders Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen — als Fehlerursache in Erscheinung, die man bisher in nur sehr unbefriedigender Weise einschätzen und isolieren kann: Über den Erfolg etwa bei der Plusbaumauswahl in der Forstpflanzenzüchtung entscheidet die Heritabilität; Nichtberücksichtigung von Konkurrenzeffekten führt zur überhöhten Schätzung der genetischen Varianz und damit auch zu einer überhöhten Schätzung der Heritabilität. Durch Kenntnis der Konkurrenzvarianzen — oder wenigstens ihrer Größenordnung — könnte man die Ergebnisse dementsprechend korrigieren, und man käme bei den verschiedenen Züchtungsverfahren sicherlich zu höheren Selektionsgewinnen.

Die Heritabilität im weiteren Sinn ($\sigma_G^2 : V(P)$) sei mit h_w^2 , die Heritabilität im engeren Sinn (Verhältnis von additiver genetischer Varianz zur Gesamtvarianz) mit h_e^2 bezeichnet. Für h_w^2 kann man unter Benutzung der in Abschnitt d) abgeleiteten Beziehungen einen einfachen Ausdruck herleiten:

$$\begin{aligned} h_w^2 &= \frac{\sigma_G^2}{V(P)} = 1 - \frac{V_{IG}}{V(P)} = 1 - \frac{1}{1 + \frac{V_{ZG}}{V_{IG}}} \\ &= 1 - \frac{1}{1 + \left(\frac{z}{2x_0}\right)^2} \quad (\text{wegen Formel (34)}) \\ &= \frac{1}{1 + \left(\frac{2x_0}{z}\right)^2} \end{aligned} \quad (38)$$

Im Spezialfall gleicher Dominanzgrade ist $x_0 = 1$, und man erhält:

$$h_w^2 = \frac{1}{1 + \left(\frac{2}{z}\right)^2} \quad (39)$$

(Siehe hierzu: Abbildung 2).

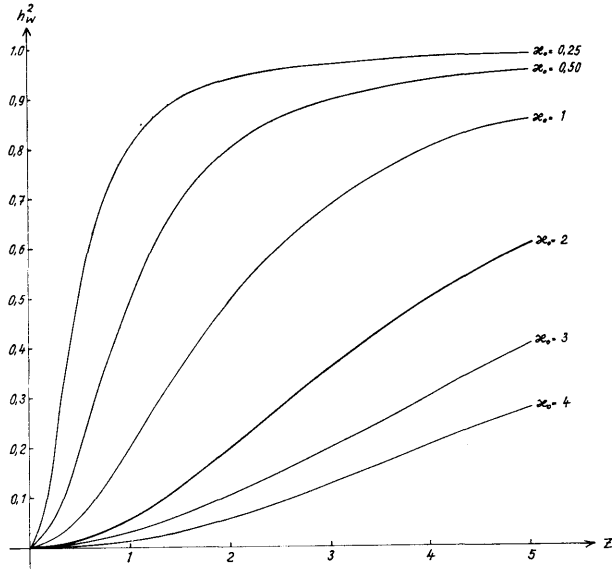


Abb. 2. — Abhängigkeit der Heritabilität von z für verschiedene x_0 -Werte.

Aus Abbildung 2 sieht man, daß (z. B. im Fall $x = y$) für das z -Intervall $0 < |z| \leq 1$, d. h. für den Bereich großer Konkurrenzvarianz, Heritabilitäten von höchstens 0,2 möglich sind und daß erst ab $|z| = 2$ Heritabilitäten größer als 0,5 auftreten.

Zur Bestimmung der Verzerrungen bei experimentellen Heritabilitätsschätzungen ohne Berücksichtigung der Konkurrenz nehmen wir jetzt an, daß die Population neben der bisher betrachteten genetischen Varianz σ_G^2 und Konkurrenzvarianz σ_C^2 auch eine Umweltvarianz σ_E^2 besitzt, die auf Bodenheterogenität usw. zurückzuführen ist.

Die genaue Definition von h_w^2 ist dann:

$$h_w^2 = \frac{2pq(\gamma + \lambda(q-p))^2 + (2pq\lambda)^2}{\sigma_G^2 + \sigma_C^2 + \sigma_E^2} \quad (40)$$

Setzt man $\sigma_E^2 : \sigma_G^2 = \alpha$, so folgt aus (40):

$$h_w^2 = \frac{1}{1 + \left(\frac{2x_0}{z}\right)^2} + \alpha \quad (41)$$

Ohne Berücksichtigung der Konkurrenz werden für h_w^2 aber experimentell die folgenden Werte $(h_w^2)^*$ gemessen:

$$(h_w^2)^* = \frac{\sigma_G^2 + \sigma_C^2}{V(P)} = h_w^2 + \frac{\sigma_C^2}{V(P)} \quad (42)$$

Aus (34) und (42) erhält man nun:

$$(h_w^2)^* = h_w^2 \left(1 + \frac{4x_0^2}{z^2}\right) \quad (43)$$

Die experimentell bestimmte Heritabilität $(h_w^2)^*$ wird also bei Nichtberücksichtigung von Konkurrenzeffekten immer zu hoch geschätzt, da stets $\frac{\sigma_C^2}{V(P)} > 0$ ist. Diese Fehlschätzung Δh^2 ist um so kleiner je größer $|z|$ ist und wächst mit abnehmendem $|z|$, d. h. mit zunehmenden Konkurrenzeffekten. (Für die Heritabilität im engeren Sinn erhält man dasselbe: Auch sie wird bei Nichtberücksichtigung der Konkurrenz stets überschätzt.)

Für Δh^2 gilt:

$$\Delta h^2 = (h_w^2)^* - h_w^2 = \frac{\sigma_C^2}{V(P)} \quad (44)$$

Dieser Term $c^2 = \frac{\sigma_C^2}{V(P)} = \Delta h^2$ ist SAKAI's "index of competitive stress", der also die Größe der Fehlschätzung bei Heritabilitätsbestimmungen angibt.

Als Formel erhält man dafür aus (43) und (38):

$$c^2 = \frac{1}{1 + \left(\frac{z}{2x_0}\right)^2} \text{ bzw. } \frac{1}{1 + \left(\frac{z}{2}\right)^2} \text{ falls } x = y \quad (45)$$

Diese Beziehungen erlauben also eine quantitative Bestimmung der Verzerrungen bei Heritabilitätsschätzungen.

g) Extremwerte der verschiedenen Varianzen

Als Extremwerte der Konkurrenzvarianz

$$\sigma_C^2 = 4(2pq(\delta + \mu(q-p))^2 + (2pq\mu)^2)$$

bei variablem μ und festen anderen Parametern findet man

aus $\frac{\partial \sigma_C^2}{\partial \mu} = 0$ die Beziehung:

$$\mu(p^2 + q^2) = (p - q) \cdot \delta$$

und damit:

$$\frac{\mu}{\delta} = y_{\min} = \frac{p - q}{p^2 + q^2} \quad (46)$$

D. h.: Bei variablem μ und festen Parametern γ, λ, δ und p liegen die Minima der Konkurrenzvarianz — wegen $|y_{\min}| < 1$ für alle p — immer im „normalen Dominanzbereich“ und diese y_{\min} -Werte hängen nach (46) nur von den Genhäufigkeiten ab. Genau dieselben Überlegungen und Ergebnisse gelten für die Extrema der genetischen Varianz bei Abhängigkeit von λ und festen anderen Parametern.

Man erhält auch hier:

$$x_{\min} = \frac{p - q}{p^2 + q^2} \quad (47)$$

Für die Größe der beiden Varianzen an diesen Extremstellen folgt nach Einsetzen von (46) bzw. (47) in die Varianzformeln:

$$(\sigma_C^2)_{\min} = \frac{4 \cdot (2pq)^2}{p^2 + q^2} \cdot \delta^2 \quad (48)$$

und für die genetische Varianz:

$$(\sigma_G^2)_{\min} = \frac{(2pq)^2}{p^2 + q^2} \cdot \gamma^2 \quad (49)$$

Gilt (46) und (47) gleichzeitig, so erhält man für die Gesamtvarianz in der Population die Formel:

$$V(P) = \frac{(2pq)^2}{p^2 + q^2} (\gamma^2 + 4\delta^2) \quad (50)$$

Bei variablem δ und festen anderen Parametern findet man die Minima der Konkurrenzvarianz aus:

$$\frac{\partial \sigma_C^2}{\partial \delta} = 8pq \cdot 2(\gamma + \mu(q - p)) = 0 \text{ zu:}$$

$$\delta = 0 \text{ für } p = q \text{ und} \quad (51)$$

$$y_{\min} = \frac{1}{p - q} \text{ für } p \neq q$$

Die Varianz an diesen Minimalstellen besteht nur aus Dominanzvarianz, da für $y_{\min} = \frac{1}{p - q}$ die additiv-genetische Varianz gleich Null wird:

$$(\sigma_C^2)_{\min} = \left(\frac{4pq}{p - q} \right)^2 \cdot \delta^2 \text{ für } p \neq q \quad (52)$$

Völlig analoge Ergebnisse erhält man für $\sigma_G^2 = \sigma_G^2(\gamma)$:

Die Bedingung für minimale genetische Varianz ist:

$$\gamma = 0 \text{ für } p = q \text{ und } x_{\min} = \frac{1}{p - q} \text{ für } p \neq q.$$

$$(\sigma_G^2)_{\min} = \left(\frac{2pq}{p - q} \right)^2 \cdot \gamma^2 \text{ für } p \neq q. \quad (53)$$

Gilt (52) und (53) gleichzeitig, so erhält man für die Gesamtvarianz der Population:

$$V(P) = \left(\frac{2pq}{p - q} \right)^2 \cdot (\gamma^2 + 4\delta^2) \text{ für } p \neq q \quad (54)$$

Der in diesem Zusammenhang mit Varianzextremwerten am meisten interessierende Fall ist der von maximaler Konkurrenzvarianz in Abhängigkeit von p .

Diese Tatsache ist aus vielerlei Hinsicht von großer Bedeutung: z. B. ist die Verzerrung Δh^2 bei Heritabilitätschätzungen ohne Berücksichtigung der Konkurrenz nach (44) proportional zu σ_C^2 . Man wird also versuchen, σ_C^2 möglichst klein zu halten. Bei vorliegender Population, d. h. bei festliegenden genetischen- und Konkurrenz-Parametern, ist dieses nur möglich durch geeignete Wahl von p , denn p ist die einzige variierbare Größe.

Auch diese Frage gewinnt natürlich eine besondere Bedeutung bei der Untersuchung von Mischungsversuchen, da man dabei die Mischungsverhältnisse (bis auf die Bedingung $p + q = 1$) in der Hand hat.

Absolute Minima der Konkurrenzvarianz gibt es nur in den beiden trivialen Fällen $p = 0$ oder $q = 0$; denn dann existiert nur noch ein einziger Genotyp und gemäß unserem Untersuchungsmodell ist die Konkurrenzvarianz dann gleich Null.

Man muß also nach den Maxima der Konkurrenzvarianz fragen, d. h. man muß feststellen, welche Mischungsverhältnisse man vermeiden muß, weil sie eine maximale Konkurrenzvarianz zur Folge haben.

Zur Klärung dieser Frage muß man die Nullstellen der 1. Ableitung der Konkurrenzvarianz nach p suchen.

$$\text{Aus } \frac{\partial \sigma_C^2}{\partial p} = 0 \text{ und } \sigma_C^2 = 4(2pq(\delta + \mu(q - p))^2 + (2pq\mu)^2)$$

erhält man nach einigen Umformungen eine kubische Gleichung für p_{\max} :

$$p_{\max}^3 - \frac{3(y + 1)}{2y} p_{\max}^2 + \frac{3y^2 + 6y + 1}{4y^2} p_{\max} - \frac{(y + 1)^2}{8y^2} = 0 \quad (55)$$

Die Lösungen dieser Gleichung, die im Intervall $0 < p < 1$ liegen, sind in Abbildung 3 graphisch dargestellt; dort ist

zu jedem y die Genhäufigkeit p_{\max} mit maximaler Konkurrenzvarianz aufgetragen.

Im Bereich „normaler Dominanz“ $0 \leq y < 1$ hängt p_{\max} fast linear von y ab, und es läßt sich für diesen Bereich folgende Näherung angeben:

$$p_{\max} = -0,2y + 0,5 \quad (56)$$

Um für diesen Dominanzbereich eine näherungsweise Schätzung der Konkurrenzvarianz zu erhalten, kann man diesen Ausdruck (56) in die allgemeine σ_C^2 -Formel einsetzen, und es folgt:

$$\frac{\sigma_C^2}{\delta^2} = 2 + 2,28y^2 - 0,256y^4 - 0,026y^6 \quad (57)$$

Wegen $y < 1$ gilt in erster Näherung:

$$0,256y^4 \approx 0,026y^6 \approx 0,$$

und man erhält:

$$\sigma_C^2 = 2\delta^2 + 2,28\mu^2 \quad (58)$$

Die vorhergehenden Überlegungen zeigen, daß man bei der Versuchsplanung — z. B. von Mischungsversuchen — durch Beachten einiger der in den letzten Abschnitten abgeleiteten Grundtatsachen die aus Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen entstehenden Verzerrungen vermindern und einschätzen kann.

h) Beschreibung der Simulationsuntersuchungen

Alle theoretischen Ableitungen und Ergebnisse sämtlicher Konkurrenzuntersuchungen (HÜHN 1969 Teil I, 1970 Teile II—VI) wurden mit Hilfe von Simulationsstudien überprüft und teilweise erweitert. Die Anwendung von Simulationsmethoden bei komplexen Fragestellungen, die theoretisch nicht oder nur unter vereinfachenden Annah-

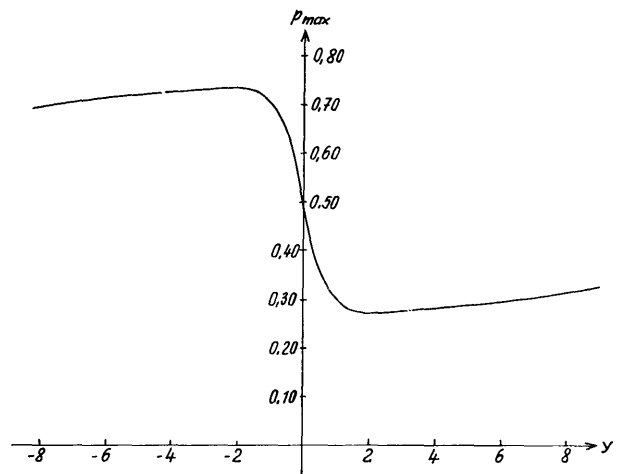


Abb. 3. — Genhäufigkeiten p_{\max} für maximale Konkurrenzvarianz bei vorgegebenem Konkurrenzwirkungs-Dominanzgrad y .

men zu untersuchen sind, stellt zwar einen Notbehelf dar (denn tiefere und elegantere Einblicke in die Zusammenhänge vermittelt natürlich die exakte theoretische Lösung), doch liefern solche Simulationsstudien oft realistischere Ergebnisse und Ansatzpunkte für exakte theoretische Untersuchungen. Sie stehen also oft am Anfang solcher Untersuchungen. So auch hier.

Da alle wesentlichen Folgerungen auch aus unseren theoretischen Ansätzen abgeleitet werden konnten, wird auf eine Wiedergabe dieser Simulationsstudien hier verzichtet. Es soll nur kurz die Simulationsmethode beschrieben werden: Zunächst erzeugt man — mit Hilfe von Zufallszahlen — eine Modellpopulation bestehend aus den Genotypen

AA, Aa und aa mit den Häufigkeiten p^2 , $2pq$ und q^2 . Die Genotypen werden gemäß den Häufigkeiten zufallsmäßig auf die Pflanzplätze verteilt. (Die Zufälligkeit der so hergestellten Modellpopulation kann man mittels χ^2 -Test überprüfen.)

Die Größe der Modellpopulation bestimmt sich aus den Notwendigkeiten der nachfolgenden Stichprobenentnahme: In unserem Fall ging es in erster Linie um die Untersuchung von Korrelationskoeffizienten (HÜHN 1970, Teil III). Die für Tests über Korrelationskoeffizienten notwendigen Approximationsformeln sind ungefähr dann genügend genau, wenn mindestens fünfzig Wertepaare in die Berechnung eingehen. Um fünfzig voneinander unabhängige „Baumpaare“ als Stichprobe (systematic sampling) zur Berechnung des Korrelationskoeffizienten zwischen direkten Nachbarn entnehmen zu können, muß die Population mindestens die Größe 36×36 haben. Alle durchgeführten Untersuchungen beziehen sich dann auf den 34×34 Kern dieser Zufallsmatrix.

In die Untersuchungen gehen die fünf voneinander unabhängigen Parameter γ , λ , δ , μ und p ein.

Nach Erzeugung der Zufallsmatrix werden — bei vorgegebenen numerischen Werten für γ , λ , δ und μ — die phänotypischen Werte der „Pflanzen“ gemäß dem Untersuchungsmodell (20) berechnet. Damit hat man für das Wertetupel $(\gamma, \lambda, \delta, \mu, p)$ eine Modellpopulation hergestellt, an der man nun alle interessierenden Untersuchungen ausführen kann. Man hat also „Bestände“ bestimmter Eigenschaften im Computer nachgebildet. Indem man nun die fünf Parameter unabhängig voneinander beliebig variiert, kann man alle interessierenden Beziehungen und Abhängigkeiten untersuchen.

Um Zufallseffekte nach Möglichkeit auszuschließen, wurden für jede Parameterkombination zehn unabhängige Wiederholungen gerechnet, d. h. für jede Parameterkombination wurden zehn Zufallsmatrizen erzeugt und berechnet.

Zusammenfassung

In den ersten vier Abschnitten dieser Arbeit werden zunächst die benutzten Parameter und das Modell, das allen Konkurrenzuntersuchungen der Reihe: „Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen“ zugrundeliegt, definiert, eingehend beschrieben und diskutiert.

Nach Berechnung der verschiedenen Mittelwerte und Varianzen folgen mit Hilfe dieser Ergebnisse einige äquivalente Definitionen der Parameter zur Anwendung bei deren experimenteller Bestimmung. — Diese ersten vier Abschnitte enthalten also nicht so sehr neue wissenschaftliche Ergebnisse als die Voraussetzungen, Definitionen und Grundlagen aller Konkurrenzuntersuchungen dieser Reihe.

In Abschnitt e) folgen dann einige Relationen und Größenbeziehungen (Ungleichungen) zwischen der genetischen und der Konkurrenzvarianz. Danach werden 1) der Einfluß von Konkurrenzeffekten auf die Größe der Heritabilität und 2) die möglichen Verzerrungen infolge Nichtberücksichtigung von Konkurrenz bei Heritabilitätsschätzungen quantitativ untersucht. Für die Heritabilität und diese Verzerrungen werden explizite Formeln angegeben.

Die in Abschnitt g) betrachteten Extrema der verschiedenen Varianzen (als Funktion von jeweils einem Parameter bei festgehaltenen anderen Parametern) interessieren — speziell für die Anwendung auf Versuche mit identifizierbaren Genotypen und Mischungsversuche — am meisten im Fall der Abhängigkeit von der Genhäufigkeit p (Mischungsverhältnis). Die p -Werte, die eine maximale Konkurrenzvarianz zur Folge haben (bei festen genetischen- und Konkurrenzparametern), erhält man als Lösungen ei-

ner kubischen Gleichung; diese Lösungen werden angegeben — zusammen mit einer nützlichen Approximationsformel für diese maximale Konkurrenzvarianz.

Alle theoretischen Ableitungen und Ergebnisse sämtlicher Arbeiten dieser Reihe wurden mittels Simulationsstudien überprüft und teilweise erweitert. In der vorliegenden Arbeit wird abschließend eine kurze Beschreibung der angewendeten Simulationsmethode gegeben.

Summary

Title of the paper: *Studies on competition between various genotypes in plant stands. II. Description of a competition-model and derivation of some relations about competition-variances and heritabilities.*

The model and parameters (to be used in all investigations on competition of this series: "Studies on competition between various genotypes in plant stands") are defined and discussed in the first four sections of this paper.

After computing the various means and variances there follow — with the aid of these results — some equivalent definitions of the parameters. These definitions are useful in an experimental determination of these parameters. Therefore these four sections contain not so much new scientific results, but definitions, assumptions and foundations of all studies on competition of this series.

In section e) some equations and inequalities between the genetic variance and the competition variance are derived (formulas 34—37).

After this, the influence of competitive effects on the magnitude of heritabilities and the possible bias caused by non-consideration of competition in estimating heritabilities are investigated quantitatively. For the heritability and the bias explicit formulas are given (formulas 38—45).

The extreme values of the various variances (as functions of each of the five parameters with others fixed), which are considered in section g, are of most interest — especially in the case of applications with identifiable genotypes or with mixtures — in the case of one of the parameters, namely the genefrequency p (proportions in the mixture). The p -values, which results in a maximal competition variance (with fixed genetic and competition parameters) are solutions of a cubic equation. These solutions are given with a useful application for an approximation of this maximal competition variance. All theoretical investigations and results of all papers of this series were proved and partially extended by simulation studies. Finally, in the present paper, a short description of the simulation method used is given.

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. — HEIGASON, S. B., and CHEBIB, F. S.: A mathematical interpretation of interplant competition effects. Stat. Gen. and Plant Breed., Nat. Ac. Sci. — Nat. Res. Council. Publ. 982, 535—545, 1963. — HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen, I. Modifikation der Methode von Sakai zur Schätzung der genetischen-, Umwelt- und Konkurrenzvarianz einer Population. Silvae Genetica 18, 186—192 (1969). — HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen. Teile III, IV, V und VI, Silvae Genetica (im Druck) 1970. — KNAPP, E.: Experimentelle Soziologie und gegenseitige Beeinflussung der Pflanzen. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 1967. — RIVES, M.: L'hétérogénéité des champs d'expérience. Biometrische Zeitschrift, 11, Heft 2, 113—122, 1969. — SAKAI, K. I.: Studies on competition in plants. I. Analysis of the competition variance in plant populations. Jap. J. Bot. 14, 161—168, 1953. — SAKAI, K. I.: Competition in plants and its relation to selection. Cold Spring Harb. Symp. 20, 137—157, 1955. — SAKAI, K. I.: Studies on competition in plants. VII. Effect on competition of a varying number of competing and noncompeting individuals. J. Gen. 55, 227—234, 1957. — SAKAI, K. I.: Competitive ability in plants and some related problems. In: Mechanisms in biological competition. Symp. Soc. Exp. Biol. 15, 245—263, 1961. — SAKAI, K. I.

and HATAKEYAMA, S.: Estimation of genetic parameters in forest trees without raising progenies. *Silvae Genetica* 12, 152—157, 1963. — 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.: Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen, I. Ein Modell für Konkurrenz zwischen Genotypen. *Silvae Genetica* 14, 87—91, 1965. — STERN, K.: Einige Beiträge genetischer Forschung zum Problem der Konkurrenz in Pflanzenbeständen (Im Druck), 1969. — WRIGHT, J. W., and FREELAND, F. D.: Plot size and experimental efficiency in forest genetic research. *Michigan Agric. Exp. Stat., Techn. Bull.* 280, 1960.

Multivariate Analysis of the English Elm Population

By J. N. R. JEFFERS¹⁾ and R. H. RICHENS²⁾

(Received for publication January 6, 1969)

In view of the known complexity of the variation of the elm in England and the embarrassment this has caused to those rash enough to attempt to describe it and delimit taxa, it was considered that this population would provide useful experimental material for multivariate analysis. Also, extensive biometrical data were already available, much of it having been used in the series of studies on local English populations of elm published by RICHENS (1959, 1961 a, 1961 b, 1965, 1967).

Material and Methods

The material used was a collection of 1131 samples, representing almost the whole of the range in variation of the genus in England. More material would probably have been advisable in two cases, namely, the elm population of Cornwall and that of the upper Witham Valley, Lincolnshire. From a geographical point of view, most English counties were represented but the part of England most adequately sampled was the south-east. Material was collected from almost every parish in Bedfordshire, Essex, Hertfordshire, Huntingdonshire, Holland (Lincolnshire), Isle of Ely, and from extensive areas in Kent and Suffolk. Since there may have been a slight divergence in sampling technique, the data on the elms of southern Cambridgeshire (RICHENS, 1958) were not used; all the types of elm in this area, however, are believed to be represented by samples from the adjoining counties. It is in these counties that the very variable species *U. minor* MILL., till recently usually referred to as *U. carpinifolia* GLED., and its hybrids with *U. glabra* HUDS. mostly occur. It is likely that none of the types of elm significantly contributing to the English landscape have been overlooked.

Each collection comes from a single tree from which five typical subdistal leaves from dwarf shoots on stout branches were collected. These were each measured for the following characters: absolute length of the longer side of the lamina (AL); relative breadth (RB), the ratio maximum absolute lamina breadth/absolute lamina length; relative petiole length (RP), the ratio absolute petiole length/absolute lamina length; relative asymmetry (RA), absolute distance between the lowest points of the lamina on each side/absolute lamina length; number of secondary teeth (TN); breadth of primary teeth at shoulder of leaf (TB); tooth length (TL); and tooth depth (TD). The last three measurements are illustrated by RICHENS (1958).

It will be convenient to express measurements of these characters in two ways; firstly, the original recordings, in which case the character abbreviations will be given in Roman type as above, and secondly, as in the papers already published, converted to a scale 0—9 (occasionally transcended) based on range, in which case, the character abbreviations will be in italics. The range and size of the units of these scales are as follows: —

<i>L</i>	30—80 mm.	1 unit being 5 mm.
<i>RB</i>	0.40—0.90	1 unit being 0.05
<i>RP</i>	0.00—0.20	1 unit being 0.02
<i>RA</i>	0.00—0.20	1 unit being 0.02
<i>TN</i>	50—150	1 unit being 10
<i>TB</i>	3—8 mm.	1 unit being 0.5 mm.
<i>TL</i>	3—8 mm.	1 unit being 0.5 mm.
<i>TD</i>	0—5 mm.	1 unit being 0.5 mm.

The use of ratios as data for analysis was regarded as unsatisfactory by one of us (J.N.R.J.), and for this reason, RB, RP and RA were converted back to the respective linear measurements absolute breadth (AB), absolute petiole length (AP), and absolute asymmetry (AA) for purposes of computation.

Before dealing with the data for the whole of England, initial trials were made for the data concerning Bedfordshire (RICHENS, 1961 b). Two methods of multivariate analysis were applied, principal-component analysis and canonical analysis. Both of these methods are described in detail by SEAL (1964). In the first case, means for each character were computed for each sample, and principal components were derived in three ways using:

1. linear measurements converted back from ratios, i. e. *L*, *AB*, *AP*, *AA*, *TN*, *TB*, *TL*, *TD*;
2. the data as recorded, i. e. *L*, *RB*, *RP*, *RA*, *TN*, *TB*, *TL*, *TD*; and
3. as 1. but transformed to logarithms.

Of the three approaches, none appeared to offer any advantage over the first and simplest, and this was, therefore, used in subsequent studies both of the separate counties and of the data for the whole country.

The Bedfordshire data (1.) above were also used for a canonical analysis. This method of analysis did not seem to provide as satisfactory a concordance with previously derived taxonomic conclusions as the principal-component analysis and was, therefore, not used subsequently. It was noted that the canonical variates seemed to be dominated by tooth size.

The principal-component analysis is based on the character means per sample, their standard deviations and the

¹⁾ Merlewood Research Station, Grange-Over-Sands, Lancashire.

²⁾ Commonwealth Bureau of Plant Breeding and Genetics, Cambridge.