

is found that the heterogeneity coefficient must not be close to unity and that adequate estimation procedures, such as an iterative least-squares, must be used.

### Literature Cited

- ARMITAGE, F. B., and BURROWS, P. M.: Preliminary heritability estimates for *Pinus patula* in Rhodesia. Rhodesia Zambia Malawi J. Agr. Res. 4: 111–117 (1966). — CONKLE, M. T.: The determination of experimental plot size and shape based on the variation of tree heights and diameters in plantation grown loblolly (*Pinus taeda* L.) and slash (*Pinus elliottii* ENGELM. pine. M. S. Thesis. North Carolina State Univ. Raleigh, 78 pp. (1962). — ELSTON, R. C., and GRIZZLE, J. E.: Estimation of time-response curves and their confidence bands. Biometrics 18: 148–159 (1962). — HARTLEY, H. O.: The modified Gauss-Newton method for the fitting of nonlinear regression functions by least squares. Technometrics 3: 269–280 (1961). — NAMKOONG, G., and MILLER, D. L.: Estimation of non-linear parameters for a non-asymptotic function. Biometrics 24: 439–440 (1968). — SAKAI, K., and HATAKEYAMA, S.: Estimation of genetic Parameters in forest trees without raising progeny. Silvae Genetica 12: 152–157 (1963). — SAKAI, K., and MUKAIDE, H.: Estimation of genetic, environmental, and competitive variances in standing forests. Silvae Genetica 16: 149–152 (1967). — SHRIKHANDE, V. J.: Some considerations in designing experiments on coconut trees. J. Ind. Soc. Agr. Stat. 9: 82–99 (1957). — SMITH, H. F.: An empirical law describing heterogeneity in the yield of agricultural crops. J. Agr. Sci. 28: 1–23 (1938). — SQUILLACE, A. E., and BENGTON, G. W.: Inheritance of gum yield and other characteristics of slash pine. Sixth South. Forest Tree Impr. Conf. Proc. 1961: 85–96 (1961). — STEVENS, W. L.: Asymptotic regression. Biometrics 7: 247–267 (1951).

## Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen

### III. Das Korrelationsmuster eines Bestandes

Von M. HÜHN\*)

#### A) Einleitung

Daß die gegenseitige Beeinflussung verschiedener Individuen, die als Nachbarn im Bestand aufwachsen, eine große biologische Rolle spielt und das Aussehen von Pflanzenbeständen mitbestimmt, ist seit langem aus vielen experimentellen Untersuchungen bekannt.

Statistische Maßzahlen zur Beschreibung von Abhängigkeiten zwischen Zufallsgrößen sind z. B. Korrelationskoeffizienten. Es ist daher nicht zu verwundern, daß eine in der Literatur häufig angewandte Methode, Maßzahlen zur quantitativen Untersuchung und Einschätzung von Konkurrenzeffekten in Pflanzenbeständen zu erhalten in der Schätzung der Korrelationen zwischen Nachbarn besteht. Man hat versucht, diese Komponente der phänotypischen Varianz aus der phänotypischen Korrelation zwischen einer Pflanze und ihren umgebenden Nachbarn zu schätzen. Diese Korrelationen erweisen sich meist als negativ, d. h. kleinere Pflanzen stehen meist neben größeren und umgekehrt (STERN 1966, SAKAI, HAYASHI und MUKAIDE 1966, KENNELL 1966, SAKAI und MUKAIDE 1967, LICHTER 1967, MEAD 1967, LICHTER 1968, SAKAI, MUKAIDE und TOMITA 1968, STERN 1968).

Diese Verfahren wurden in der letzten Zeit nach vielen Seiten hin verfeinert: z. B. arbeitet man nicht direkt mit der Korrelation, sondern man nimmt die Differenz zwischen dem Phänotyp der Zentralpflanze und der gewogenen Summe der Erträge ihrer Nachbarn. Dadurch gelingt es sicher, etwas die positiven Bodenkorrelationen auszuschalten, die zwischen Nachbarn in Pflanzenbeständen immer existieren, da sie ja ähnliche Bodenverhältnisse gemeinsam haben: Betrachtet man z. B. hexagonale Anordnungen der konkurrierenden Nachbarn, ist  $m$  das Gesamtmittel,  $y_i'$  der phänotypische Wert der Zentralpflanze, und macht man für die  $y_i' = y_i - m$  die Annahme, daß die

$$e_i = y_i' - \lambda \sum_{j(i)} y_j' \quad (1)$$

eine  $N(0, \sigma^2)$ -Verteilung haben (dabei läuft die Summation  $j(i)$  über die Nachbarn von  $i$ ), so kann man den Konkurrenzparameter  $\lambda$  mit der Maximum-Likelihood-Methode schätzen. Durch Heranziehung von Monte Carlo Metho-

den ist es möglich, die Verteilung von 1 für die verschiedenen geometrischen Nachbarschaftsmuster zu bestimmen und theoretisch zu untersuchen; ebenso den Einfluß von Schiefe und Exzeß der Ausgangsverteilung auf diese 1-Verteilung. Durch Einführung verschiedener Konkurrenzkoefizienten  $\lambda_i$  kann man dieses Modell auf den Fall der Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen erweitern. Doch liegen über diese Verallgemeinerung des Modells von MEAD (1967) noch kaum Untersuchungen vor.

Diese experimentell meßbaren phänotypischen Korrelationen sind jedoch kein genaues Maß für die Effekte, die durch Konkurrenz zwischen verschiedenen benachbarten Genotypen entstehen, da sie ja stets ein Bruttoresultat aus vielen wirkenden Korrelationsursachen sind. Die den Pflanzenzüchter und Genetiker interessierenden Größen können also auf diesem Wege nicht — oder nur sehr ungenau — ermittelt werden, und es bleibt bei allen bisher angewandten biometrischen Methoden ein breiter Raum für subjektive Interpretationen.

Man weiß z. B., daß Dichtstandsbedingungen die Einheitlichkeit von Populationen ganz entscheidend mitbeeinflussen können: „So hat man z. B. festgestellt, daß mit zunehmendem Dichtstand des Pflanzenbestandes der Bestand insgesamt einheitlicher wurde, daß man also die größten Unterschiede zwischen den Pflanzen fand, wenn man sie ohne Konkurrenz aufwachsen ließ. Konkurrenz muß also nicht immer zum Beherrschenden und Unterdrücken führen, sondern kann durchaus ein intermediäres Resultat bringen: Insgesamt wird der Bestand einheitlicher, aber trotzdem existieren innerhalb des Bestandes die genannten negativen Korrelationen“ (STERN 1968).

Wenn diese phänotypischen Korrelationen auch keine genauen Aufschlüsse über bestehende Konkurrenzeffekte geben, so können sie doch als Parameter für die Beschreibung von Pflanzenbeständen dienen, die ja nicht einfach als Summe ihrer Mitglieder aufzufassen sind, sondern durch diese gegenseitigen Abhängigkeiten wesentlich mitbestimmt werden. Will man einen solchen Pflanzenbestand mit statistischen Maßzahlen beschreiben, so braucht man nach STERN (1966) mindestens die folgenden Statistiken:

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

- 1) Mittelwert des konkurrenzbeeinflußten Merkmals
- 2) Streuung und andere die Verteilung beschreibende Statistiken
- 3) Die Individuenzahl je Flächeneinheit
- 4) Das Verteilungsmuster der Individuen
- 5) Korrelationen zwischen Nachbarn
  - a) positive: Boden  
Dichtstandsvariation
  - b) negative: Konkurrenz zwischen Nachbarn.

Das von STERN angewandte Verfahren der Interklasskorrelation zur Untersuchung von Konkurrenzerscheinungen in Waldbeständen brachte folgende Ergebnisse: Zwischen der Stammgrundfläche der Bäume und der mit dem Abstand gewogenen Summe der Grundflächen der Nachbarn besteht eine negative Korrelation, die mit dem Alter zunimmt; sie ist anfangs geringer und nimmt langsam zu in nichtdurchforsteten Beständen.

Eine korrekte Deutung dieser Korrelationen und die Einschätzung des Konkurrenzanteils an der phänotypischen Varianz ist aber auf diese Weise nicht möglich.

Diesem biometrischen Verfahren ist für manche Zwecke — z. B. die Herleitung der optimalen Teilstückgröße in Feldversuchen — die Untersuchung von Konkurrenzvarianzen mittels Intraklasskorrelationen vorzuziehen, da sich dabei die negative Korrelation benachbarter Bäume besser widerspiegeln muß. Dasselbe Material wie bei STERN (1966) wurde mit dieser Methode untersucht (MUHS 1968), und dabei ergaben sich die folgenden Hauptergebnisse: Das Verteilungsmuster der Bäume im Bestand ist nicht zufällig, sondern wird in erster Linie von den Korrelationen mitbestimmt. Diese nehmen mit abnehmender Parzellengröße zu und erreichen Extremwerte in den kleinsten Parzellen mit weniger als fünf Bäumen. Auf den durchforsteten Flächen werden schneller höhere Korrelationen erreicht als auf den nicht-durchforsteten. Mit zunehmendem Alter nehmen die Konkurrenzeffekte zu. — Aber auch mit diesem Verfahren ist keine genauere Schätzung der verschiedenen Korrelationskomponenten möglich.

Ähnlich gingen SAKAI, MUKAIDE und TOMITA (1968) vor. Sie benutzten 1) die Korrelation zwischen zwei benachbarten Bäumen und 2) die Korrelation zwischen den Differenzen eines Baumes zu seinen beiden Reihennachbarn für die beiden Merkmale Stammdurchmesser und Baumhöhe. Sie fanden, daß der Stammdurchmesser konkurrenzempfindlicher ist als die Baumhöhe und daß in Beständen aus vegetativ vermehrten Pflanzen — im Gegensatz zu Beständen aus generativ vermehrten Pflanzen — diese Korrelationen positiv oder Null waren. Die Autoren schließen, daß keine Konkurrenz zwischen Individuen gleichen Genotyps stattfindet.

Letztlich sind jedoch auch diese Untersuchungen unbefriedigend — und es bleibt für subjektive Interpretationen zuviel Raum — denn auch diese Methoden gestatten keine genauere Schätzung der verschiedenen Korrelationskomponenten und damit der Konkurrenzvarianz.

Ein großer Nachteil aller dieser Untersuchungen ist, daß sie statische Betrachtungsweisen darstellen, obwohl feststehen dürfte, daß die gegenseitige Beeinflussung der Nachbarn im Bestand in verschiedenen Lebensaltern oder Entwicklungsstadien verschieden sein kann.

Einen ersten Schritt in dieser Richtung machte STERN (1968), der die Korrelationen zur Wachstumsleistung der Nachbarn in zurückliegenden Altersstufen in die Konkurrenz betrachtung mit einbezog. Das Ergebnis dieser Untersuchungen war, daß multiple Korrelationen des Durchmessers und der Kreisfläche einzelner Bäume zur Summe der

mit den reziproken quadratischen Abständen gewogenen Durchmesser oder Kreisflächen zum Zeitpunkt der Messung und vorhergehenden Altersstufen erheblich höhere Bestimmtheiten ergaben als die einfachen Korrelationen.

Auch für die theoretischen Untersuchungen müßten die zugrundegelegten Konkurrenzmodelle dynamische Modelle sein, d. h. die Zeit müßte als Variable in die Modellansätze eingehen. Doch einerseits weiß man noch zu wenig über den genauen Wachstumsablauf der Pflanzen, andererseits führen solche Ansätze vorerst noch zu allzu komplexen und unübersichtlichen Ergebnissen.

In dieser Arbeit soll nun die durch Konkurrenzeffekte zwischen benachbarten Pflanzen bedingte Korrelationsstruktur eines Bestandes untersucht werden: Welche Form und Eigenschaften haben die Korrelationen zwischen direkten Nachbarn, zwischen Pflanze und Summe ihrer Nachbarn, zwischen entfernteren Pflanzen usw.?

Mit Hilfe der Kenntnis dieser Konkurrenz-Korrelationen wollen wir versuchen, Methoden zu entwickeln, die eine Aufspaltung und genauere Kenntnis der gemessenen phänotypischen Korrelationen — die ja Bruttoresultate aus positiven und negativen Komponenten sind — gestatten. Eine Trennung dieser Korrelationsursachen soll uns Schätzungen der genetischen Komponente der aus Konkurrenz resultierenden phänotypischen Varianz in Beständen liefern.

Wie in den beiden ersten Arbeiten (HÜHN 1969, HÜHN 1970) beschränken wir uns auch hier auf den einfachsten Fall: ein Locus mit zwei Allelen. Wir nehmen wieder an, daß zur Beschreibung der Konkurrenz-eigenschaften einer Population jeder Genotyp X zwei Merkmale besitzt: Konkurrenzfähigkeit  $F_X$  und Konkurrenzwirkung  $W_X$ , die beide wie normale quantitative Merkmale vererbt werden.

Da wir in diesem Zusammenhang nur Konkurrenz-Korrelationen untersuchen wollen, nehmen wir an, daß die Umweltkomponente nur die aus Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen entstehenden Anteile enthält.

Allen folgenden Untersuchungen liegt wieder das schon in HÜHN (1969) und HÜHN (1970) benutzte — und dort ausführlich beschriebene — einfache Konkurrenzmodell:

$$P_X = F_X - \sum_{i(X)} W_{i(X)} \quad (2)$$

zugrunde. (Dabei ist  $P_X$  der phänotypische Wert der Pflanze X und die Summation  $i(X)$  läuft über die Nachbarn von X.) Auf dieses Modell und die dazu notwendigen Definitionen und Voraussetzungen soll daher hier nicht noch einmal eingegangen werden (siehe hierzu: HÜHN 1970).

Abschließend sollen nun lediglich noch einige hier benötigte Bezeichnungen von dort wiederholt werden:

1) Die Werte der drei möglichen Genotypen (mit den Häufigkeiten  $p^2$ ,  $2pq$  und  $q^2$ ) in den beiden Merkmalen F und W seien:

Bezogen auf den Mittelwert  
der Homozygoten:

In der absoluten Skala:

|    |          |           |           |              |               |
|----|----------|-----------|-----------|--------------|---------------|
| AA | Aa       | aa        | AA        | Aa           | aa            |
| F  | $\gamma$ | $\lambda$ | $-\gamma$ | $A + \gamma$ | $A + \lambda$ |
| W  | $\delta$ | $\mu$     | $-\delta$ | $B + \delta$ | $B + \mu$     |

2)  $x = \lambda : \gamma$ ;  $y = \mu : \delta$ ;  $z = \gamma : \delta$  und  $K = A - 4B$ . x und y sind also die Dominanzgrade in den beiden Merkmalen Konkurrenzfähigkeit und Konkurrenzwirkung.

$$3) g_{uv} = uv(p^2 + q^2) - (u + v)(p - q) + 1 \quad (3)$$

$$x_0 = + \sqrt{\frac{g_{yy}}{g_{xx}}} \quad x_1 = + \sqrt{\frac{g_{xy}}{g_{xx}}} \quad (4)$$

Diese schon in HÜHN (1970) eingeführten Größen („Verzerrungsfaktoren“) werden sich auch hier bei der Behandlung der Konkurrenzkorrelationen als nützlich erweisen.

## B) Korrelation zwischen direkten Nachbarn

### a) Ableitung der Formel für den Korrelationskoeffizienten

In diesem Fall liegt die in Abbildung 1 skizzierte räumliche Situation vor. Gesucht ist zunächst der Korrelationskoeffizient  $r_a = r_{XY}$  zwischen den phänotypischen Werten  $P_X$  und  $P_Y$  der Pflanzen X und Y.

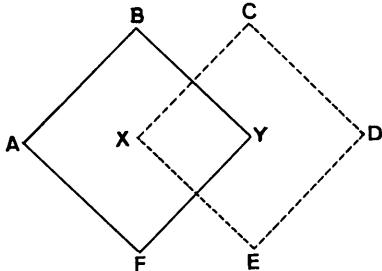


Abb. 1: Skizze zur Korrelation zwischen direkten Nachbarn.

Für  $r_a$  gilt:

$$r_a = \frac{\text{KOV}(P_X, P_Y)}{\sqrt{V(P_X) \cdot V(P_Y)}} \quad (5)$$

In (5) kann man unter unseren Voraussetzungen setzen:  $V(P_X) = V(P_Y)$ , und man erhält:

$$r_a = \frac{\text{KOV}(P_X, P_Y)}{V(P_X)} \quad (6)$$

Nach (2) gilt für die phänotypischen Werte der beiden Pflanzen X und Y:

$$P_X = F_X - W_A - W_B - W_Y - W_F = F_X - \sum_{i(X)} W_{i(X)} \quad (7)$$

$$P_Y = F_Y - W_X - W_C - W_D - W_E = F_Y - \sum_{i(Y)} W_{i(Y)}$$

und daraus folgt für die Kovarianz:

$$\begin{aligned} \text{KOV}(P_X, P_Y) &= \text{KOV}\left(F_X - \sum_{i(X)} W_{i(X)}, F_Y - \sum_{i(Y)} W_{i(Y)}\right) \\ &= \text{KOV}(F_X, F_Y) - \text{KOV}\left(F_X, \sum_{i(Y)} W_{i(Y)}\right) - \\ &\quad \text{KOV}\left(\sum_{i(X)} W_{i(X)}, F_Y\right) + \text{KOV}\left(\sum_{i(X)} W_{i(X)}, \sum_{i(Y)} W_{i(Y)}\right) \\ r_a &= \frac{-4pq(\gamma + \lambda(q-p))(\delta + \mu(q-p)) - 2 \cdot 2pq\lambda \cdot 2pq\mu}{2pq(\gamma + \lambda(q-p))^2 + 8pq(\delta + \mu(q-p))^2 + (2pq\lambda)^2 + 4(2pq\mu)^2} \end{aligned} \quad (8)$$

Für  $pq \neq 0$  erhält man daraus unter Benutzung von  $p + q = 1$   $r_a$  als Quotienten zweier quadratischer Polynome in p:

$$r_a = \frac{-4\lambda\mu p^2 + 4(\gamma\mu + \lambda\delta + \lambda\mu)p - 2(\gamma + \lambda)(\delta + \mu)}{(2\lambda^2 + 8\mu^2)p^2 - (2\lambda^2 + 8\mu^2 + 4y\lambda + 16\mu\delta)p + (\gamma + \lambda)^2 + 4(\delta + \mu)^2} \quad (14)$$

Nach (14) ist  $r_a$  also eine Funktion der fünf Variablen  $\gamma$ ,  $\lambda$ ,  $\mu$  und  $p$ . Setzt man in (14) für  $\lambda = x \cdot \gamma$  und für  $\mu = y \cdot \delta$ ,

$$r_a = \frac{-4xyzp^2 + 4z(x + y + xy)p - 2z(x + y + xy + 1)}{(2x^2z^2 + 8y^2)p^2 - (2x^2z^2 + 8y^2 + 4xz^2 + 16y)p + z^2(x + 1)^2 + 4(y + 1)^2} \quad (15)$$

Der Korrelationskoeffizient zwischen den phänotypischen Werten direkter Nachbarn hängt also nur von der Genhäufigkeit, den Dominanzgraden der Merkmale Konkurrenzfähigkeit und Konkurrenzwirkung und dem Verhältnis der Homozygotenwerte dieser beiden Merkmale ab.

Aus (10) und (12) erhält man für die Konkurrenzkorrelationskoeffizienten (15) die einfache Größenbeziehung:

$$r_a \geq -0,5 \quad (16)$$

(Diese Ungleichung kann man auch direkt aus (15) beweisen.) Um neben dieser trivialen Ungleichung nähere Einblicke in die Eigenschaften der Konkurrenzkorrelationen zwischen direkten Nachbarn zu bekommen, muß man an (15) einige algebraische Umformungen vornehmen:

Aufgrund unserer vereinfachenden Annahmen (siehe: HÜHN 1970) ergeben sich für die Terme in (8) die folgenden Vereinfachungen:

$$\begin{aligned} \text{KOV}(F_X, F_Y) &= 0 \\ \text{KOV}\left(F_X, \sum_{i(Y)} W_{i(Y)}\right) &= \text{KOV}(F_X, W_X) \\ \text{KOV}\left(\sum_{i(X)} W_{i(X)}, F_Y\right) &= \text{KOV}(W_Y, F_Y) \\ \text{KOV}\left(\sum_{i(X)} W_{i(X)}, \sum_{i(Y)} W_{i(Y)}\right) &= 0 \end{aligned} \quad (9)$$

Aus (9), (8) und (6) folgt daher für den gesuchten Korrelationskoeffizienten  $r_a$ :

$$r_a = \frac{-2 \text{KOV}(F_X, W_X)}{V(P_X)} \quad (10)$$

Bei positiver Korrelation der beiden Merkmale Konkurrenzfähigkeit und Konkurrenzwirkung (d. h. für  $z > 0$ ) sind die phänotypischen Werte direkter Nachbarn negativ korreliert und positiv korreliert bei negativer Korrelation von F und W (d. h. für  $z < 0$ ).

Zur Berechnung der Kovarianz benutzt man die allgemeine Form über die Erwartungswerte  $E$ :

$$\text{KOV}(F_X, W_X) = E(F_X \cdot W_X) - E(F_X) \cdot E(W_X) \quad (11)$$

Für diese Erwartungswerte gilt:

$$\begin{aligned} E(F_X) &= (\gamma + A)p^2 + (\lambda + A)2pq + (-\gamma + A)q^2 \\ &= \gamma(p - q) + 2pq\lambda + A \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} E(W_X) &= (\delta + B)p^2 + (\mu + B)2pq + (-\delta + B)q^2 \\ &= \delta(p - q) + 2pq\mu + B \end{aligned}$$

$$E(F_X \cdot W_X) = (\gamma + A)(\delta + B)p^2 + (\lambda + A)(\mu + B)2pq + (-\gamma + A)(-\delta + B)q^2$$

Durch Einsetzen dieser Ausdrücke in (11) erhält man nach einigen Umformungen:

$$\text{KOV}(F_X, W_X) = 2pq(\gamma + \lambda(q-p))(\delta + \mu(q-p)) + 2pq\lambda \cdot 2pq\mu \quad (12)$$

Mit (10), (12) und der in HÜHN (1970) berechneten Formel für die Gesamtvarianz (Formel (24) in HÜHN 1970), folgt für den gesuchten Korrelationskoeffizienten  $r_a$ :

(13)

so läßt sich dieser  $r_a$ -Ausdruck auf die folgende Funktion von nur noch vier Variablen  $p$ ,  $x$ ,  $y$  und  $z$  reduzieren:

Nach (15) hat  $r_a$  die Form

$$r_a = \frac{\sum_{i=0}^2 \alpha_i p^i}{\sum_{i=0}^2 \beta_i p^i} \quad (17)$$

$$\alpha_0 = -2z(x + 1)(y + 1); \beta_0 = z^2(x + 1)^2 + 4(y + 1)^2$$

$$\alpha_1 = 4z(x + y + xy); \beta_1 = -(2xz^2(x + 2) + 8y(y + 2))$$

$$\alpha_2 = -4xyz; \beta_2 = 2x^2z^2 + 8y^2$$

1) Für  $x = y = 0$  erhält man aus (17):

$$r_a = \frac{-2z}{z^2 + 4} \quad (18)$$

D. h.: Im Spezialfall rein additiver Genwirkung in den beiden Merkmalen F und W ist 1)  $r_a$  unabhängig von p, 2)  $r_a$  nur noch abhängig von der einen Variablen z und 3) die explizite Formel für  $r_a$  ist  $-2z : z^2 + 4$ .

2) Für  $x \neq 0$  oder  $y \neq 0$  kann man (17) folgendermaßen umformen:

$$r_a = \frac{\alpha_2}{\beta_2} + \frac{p \left( \alpha_1 - \frac{\alpha_2 \beta_1}{\beta_2} \right) + \left( \alpha_0 - \frac{\beta_0 \alpha_2}{\beta_2} \right)}{\beta_2 p^2 + \beta_1 p + \beta_0} \quad (19)$$

Bezeichnet man den zweiten Bruch auf der rechten Seite der Gleichung (19) mit  $E_a = E_a(x, y, z, p)$ , so kann man schreiben:

$$r_a = -\frac{2xyz}{x^2 z^2 + 4y^2} + E_a(x, y, z, p) \quad (20)$$

Diese Gleichung (20) ist eine Zerlegung des Konkurrenz-Korrelationskoeffizienten  $r_a$  in zwei Komponenten, von denen eine von p abhängt, die andere aber von p unabhängig ist und nur abhängt von den genetischen Parametern der Population. In dieser  $r_a$ -Zerlegung stellt  $E_a$  also gewissermaßen einen „Mischungseffekt“ dar.

Setzt man für  $y \neq 0$ :  $\frac{xz}{2y} = w$ , so folgt aus (20):

$$1) \quad r_a = E_a \quad \text{für } y = 0$$

$$2) \quad r_a = -\frac{w}{w^2 + 1} + E_a \quad \text{für } y \neq 0 \quad (21)$$

Für verschwindendes oder sehr kleines  $E_a$  ist  $r_a$  dann nur noch von einem einzigen Parameter w abhängig, und es folgt die Beziehung:

$$r_a = -\frac{w}{w^2 + 1} \quad \text{für } E_a \ll 1 \quad (22)$$

(Das Symbol  $\ll$  bedeutet: „sehr klein gegenüber“.)

Im Spezialfall gleicher Dominanzgrade — d. h.  $x = y$  — in beiden Merkmalen gilt:

$$\alpha_1 - \frac{\alpha_2 \beta_1}{\beta_2} = \alpha_0 - \frac{\beta_0 \alpha_2}{\beta_2} = 0, \text{ d. h. } E_a = 0,$$

und für  $r_a$  erhält man denselben einfachen algebraischen Ausdruck (18) wie in 1).

Die Fälle 1) und 2) zusammenfassend kann man also allgemein sagen: Bei gleichen Dominanzgraden in den beiden Konkurrenzmerkmalen F und W ist 1)  $r_a$  unabhängig von p, 2)  $r_a$  nur noch abhängig von der einen Variablen z und 3) die explizite Formel für  $r_a$  ist  $-2z : z^2 + 4$ .

In einigen interessierenden Spezialfällen erhält man daraus die folgenden  $r_a$ -Werte:

- 1)  $y = \delta$ , d. h.  $z = 1$ . Dann ist  $r_a = -0,40$
- 2)  $2y = \delta$ , d. h.  $z = 0,5$ . Dann ist  $r_a = -0,24$
- 3)  $y = 2\delta$ , d. h.  $z = 2$ . Dann ist  $r_a = -0,50$

(Abhängigkeit des  $r_a$  von z bei  $x = y$ : Siehe Abbildung 2.)

#### b) Eigenschaften des Korrelationskoeffizienten $r_a$ :

Betrachtet man — im allgemeinen Fall —  $r_a$  zunächst als Funktion von z, so kann man  $r_a = r_a(z)$  mittels (4) und (15) in der Form schreiben:

$$r_a = \frac{-2\kappa_1^2 z}{z^2 + 4\kappa_0^2} \quad (23)$$

(Siehe hierzu: Abbildung 3.)

Für  $\kappa_1^2 = \kappa_1^2(x, y, p) = 0$  ist  $r_a = r_a(z) = 0$  für alle z.

(Siehe (43) und Abbildung 7.)

Für  $\kappa_1^2 \neq 0$  gilt: Im Intervall  $0 < |z| < 1$  — d. h. im Bereich großer Konkurrenzvarianz — steigen die Kurven  $r_a = r_a(z)$  alle schnell und fast linear an, denn für  $|z| < 1$  ist  $z^2 \ll 1$ , und aus (23) erhält man die Näherung:

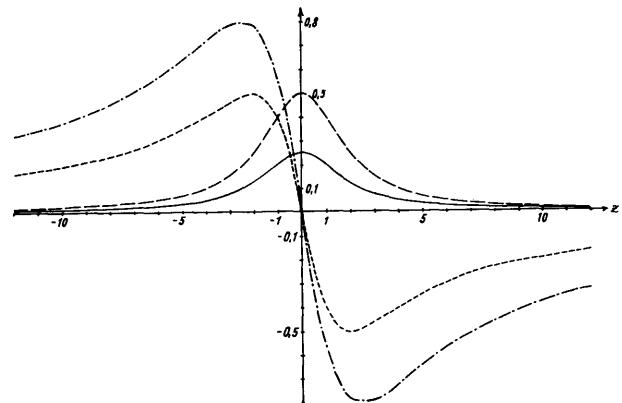


Abb. 2: ————— Korrelation zwischen zwei Pflanzen, die einen gemeinsamen Konkurrenten haben (im Fall  $x = y$ ); ——— Korrelation zwischen einer Pflanze und ihrem diagonal entfernt stehenden Nachbarn (im Fall  $x = y$ ); - - - - Korrelation zwischen direkten Nachbarn (im Fall  $x = y$ ); - . - . - Korrelation zwischen einer Pflanze und der Summe ihrer vier direkten Nachbarn (im Fall  $x = y$ ).

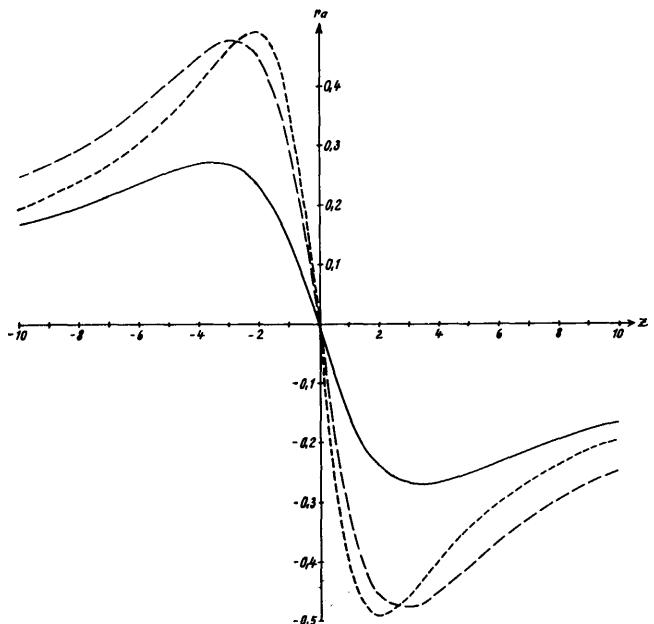


Abb. 3:  $r_a$  als Funktion von z bei festen Parametern x, y und p:  
 $x = 1,00; y = 0,25; p = 0,9$ ; - - - -  $x = 0,50; y = 0,75; p = 0,6$ ; ———  $x = 0,25; y = 1,00; p = 0,3$ .

$$r_a \underset{\approx}{=} -\frac{\kappa_1^2}{2\kappa_0^2} z \quad (24)$$

(Hierin bedeuten die Symbole:  $|z|$  = absoluter Betrag von z und  $\underset{\approx}{=}$ : „Ungefähr gleich“.)

Für kleine z ist  $r_a$  also proportional zu z.

Die Lage der Extrema der Funktion  $r_a = r_a(z)$  erhält man aus  $\frac{\partial r_a}{\partial z} = 0$  zu:

$$z_{\text{ext.}} = \pm 2\kappa_0 \quad (25)$$

oder als Funktion von x, y und p:

$$z_{\text{ext.}} = \pm 2\kappa_0 = \pm 2 \sqrt{\frac{(y + v(p))^2 + g(p)}{(x + v(p))^2 + g(p)}} \quad (26)$$

$$\text{mit } v(p) = \frac{q - p}{p^2 + q^2} \text{ und } g(p) = \frac{2pq}{(p^2 + q^2)^2}$$

Aus (26) folgt (dabei beschränken wir uns auf die Fälle mit  $x > 0$  und  $y > 0$ ; für negative Dominanzgrade erhält man analoge Ergebnisse):

$z > 0$ : Für festes  $p$  und  $x$  und  $p < 0,5$  verschieben sich die  $r_a = r_a(z)$ -Minima mit wachsendem  $y$  nach rechts. Für festes  $p$  und  $x$  und  $p > 0,5$  verschieben sich die  $r_a$ -Minima mit wachsendem  $y$  nach rechts, solange  $y > \frac{p-q}{p^2+q^2}$  ist und nach links solange  $y < \frac{p-q}{p^2+q^2}$  ist.

Vertauscht man in diesen Ergebnissen  $x$  mit  $y$  und die Worte „rechts“ und „links“, so erhält man die entsprechenden Aussagen für festes  $p$  und  $y$ . Ersetzt man im Fall  $z > 0$ : Minima durch Maxima, rechts durch links und links durch rechts, so folgen die Ergebnisse für den Fall  $z < 0$ .

Bei festen genetischen Parametern  $x$  und  $y$  und variabler Genhäufigkeit  $p$  erhält man ähnliche Ergebnisse über die Verschiebung der  $r_a$ -Extrema aus der Formel:

$$z_{\text{extr.}} = \pm 2 \frac{y}{x} \sqrt{\frac{\left(p - \frac{y+2}{2y}\right)^2 + \frac{y^2-2}{4y^2}}{\left(p - \frac{x+2}{2x}\right)^2 + \frac{x^2-2}{4x^2}}} \quad (27)$$

Für die zu (25) gehörenden Extrema der Korrelationskoeffizienten ergibt sich:

$$(r_a)_{\text{extr.}} = \mp \frac{\chi_1^2}{2\chi_0} \quad (28)$$

Im Spezialfall gleicher Dominanzgrade in den beiden Merkmalen  $F$  und  $W$  ist  $\chi_1 = \chi_0 = 1$ , und es folgt: Die Funktion  $r_a = r_a(z)$  hat ein Minimum bei  $z = 2$  mit  $(r_a)_{\min} = -0,5$  und ein Maximum bei  $z = -2$  mit  $(r_a)_{\max} = +0,5$ .

Betrachtet man  $r_a$  als Funktion von  $x$ , so hat  $r_a = r_a(x)$  die Form:

$$r_a = 2z \cdot \frac{Ax + B}{z^2(Cx^2 + 2Dx) + E} \quad (29)$$

mit :

$$\begin{aligned} A &= (p - q) - y(p^2 + q^2); D = q - p \\ B &= y(p - q) - 1; E = z^2 + 4(y + 1)^2 - 8py(2 + yq) \\ C &= p^2 + q^2; \end{aligned}$$

(Siehe: Abbildung 4).

Aus (29) folgt durch eine einfache Umformung:

$$r_a = \frac{1}{z} \cdot \frac{Ax + B}{x^2 \cdot \frac{C}{2} + xD + \frac{E}{2z^2}} \quad (30)$$

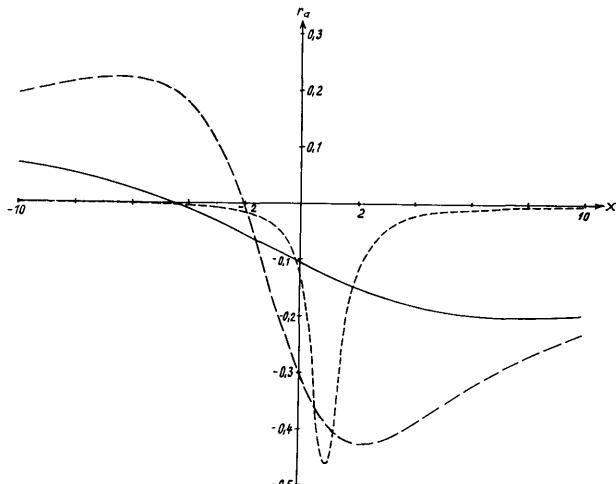


Abb. 4:  $r_a$  als Funktion von  $x$  bei festen Parametern  $y, z$  und  $p$ :  
—  $y = 0,75; z = 0,25; p = 0,6$ . - - - -  $y = 1,00; z = 0,25; p = 0,6$ .  
—  $y = 3,00; z = 0,9; p = 0,9$ . — — —  $y = 0,25; z = 0,75; p = 0,3$ .

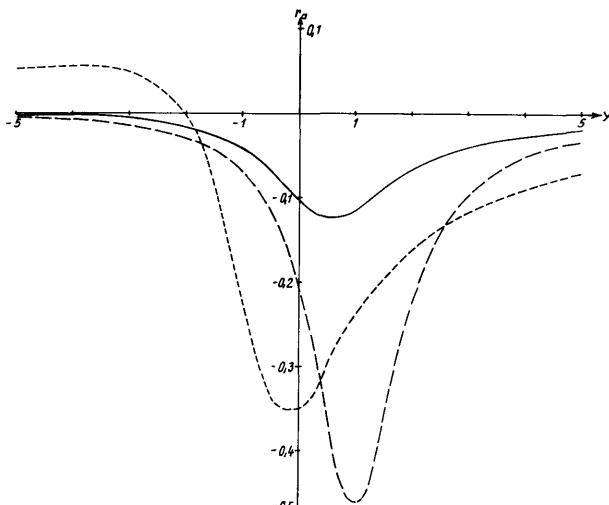


Abb. 5:  $r_a$  als Funktion von  $y$  bei festen Parametern  $x, z$  und  $p$ :  
—  $x = 0,75; z = 0,25; p = 0,6$ . - - - -  $x = 0,25; z = 0,75; p = 0,3$ .  
— — —  $x = 1,00; z = 3,00; p = 0,9$ .

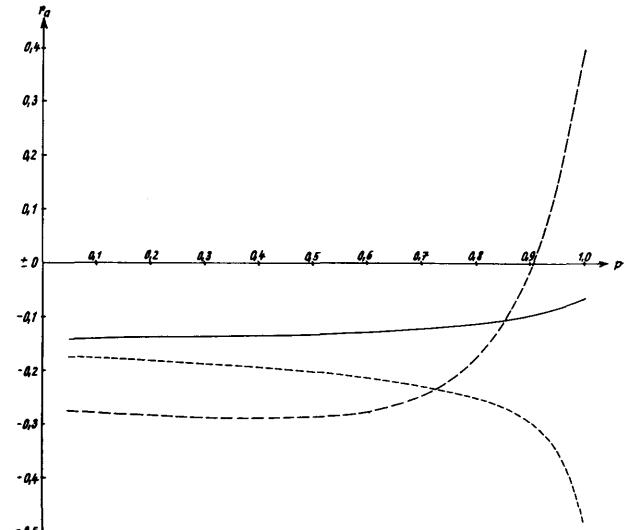


Abb. 6:  $r_a$  als Funktion von  $p$  bei festen Parametern  $x, y$  und  $z$ :  
—  $x = 0,75; y = 0,50; z = 0,25$ . - - - -  $x = 0,25; y = 0,75; z = 0,50$ .  
— — —  $x = 0,50; y = 1,50; z = 1,00$ .

und wegen  $C < 1$  und  $D < 1$  erhält man daraus für das Intervall  $0 < |x| \ll 1$  und nicht zu kleines  $A$  das Näherungsresultat:

$$r_a \sim x \text{ für } 0 < |x| \ll 1 \quad (31)$$

(Das Symbol  $\sim$  bedeutet: „direkt proportional zu“.)

Ganz analoge Überlegungen kann man natürlich auch für  $y$  anstellen, und es folgt:

$$r_a \sim y \text{ für } 0 < |y| \ll 1 \quad (32)$$

(Siehe: Abbildung 5.)

Als Funktion von  $p$  betrachtet ist  $r_a = r_a(p)$  ein Quotient zweier Polynome zweiten Grades in  $p$ , und es gibt eine Zerlegung (21) in einen von  $p$  abhängigen und einen von  $p$  unabhängigen Teil (Siehe Abbildung 6):

$$r_a = E_a(x, y, z, p), \text{ falls } y = 0$$

$$r_a = -\frac{w}{w^2 + 1} + E_a \text{ mit } w = \frac{xz}{2y}, \text{ falls } y \neq 0$$

Für verschwindendes oder sehr kleines  $E_a$  hängt  $r_a$  dann nur noch von dem einzigen Parameter  $w$  ab: Für  $x = y$  ist

$r_a$  von  $p$  unabhängig, und es gilt:  $r_a = -2z : z^2 + 4 = -w : w^2 + 1$  mit  $w = \gamma : 2\delta = z : 2$  für alle  $p$ .

Für  $x \neq y$ , aber  $E_a \ll 1$ , ist  $r_a \approx -w : w^2 + 1$  mit  $w = \lambda : 2\mu = xz : 2y$ .

Zur Untersuchung der Bedingungen für  $E_a = 0$  benutzt man Formel (19). Mit den dortigen Bezeichnungen gilt für  $E_a = 0$  die Beziehung:

$$p \left( \alpha_1 - \frac{\alpha_2 \beta_1}{\beta_2} \right) + \left( \alpha_0 - \frac{\beta_0 \alpha_2}{\beta_2} \right) = 0 \quad (33)$$

(Vorausgesetzt ist dabei  $\beta_2 \neq 0$ , d. h.  $x \neq 0$  oder  $y \neq 0$ ; für  $x = y = 0$  gilt ja:  $r_a = -2z : z^2 + 4$ .)

Aus (33) erhält man die folgenden Bedingungen:

$E_a = 0$ , wenn:

1)  $x = y$

2) Für  $x \neq y$ :

- a)  $x = 0$ . Dann ist  $\alpha_1 = 4zy$ ,  $\alpha_2 = 0$ ,  $\alpha_0 = -2z(y+1)$ , und man erhält die Bedingung:

$$p = \frac{y+1}{2y}$$

- b)  $y = 0$ . Dann ist  $\alpha_1 = 4zx$ ,  $\alpha_2 = 0$ ,  $\alpha_0 = -2z(x+1)$ , und es ergibt sich die Beziehung:

$$p = \frac{x+1}{2x}$$

In diesen beiden Fällen ist wegen  $\alpha_2 = 0$  jeweils auch  $r_a = 0$ .

3)  $x \neq y$  und  $x \neq 0, y \neq 0$ .

- a) Gilt  $x^2z^2 = 4y^2$ , so ist  $E_a$  immer ungleich Null, da  $\alpha_0 - \frac{\beta_0 \alpha_2}{\beta_2}$  stets  $\neq 0$  ist.

- b) Gilt  $x^2z^2 \neq 4y^2$ , so folgt als Bedingung für  $E_a = 0$ :

$$p = \frac{1}{2} + \frac{1}{2} \cdot \frac{xz^2 - 4y}{x^2z^2 - 4y^2} \quad (34)$$

Für welche Parametertripel  $(x,y,z)$  gibt es nun solche  $p$ -Werte (nach (34)) mit  $0 < p < 1$ ?

Um unwesentliche Fallunterscheidungen zu vermeiden, beschränken wir uns auf den Fall  $x > 0, y > 0$ . (Für die anderen Fälle verläuft alles völlig analog.)

Für Tripel  $(x,y,z)$ , die einer der folgenden sechs Bedingungen genügen, gibt es  $p$  nach (34), so daß für diese Tupel  $(x,y,z,p)$  das zugehörige  $E_a$  gleich Null wird:

- 1)  $1 > x > y; \frac{y(y+1)}{x(x+1)} < (\frac{z}{2})^2 < \frac{y(1-y)}{x(1-x)}$
- 2)  $y > x > 1; (\frac{z}{2})^2 > \frac{y(1-y)}{x(1-x)}$
- 3)  $x > y; x \geq 1; (\frac{z}{2})^2 > \frac{y(y+1)}{x(x+1)}$
- 4)  $y > x; x < 1; \frac{y(1-y)}{x(1-x)} < (\frac{z}{2})^2 < \frac{y(y+1)}{x(x+1)}$
- 5)  $y > x; x \geq 1; (\frac{z}{2})^2 < \frac{y(y+1)}{x(x+1)}$
- 6)  $x > y; x > 1; (\frac{z}{2})^2 < \frac{y(1-y)}{x(1-x)}$

Zur Beschreibung und Anwendung dieser Funktion  $r_a = r_a(p)$  sind neben den Nullstellen von  $E_a$  noch die Extrema von  $r_a$  von Bedeutung.

Für diese Extrema von  $r_a = r_a(p)$  (außer den trivialen Fällen  $p = 0$  und  $p = 1$ ) erhält man aus  $\frac{\partial r_a}{\partial p} = 0$ :

- 1) Für  $x = y$  ist  $\frac{\partial r_a}{\partial p} = 0$  für alle  $p$ , d. h.  $r_a = \text{const.}$

- 2) Für  $x \neq y$ :

- a)  $x^2z^2 = 4y^2$ . Dann folgt die Beziehung:

$$p_{\text{extr.}} = \frac{1}{2} + \frac{x+y}{2xy} \quad (36)$$

- b)  $x^2z^2 \neq 4y^2$ . Für  $p_{\text{extr.}}$  erhält man dann die quadratische Gleichung:

$$p_{\text{extr.}}^2 - \left( 1 + \frac{xz^2 - 4y}{x^2z^2 - 4y^2} \right) p_{\text{extr.}} + \frac{xz^2 - 4y + z^2 - 4}{2(x^2z^2 - 4y^2)} = 0 \quad (37)$$

Auch hier kann man nun wieder danach fragen, für welche Tripel  $(x,y,z)$  dieses  $p_{\text{extr.}}$  aus (37) zwischen Null und Eins liegt. Doch soll hier auf eine Darstellung der verschiedenen Fälle und numerischen Ergebnisse im allgemeinen Fall verzichtet und nur der Sonderfall von sehr wenigen verschiedenen Dominanzgraden betrachtet werden. (Weiter werde auch  $z \neq 2$  vorausgesetzt; für  $z = 2$  erhält man die Lösung direkt aus (37).)

Wegen  $\frac{xz^2 - 4y}{4(z^2 - 4)} = \frac{x}{4} + \frac{x-y}{z^2 - 4}$  und

$$\frac{x^2z^2 - 4y^2}{4(x+y)(z^2 - 4)} = \frac{x^2}{4(x+y)} + \frac{x-y}{z^2 - 4} \quad \text{folgt}$$

für  $|x-y| \ll 1$  aus (37) die Näherungslösung:

$$p_{\text{extr.}} = \frac{x+1 - \sqrt{x^2 - 1}}{2x} \quad (38)$$

Die Kenntnis dieser  $p$ -Werte ist von Bedeutung z. B. für Mischungsversuche, bei denen man die Mischungsverhältnisse regulieren kann. Denn unter der Annahme verschiedener, aber wenig verschiedener, Dominanzgrade in beiden Merkmalen (von denen man etwa Schätzwerte aus Vierversuchen hat), sind die nach (37) bzw. (38) berechneten Häufigkeiten  $p^2$ ,  $2pq$  und  $q^2$  die Mischungsverhältnisse von Populationen mit den höchsten Konkurrenz-Korrelationskoeffizienten.

### c) Einige einfache Folgerungen und Bemerkungen

Nach Ergebnissen aus HÜHN (1970) ist die Konkurrenzvarianz einer Population größer als die genetische Varianz, wenn  $|z| < 2x_0$  ist, und für  $|z| > 2x_0$  ist die genetische Varianz größer als die Varianz aus Konkurrenz.

Diese Betrachtung zeigt auch, daß zur Beschreibung der Konkurrenz-eigenschaften einer Population die alleinige Heranziehung des Korrelationskoeffizienten zwischen konkurrierenden Nachbarn nicht ausreicht. Z. B. im Fall  $z > 0$  ist der größte negative Wert von  $r_a$  gleich  $-z^2 : 2x_0$  (nach Formel (28)) und liegt bei  $z = 2x_0$ . Für  $z < 2x_0$  ist die Konkurrenzvarianz größer als die genetische Varianz; in diesem Bereich ist  $r_a > -z^2 : 2x_0$ . Für  $z > 2x_0$  ist die genetische Varianz größer als die Konkurrenzvarianz, aber auch hier ist  $r_a > -z^2 : 2x_0$ . Es gibt also Bereiche mit demselben Korrelationskoeffizienten  $r_a$  aber völlig unterschiedlichem Verhalten. Neben  $r_a$  müssen also noch andere Parameter zur Beschreibung des Konkurrenzverhaltens herangezogen werden. Bereiche mit großer Konkurrenzvarianz ( $0 < |z| < 1$ ) und Bereiche mit hohem negativem Korrelationskoeffizienten zwischen direkten Nachbarn fallen also nicht zusammen. Die Ergebnisse und Schlüssefolgerungen mancher früherer Autoren, die die Korrelationskoeffizienten zwischen Nachbarn als konkurrenzbeschreibende Maßzahlen

benutzten, sind daher zum Teil mit Vorsicht zu interpretieren, denn sie gingen meistens aus von der Entsprechung: hohe negative Nachbarkorrelation = starke Konkurrenzefekte.

Diese Bemerkung wird durch die folgenden Betrachtungen über die Nullstellen von  $r_a = r_a(x, y, z, p)$  unterstrichen.  $r_a$  kann nur Null werden, wenn  $x \neq y$  ist, denn für  $x = y$  folgt aus  $r_a = -2z : z^2 + 4 = 0$ , daß  $z$  gleich Null sein müßte. Bei den folgenden Untersuchungen ist also stets  $x \neq y$  vorausgesetzt.

Aus (13) und  $r_a = 0$  folgt:

$-4pq(\gamma + \lambda(q-p))(\delta + \mu(q-p)) = 2 \cdot 2pq\lambda \cdot 2pq\mu$ , und daraus erhält man (für nichtverschwindendes  $p, q, \gamma$  und  $\delta$ ):

$$xy(p^2 + q^2) + 1 = (p - q)(x + y) \quad (39)$$

Die Lage der Nullstellen ist also unabhängig von  $z$ .

1) Für  $y = 0$  bzw.  $x = 0$  folgt aus (39):

$$x = \frac{1}{p-q} \text{ bzw. } y = \frac{1}{p-q}, \text{ falls } p \neq q \quad (40)$$

und damit:

$$p = \frac{1}{2} + \frac{1}{2x} \text{ bzw. } p = \frac{1}{2} + \frac{1}{2y} \quad (41)$$

Für  $p = q$  folgt aus (39) die Beziehung:

$$xy = -2 \quad (42)$$

2) Ist  $x \neq 0$  und  $y \neq 0$ , so erhält man für die Genhäufigkeit  $p_0$ , bei der  $r_a$  gleich Null wird:

$$p_0 = \frac{1}{2} + \frac{x + y \pm \sqrt{x^2 + y^2 - x^2 y^2}}{2xy} \quad (43)$$

Dieser Ausdruck ist symmetrisch in  $x$  und  $y$ . Nach  $x$  und  $y$  aufgelöst folgt aus (43):

$$x = \frac{1 - y(p - q)}{(p - q) - y(p^2 + q^2)} \text{ bzw.}$$

$$y = \frac{1 - x(p - q)}{(p - q) - x(p^2 + q^2)} \quad (44)$$

Die Wertepaare  $(x, y)$ , für die das  $p_0$  aus (43) im Intervall  $0 < p_0 < 1$  liegt, sind in Abbildung 7 graphisch dargestellt. Auch bei diesen Betrachtungen kommt wieder zum Ausdruck, daß die alleinige Heranziehung des Korrelationskoeffizienten zwischen Nachbarn zur Beschreibung des

Konkurrenzverhaltens einer Population ungeeignet und fehlerhaft ist, denn:  $r_a$  kann sogar Null sein, obwohl eindeutige Konkurrenzeffekte existieren.

Abschließend sollen noch einige Beziehungen zwischen Konkurrenzkorrelation und Heritabilität im weiteren Sinn ( $h_w^2$ ) angegeben werden.

Nach (25) und (28) sind die Extrema der Konkurrenzkorrelation  $(r_a)_{\text{extr.}} = \mp \alpha_1^2 : 2\alpha_0$  und liegen bei  $z = \pm 2\alpha_0$ . An diesen Extremalstellen ist die Varianz zwischen Genotypen gleich der Varianz innerhalb der Genotypen. (Dies bestätigt die früheren Ergebnisse, daß extreme Konkurrenz-Korrelationskoeffizienten keinesfalls maximale Konkurrenzvarianz beinhalten.)

Aus (23) und der Heritabilitätsformel aus HÜHN (1970):

$$h_w^2 = \frac{1}{1 + \left( \frac{2\alpha_0}{z} \right)^2}$$

erhält man zwei einfache Beziehungen zwischen  $r_a$ ,  $z$  und  $h_w^2$ :

$$r_a \cdot z = -2\alpha_1^2 h_w^2 \quad (45)$$

bzw. im Spezialfall gleicher Dominanzgrade:

$$r_a \cdot z = -2h_w^2 \quad (46)$$

$$2) \quad r_a = 2(r_a)_{\text{extr.}} / \sqrt{h_w^2(1 - h_w^2)} \text{ bzw.} \quad (47)$$

$$r_a = \mp \sqrt{h_w^2(1 - h_w^2)} \quad (48)$$

im Falle gleicher Dominanzgrade.

Ganz analog wie bei  $r_a$  kann man nun alle anderen interessierenden Korrelationskoeffizienten berechnen und untersuchen: etwa  $r_b$  = Korrelation: Pflanze zur übernächsten Pflanze;  $r_c$  = Korrelation: Pflanze zum diagonal entfernt stehenden Nachbarn;  $r_d$  = Korrelation: Pflanze zur Summe der direkten Nachbarn usw.

Alle diese Korrelationskoeffizienten lassen sich als Funktionen der vier Parameter  $x$ ,  $y$ ,  $z$  und  $p$  darstellen. D. h.: Das Konkurrenz-Korrelationsmuster des Bestandes kann eindeutig beschrieben werden mit den Größen: Genhäufigkeit (d. h. der genetischen Zusammensetzung des Bestandes), den Dominanzgraden der beiden betrachteten Merkmale Konkurrenzfähigkeit und Konkurrenzwirkung und

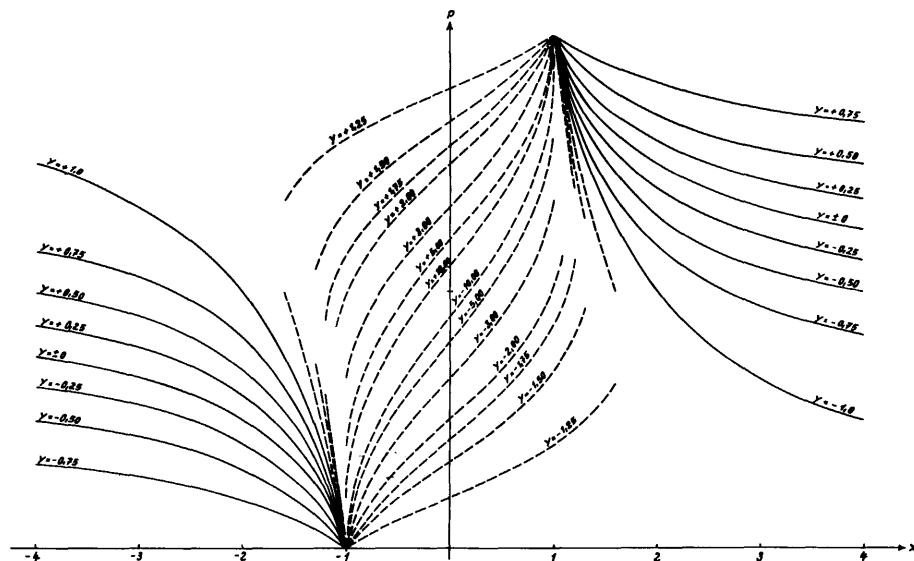


Abb. 7: Graphische Darstellung der Nullstellen von  $r_a$  für verschiedene Konkurrenzwirkungs-Dominanzgrade  $y$ .

dem Verhältnis der Homozygotenwerte dieser beiden Merkmale.

In den folgenden Kapiteln sollen einige dieser Korrelationskoeffizienten noch explizit abgeleitet werden, da sie bei den späteren Untersuchungen gebraucht werden.

### C. Korrelation zwischen einer Pflanze und ihrem übernächsten Nachbarn

#### a) Ableitung der Formel für den Korrelationskoeffizienten

In diesem Fall liegt die in Abbildung 8 skizzierte räumliche Situation vor. Gesucht ist der Korrelationskoeffizient  $r_b = r_{XY}$  zwischen den phänotypischen Werten  $P_X$  und  $P_Y$  der Pflanzen X und Y.

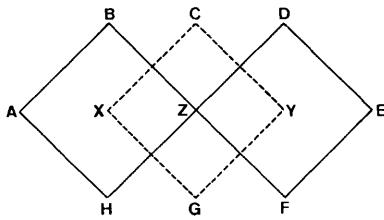


Abb. 8: Skizze zur Korrelation zwischen Pflanzen, die einen gemeinsamen Konkurrenten haben.

Dafür gilt nach (2):

$$P_X = F_X - W_A - W_B - W_Z - W_H = F_X - \sum_{i(X)} W_{i(X)} \quad (49)$$

$$P_Y = F_Y - W_D - W_E - W_F - W_Z = F_Y - \sum_{i(Y)} W_{i(Y)}$$

und nach (6) erhält man für  $r_b$ :

$$r_b = \frac{\text{KOV}\left(F_X - \sum_{i(X)} W_{i(X)}, F_Y - \sum_{i(Y)} W_{i(Y)}\right)}{V(P_X)} \quad (50)$$

Unter unseren vereinfachenden Voraussetzungen gilt:

$$\text{KOV}(F_X, F_Y) = 0$$

$$\text{KOV}\left(\sum_{i(X)} W_{i(X)}, \sum_{i(Y)} W_{i(Y)}\right) = 0$$

$$\text{KOV}\left(\sum_{i(X)} W_{i(X)}, F_Y\right) = 0$$

$$\text{KOV}\left(\sum_{i(X)} W_{i(X)}, \sum_{i(Y)} W_{i(Y)}\right) = V(W_Z)$$

Aus (50) folgt mit (51) für den gesuchten Korrelationskoeffizienten  $r_b$ :

$$r_b = \frac{V(W_Z)}{V(P_X)} \quad (52)$$

Die Korrelation einer Pflanze zu ihrem übernächsten Nachbarn (d. h. die Korrelation zwischen Pflanzen, die einen gemeinsamen Konkurrenten haben) ist also immer positiv.

Durch Einsetzen der beiden expliziten Funktionen für die Varianzen in (52) erhält man:

$$r_b = \frac{2pq(\delta + \mu(q-p))^2 + (2pq\mu)^2}{2pq(\gamma + \lambda(q-p))^2 + (2pq\lambda)^2 + 4(2pq(\delta + \mu(q-p))^2 + (2pq\mu)^2)} \quad (53)$$

oder wegen  $p + q = 1$  als Polynomquotient in  $p$ :

$$r_b = \frac{2\mu^2 p^2 - 2\mu(\mu + 2\delta)p + (\mu + \delta)^2}{(2\lambda^2 + 8\mu^2)p^2 - (2\lambda^2 + 8\mu^2 + 4\gamma\lambda + 16\mu\delta)p + (\gamma + \lambda)^2 + 4(\delta + \mu)^2} \quad (54)$$

Analog wie bei  $r_a$  kann man nun diesen  $r_b$ -Ausdruck auf eine Funktion der vier Variablen  $x, y, z$  und  $p$  zurückführen,

$$r_b = \frac{2y^2 p^2 - 2y(y+2)p + (y+1)^2}{(2x^2 z^2 + 8y^2)p^2 - (2x^2 z^2 + 8y^2 + 4xz^2 + 16y)p + z^2(x+1)^2 + 4(y+1)^2} \quad (55)$$

Auch hier kann man wieder eine zu (20) analoge arithmetische Zerlegung dieses Korrelationskoeffizienten in einen von  $p$  unabhängigen und einen von  $p$  abhängigen Teil  $E_b$  vornehmen:

1) Für  $x = y = 0$  erhält man aus (55):

$$r_b = \frac{1}{z^2 + 4} \quad (56)$$

2) Für  $x \neq 0$  oder  $y \neq 0$  folgt:

$$r_b = \frac{y^2}{x^2 z^2 + 4y^2} + E_b(x, y, z, p) \quad (57)$$

Setzt man für  $y \neq 0$ :  $xz : y = w$ , so ergibt (57):

a)  $r_b = E_b$  für  $y = 0$

$$b) r_b = \frac{1}{w^2 + 4} + E_b \text{ für } y \neq 0 \quad (58)$$

Für verschwindendes oder sehr kleines  $E_b$  ist  $r_b$  dann nur noch von einem einzigen Parameter  $w$  abhängig, und es gilt die Beziehung:

$$r_b = \frac{1}{w^2 + 4} \text{ für } E_b \ll 1 \quad (59)$$

Im Spezialfall gleicher Dominanzgrade — d. h.  $x = y$  — in beiden Merkmalen gilt:  $E_b = 0$ , und für  $r_b$  erhält man denselben einfachen algebraischen Ausdruck (56) wie in 1).

Die Fälle 1) und 2) zusammenfassend kann man also allgemein sagen: Bei gleichen Dominanzgraden in den beiden

ren, und man erhält:

Konkurrenzmerkmalen  $F$  und  $W$  ist 1)  $r_b$  unabhängig von  $p$ , 2)  $r_b$  nur noch abhängig von der einen Variablen  $z$  und 3) die explizite Formel für  $r_b$  ist  $1 : z^2 + 4$ .

In einigen interessierenden Spezialfällen erhält man daraus die folgenden  $r_b$ -Werte:

1)  $\gamma = \delta$ , d. h.  $z = 1$ . Dann ist  $r_b = 0,20$ .

2)  $2\gamma = \delta$ , d. h.  $z = 0,5$ . Dann ist  $r_b = 0,24$ .

3)  $\gamma = 2\delta$ , d. h.  $z = 2$ . Dann ist  $r_b = 0,13$ .

(Abhängigkeit des  $r_b$  von  $z$  bei  $x = y$ : Siehe Abbildung 2.)

#### b) Einige einfache Folgerungen und Bemerkungen

Der Korrelationskoeffizient zwischen Pflanzen mit einem gemeinsamen Konkurrenten hat — als Funktion von  $z$  betrachtet — die Form:

$$r_b = \frac{x_0^2}{z^2 + 4x_0^2} = \frac{1}{4 + \left(\frac{z}{x_0}\right)^2} \quad (60)$$

Als Funktion von  $x$  hat  $r_b = r_b(x)$  die Form:

$$r_b = \frac{1}{z^2} \cdot \frac{A}{Bx^2 + Cx + D} \quad (61)$$

mit

$$A = g_{yy} \quad C = 2(q-p)$$

$$B = p^2 + q^2 \quad D = \frac{z^2 + 4g_{yy}}{z^2}$$

Für kleine  $|x|$  ist  $r_b$  also umgekehrt proportional zu  $x$ .

Für kleine  $|y|$  erhält man dasselbe Ergebnis aus (60).

Auch hier gibt es zwischen der Heritabilität im weiteren Sinn ( $h_w^2$ ) und dem Korrelationskoeffizienten einen einfachen Zusammenhang:

$$h_w^2 = 1 - 4 r_b \quad (62)$$

Ein näherer Vergleich der Formeln (23) und (60) oder auch die graphische Darstellung dieser beiden Funktionen (im Spezialfall  $x = y$ ) in Abbildung 2 zeigt, daß die von SINGH (1967) aufgrund von Simulationsuntersuchungen gezogenen Schlußfolgerungen: „In einem Pflanzenbestand treten zwei Arten von Korrelationen zwischen Bäumen durch Konkurrenz auf. Zwei Pflanzen sind negativ korreliert, wenn sie direkt nebeneinander stehen, und positiv, wenn sie einen gemeinsamen Konkurrenten haben. Die Ergebnisse zeigen, daß die negative Komponente die positive so stark übertrifft, daß die letztere ohne großen Fehler vernachlässigt werden kann“ nicht ganz richtig sind. Es stimmt für  $|z| > 0,5$ , doch für das Intervall  $0 < |z| < 0,5$  — d. h. den Bereich großer Konkurrenzvarianz — ist  $r_b$  sogar größer als  $|r_a|$ .

Auch die SINGH'sche Aussage über das Vorzeichen der Korrelation zwischen direkten Nachbarn ist nur für den Fall positiver Korrelation (d. h.  $z > 0$ ) der beiden Konkurrenzmerkmale richtig, nicht aber bei negativer Korrelation (d. h.  $z < 0$ ) von F und W.

Im allgemeinen Fall ungleicher Dominanzgrade ( $x \neq y$ ) ist  $r_b$  größer als  $|r_a|$  für das Intervall  $0 < |z| < 0,5$ , wenn:

$$1) \frac{p - q}{p^2 + q^2} \text{ falls } y > x \text{ und}$$

$$2) \frac{p - q}{p^2 + q^2} \text{ falls } y < x.$$

Die beiden Fälle (gleiche oder verschiedene Dominanzgrade) zusammenfassend gilt also allgemein:  $r_b \geq |r_a|$ , falls  $0 < |z| \leq 0,5 \frac{x_0^2}{x_1^2}$ .

Die Schlußfolgerung von SINGH (1967) ist also in einem wichtigen Konkurrenzbereich — nämlich im Bereich großer Konkurrenzvarianz — nicht richtig.

#### D. Korrelation zwischen einer Pflanze und ihrem dritt-nächsten Nachbarn

Es liegt dann die in Abbildung 9 skizzierte räumliche Situation vor. Gesucht ist wieder der Korrelationskoeffizient  $r_c = r_{XY}$  zwischen den phänotypischen Werten  $P_X$  und  $P_Y$  der Pflanzen X und Y.

Dafür gilt nach (2):

$$\begin{aligned} P_X &= F_X - W_A - W_B - W_K - W_J \\ P_Y &= F_Y - W_L - W_E - W_F - W_G \end{aligned}$$

und nach (6) erhält man für  $r_c$ :

$$r_c = \frac{\text{KOV}(P_X, P_Y)}{V(P_X)} = 0, \text{ wegen } \text{KOV}(P_X, P_Y) = 0$$

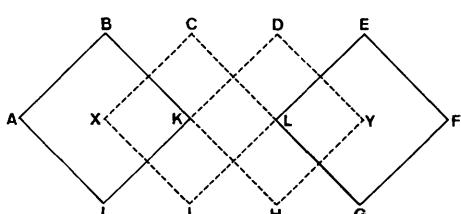


Abb. 9: Skizze zur Korrelation zwischen einer Pflanze und ihrem dritt-nächsten Nachbarn.

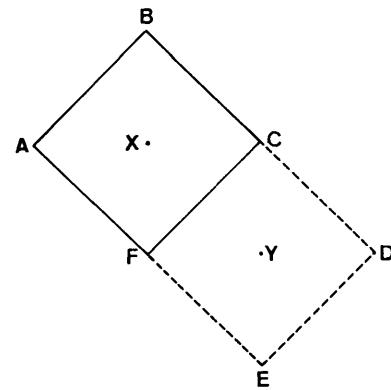


Abb. 10: Skizze zur Korrelation zwischen einer Pflanze und ihrem diagonal entfernt stehenden Nachbarn.

#### E. Korrelation zwischen einer Pflanze und ihrem diagonal entfernt stehenden Nachbarn

Die zugehörige räumliche Situation ist in Abbildung 10 skizziert. Gesucht ist die Korrelation  $r_d = r_{XY}$  zwischen den phänotypischen Werten  $P_X$  und  $P_Y$  der beiden Pflanzen X und Y. Es gilt:

$$P_X = F_X - W_A - W_B - W_C - W_F = F_X - \sum_{i(X)} W_{i(X)}$$

$$P_Y = F_Y - W_C - W_D - W_E - W_F = F_Y - \sum_{i(Y)} W_{i(Y)}$$

und für  $r_d$  erhält man:

$$r_d = \frac{\text{KOV}\left(F_X - \sum_{i(X)} W_{i(X)}, F_Y - \sum_{i(Y)} W_{i(Y)}\right)}{V(P_X)} \quad (63)$$

Unter den gemachten Annahmen gelten folgende Vereinfachungen:

$$\text{KOV}(F_X, F_Y) = 0$$

$$\text{KOV}\left(F_X, \sum_{i(Y)} W_{i(Y)}\right) = 0 \quad (64)$$

$$\text{KOV}\left(\sum_{i(X)} W_{i(X)}, F_Y\right) = 0$$

$$\text{KOV}\left(\sum_{i(X)} W_{i(X)}, \sum_{i(Y)} W_{i(Y)}\right) = 2 V(W_X)$$

und damit folgt für  $r_d$  aus (63):

$$r_d = \frac{2 V(W_X)}{V(P_X)} \quad (65)$$

Aus (65) und (52) erhält man dann die Beziehung:

$$r_d = 2 r_b \quad (66)$$

Im Spezialfall gleicher Dominanzgrade in beiden Merkmalen gilt also für  $r_d$ :

$$r_d = \frac{2}{z^2 + 4}$$

(Abhängigkeit des  $r_d$  von  $z$  bei  $x = y$ : Siehe Abbildung 2.)

Zusammenfassend kann man damit sagen: Aufgrund des einfachen Konkurrenzmodells existieren nur Korrelationen bis zum übernächsten und zum diagonal entfernt stehenden Nachbarn (d. h. wenn eine direkte Beeinflussung der beiden Pflanzen besteht oder wenn sie gemeinsame Konkurrenten haben). Alle Korrelationskoeffizienten zwischen weiter voneinander entfernten Pflanzen sind gleich Null.

Auf ganz analoge Weise wie bei B) bis D) kann man nun alle anderen interessierenden Korrelationskoeffizienten ableiten und unter Benutzung von  $\text{KOV}(P_X, P_Y) = r_a V(P_X)$  und  $V(W_X) = r_b V(P_X)$  über  $r_a$  und  $r_b$  ausdrücken, d. h. als Funktionen von  $r_a$  und  $r_b$  darstellen.

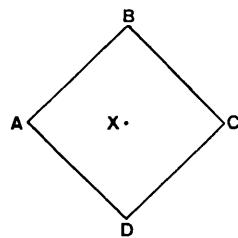


Abb. 11: Skizze zur Korrelation zwischen einer Pflanze und der Summe ihrer vier direkten Nachbarn.

Abschließend sollen nun noch auf diese Weise einige der in der Konkurrenzliteratur benutzten Korrelationskoeffizienten abgeleitet werden.

#### F. Korrelation einer Pflanze zur Summe ihrer vier direkten Nachbarn

Nach der in Abbildung 11 skizzierten räumlichen Situation und Formel (5) erhält man für den gesuchten Korrelationskoeffizienten  $r_e$ :

$$r_e = \frac{\text{KOV} \left( P_X, \sum_{i(X)} P_i(X) \right)}{\sqrt{V(P_X) \cdot V \left( \sum_{i(X)} P_i(X) \right)}} \quad (68)$$

Für die Kovarianz — und Varianzterme in (68) kann man schreiben:

$$\text{KOV} \left( P_X, \sum_{i(X)} P_i(X) \right) = 4 \text{KOV} (P_X, P_A) \quad (69)$$

$$\begin{aligned} V \left( \sum_{i(X)} P_i(X) \right) &= 4 V(P_X) + 2 \text{KOV}(P_A, P_B) + \\ &2 \text{KOV}(P_A, P_C) + 2 \text{KOV}(P_A, P_D) + \\ &2 \text{KOV}(P_B, P_C) + 2 \text{KOV}(P_B, P_D) + \\ &2 \text{KOV}(P_C, P_D) \end{aligned} \quad (70)$$

Wegen (52) und (65) und den vereinfachenden Annahmen gilt:

$$\begin{aligned} \text{KOV}(P_A, P_C) &= \text{KOV}(P_B, P_D) = V(W) \\ \text{KOV}(P_A, P_B) &= \text{KOV}(P_A, P_D) = \text{KOV}(P_B, P_C) \\ &= \text{KOV}(P_C, P_D) = 2V(W) \end{aligned}$$

und nach Einsetzen dieser Ausdrücke in (68) erhält man für das gesuchte  $r_e$ :

$$r_e = \frac{4 \text{KOV}(P_X, P_A)}{\sqrt{V(P_X) \cdot (4V(P_X) + 20V(W))}} \quad (71)$$

Benutzt man nun noch  $\text{KOV}(P_X, P_A) = r_a V(P_X)$  und  $V(W) = r_b V(P_X)$ , so folgt aus (71):

$$r_e = \frac{2 r_a}{\sqrt{5 r_b + 1}} \quad (72)$$

Im Fall gleicher Dominanzgrade kann man für  $r_a$  und  $r_b$  die expliziten Ausdrücke einsetzen, und man erhält:

$$r_e = \frac{-4z}{\sqrt{(z^2 + 4)(z^2 + 9)}} \quad (73)$$

oder als Näherung für (73):

$$r_e \approx \frac{-4z}{z^2 + 6} \quad (74)$$

(Abhängigkeit des  $r_e$  von  $z$  bei  $x = y$ : Siehe Abbildung 2.)

Diese Funktion  $r_e = r_e(z)$  hat ein Minimum bei  $z = 2,45$  und dort einen Wert von  $-0,8$  (und ein Maximum bei  $z = -2,45$  mit  $r_e = 0,8$ ).

Unter Benutzung der Formel (72) erhält man für den in der Literatur häufig benutzten Regressionskoeffizienten  $R$  von  $P_X$  auf  $\sum_{i(X)} P_i(X)$  den Ausdruck

$$R = \frac{r_a}{5 r_b + 1} \quad (75)$$

oder für gleiche Dominanzgrade:

$$R = \frac{-2z}{z^2 + 9} \quad (76)$$

#### G. Korrelation zwischen den Differenzen einer Pflanze zu ihren beiden SeitenNachbarn

Nach (5) erhält man für diesen Korrelationskoeffizienten  $r_f$ :

$$r_f = \frac{\text{KOV}(P_A - P_X, P_X - P_B)}{\sqrt{V(P_A - P_X) \cdot V(P_X - P_B)}} \quad (77)$$

Für die Kovarianz gilt:

$$\begin{aligned} \text{KOV}(P_A - P_X, P_X - P_B) &= \text{KOV}(P_A, P_X) - \text{KOV}(P_A, P_B) \\ &+ \text{KOV}(P_X, P_B) - V(P_X) \end{aligned} \quad (78)$$

Benutzt man (6) und (50), so folgt:

$$\text{KOV}(P_A - P_X, P_X - P_B) = V(P_X) \cdot (2r_a - r_b - 1) \quad (79)$$

Für die Varianzen gilt:

$$\begin{aligned} V(P_A - P_X) &= 2V(P_X) - \\ 2 \text{KOV}(P_A, P_X) &= 2V(P_X) \cdot (1 - r_a) \end{aligned} \quad (80)$$

und analog:

$$V(P_X - P_B) = 2V(P_X) \cdot (1 - r_b).$$

In (77) eingesetzt ergibt dies:

$$r_f = \frac{2 r_a - r_b - 1}{2(1 - r_a)} = -\frac{1}{2} + \frac{r_a - r_b}{2(1 - r_a)} \quad (81)$$

Im Fall gleicher Dominanzgrade erhält man daraus:

$$r_f = -\frac{1}{2} \cdot \frac{z^2 + 4z + 5}{z^2 + 2z + 4} \quad (82)$$

#### H. Weitere Korrelationskoeffizienten

Abschließend sollen einige weitere Korrelationskoeffizienten ohne Beweis angegeben werden.

In Bezug auf Abbildung 12 werden dabei als Bezeichnungen benutzt:

$\Sigma 1$  = Summe der phänotypischen Werte der Pflanzen des äußeren (gestrichelt gezeichneten) Vierecks (außer der Zentralpflanze X).

$\Sigma 2$  = Summe der phänotypischen Werte der Pflanzen des inneren (gestrichelt gezeichneten) Vierecks (ohne X).

$\Sigma 3$  = Summe der phänotypischen Werte der Pflanzen des äußeren (durchgezogen gezeichneten) Vierecks (ohne X).

$\Sigma 4$  = Summe der phänotypischen Werte der Pflanzen des inneren (durchgezogen gezeichneten) Vierecks (ohne X).

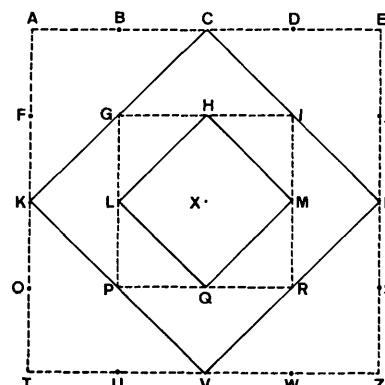


Abb. 12: Skizze zum Abschnitt H: „Weitere Korrelationskoeffizienten“.

Bezeichnet man mit z. B.  $r(X, \Sigma_1)$  den Korrelationskoeffizienten zwischen der Zentralpflanze X und der Summe der phänotypischen Werte der Pflanzen des äußeren (gestrichelt gezeichneten) Vierecks, so erhält man mit dieser Bezeichnungsweise die folgenden Korrelationskoeffizienten:

| Korrelationskoeffizienten | Als Funktionen von $r_a$ und $r_b$                | Im Spezialfall $x = y$                              |
|---------------------------|---|---|
| $r(X, L + M)$             | $\frac{r_a}{\sqrt{1+r_b}} \sqrt{\frac{2}{z^2+4}}$ | $\frac{-2z \sqrt{2}}{\sqrt{(z^2+4)(z^2+5)}}$        |
| $r(X, K + N)$             | $r_b \sqrt{\frac{2}{z^2+4}}$                      | $\frac{\sqrt{2}}{z^2+4}$                            |
| $r(X, G+I+P+R)$           | $\frac{4 r_b}{\sqrt{2 r_b + 1}}$                  | $\frac{4}{\sqrt{(z^2+4)(z^2+6)}}$                   |
| $r(X, K + L)$             | $\frac{r_a + r_b}{\sqrt{2(1+r_a)}}$               | $\frac{1 - 2z}{\sqrt{2(z^2+4)(z^2-2z+4)}}$          |
| $r(X, K + M)$             | $\frac{r_a + r_b}{\sqrt{2}}$                      | $\frac{1 - 2z}{(z^2+4) \sqrt{2}}$                   |
| $r(X, \Sigma_1)$          | $\frac{2(r_a + 3r_b)}{\sqrt{18r_a + 41r_b + 6}}$  | $\frac{2(3 - 2z)}{(z^2+4)(6z^2 - 36z + 65)}$        |
| $r(X, \Sigma_2)$          | $\frac{2(r_a + 2r_b)}{\sqrt{4r_a + 7r_b + 2}}$    | $\frac{4(1 - z)}{\sqrt{(z^2+4)(2z^2 - 8z + 15)}}$   |
| $r(X, \Sigma_3)$          | $\frac{2(r_a + 3r_b)}{\sqrt{3(2r_a + 5r_b + 1)}}$ | $\frac{2(3 - 2z)}{\sqrt{(z^2+4)(3z^2 - 12z + 27)}}$ |

### I. Vergleich der theoretischen Formeln (14) und (72) mit Simulationsergebnissen

Alle theoretischen Untersuchungen und Ergebnisse dieser Arbeit wurden mit Hilfe von Simulationsmethoden überprüft und teilweise erweitert. Am Beispiel zweier Korrelationskoeffizienten — und zwar 1) der Korrelation zwischen zwei direkten Nachbarn und 2) der Korrelation zwischen einer Pflanze und der Summe ihrer vier direkten Nachbarn — zeigt Tabelle 1 anhand von hundert verschiedenen Modellpopulationen die gute Übereinstimmung von theoretischen Werten (berechnet nach den Formeln (14) und (72)) und empirischen Werten (berechnet in Modellpopulationen). Über die Erzeugung solcher Modellpopulationen und die Technik von Simulationsuntersuchungen dieser Art siehe HÜHN (1970, Teil II).

Jeder der in Tabelle 1 enthaltenen numerischen empirischen Werte ist ein Mittelwert aus zehn Wiederholungen. D. h.: Für jede der angegebenen Parameter-Kombinationen wurden zehn unabhängige Populationen erzeugt und hierin die Korrelationskoeffizienten  $(r_a)_{\text{empir.}}$  und  $(r_e)_{\text{empir.}}$  mittels "systematic sampling" von voneinander unabhängigen „Pflanzen“ berechnet. Die so erhaltenen zehn Werte wurden dann gemittelt.

### J. Schlußbemerkung

Das Korrelationsmuster des Bestandes kann also eindeutig mit  $r_a$  und  $r_b$  — oder auch mit  $x, y, z$  und  $p$  — beschrieben werden. Im Spezialfall gleicher Dominanzgrade in den beiden Konkurrenzmerkmalen (speziell also auch im Fall rein additiver Genwirkung) reicht dazu sogar nur ein einziger Parameter — nämlich  $z = \gamma : \delta$  — aus.

Wenn man auf die direkte explizite Abhängigkeit der Korrelationskoeffizienten von den ursprünglichen genetischen Parametern  $x, y$  und  $p$  verzichtet, läßt sich im all-

gemeinen Fall (wegen  $r_a = -2 \alpha_1^2 z : z^2 + 4 \alpha_0^2$  und  $r_b = \alpha_0^2 : z^2 + 4 \alpha_0^2$ ) das Korrelationsmuster eines Bestandes auch mit den drei Größen  $\alpha_0, \alpha_1$  und  $z$  eindeutig beschreiben.

Die Größenordnung der verschiedenen Korrelationskoeffizienten (und ihre Beziehungen untereinander) bei den experimentellen Daten von STERN (1966), LICHTER (1968) und SAKAI, MUKAIDE und TOMITA (1968) stimmen recht gut mit den aus unseren Annahmen zu erwartenden theoretischen Ergebnissen überein. Das allerdings nur, wenn man Bestände auswählt, in denen starke Konkurrenzeffekte vorliegen und wo die Konkurrenzkorrelationen gegenüber den positiven Bodenkorrelationen sehr stark überwiegen, denn die hier abgeleiteten und behandelten theoretischen Ergebnisse gelten ja nur bei Einfluß von Konkurrenz als einziger Korrelationsursache.

Tabelle 1

| Population | $p = 0,3$         |                   |                   |                   | $p = 0,8$         |                   |                   |                   |       |       |       |
|------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------|-------|-------|
|            | $(r_a)$<br>empir. | $(r_a)$<br>theor. | $(r_e)$<br>empir. | $(r_e)$<br>theor. | $(r_a)$<br>empir. | $(r_a)$<br>theor. | $(r_e)$<br>empir. | $(r_e)$<br>theor. |       |       |       |
| $\gamma$   | $\lambda$         | $\delta$          | $\mu$             |                   |                   |                   |                   |                   |       |       |       |
| 240        | 120               | 240               | 120               | -0,42             | -0,40             | -0,63             | -0,57             | -0,40             | -0,40 | -0,60 | -0,57 |
| 240        | 120               | 240               | 360               | -0,31             | -0,29             | -0,49             | -0,40             | -0,19             | -0,18 | -0,27 | -0,25 |
| 240        | 120               | 30                | 0                 | -0,16             | -0,19             | -0,42             | -0,37             | -0,29             | -0,28 | -0,55 | -0,53 |
| 240        | 120               | 30                | 15                | -0,20             | -0,24             | -0,50             | -0,47             | -0,25             | -0,24 | -0,48 | -0,47 |
| 240        | 120               | 30                | 45                | -0,29             | -0,32             | -0,61             | -0,60             | -0,13             | -0,13 | -0,25 | -0,25 |
| 240        | 360               | 240               | 120               | -0,47             | -0,46             | -0,73             | -0,69             | -0,21             | -0,21 | -0,34 | -0,30 |
| 240        | 360               | 240               | 360               | -0,42             | -0,40             | -0,64             | -0,57             | -0,39             | -0,40 | -0,59 | -0,57 |
| 240        | 360               | 30                | 0                 | -0,09             | -0,11             | -0,31             | -0,22             | -0,06             | -0,05 | -0,05 | -0,06 |
| 240        | 360               | 30                | 15                | -0,13             | -0,16             | -0,38             | -0,31             | -0,13             | -0,10 | -0,18 | -0,20 |
| 240        | 360               | 30                | 45                | -0,21             | -0,24             | -0,51             | -0,47             | -0,26             | -0,24 | -0,44 | -0,47 |
| 30         | 0                 | 30                | 0                 | -0,42             | -0,40             | -0,62             | -0,57             | -0,40             | -0,40 | -0,60 | -0,57 |
| 30         | 0                 | 30                | 15                | -0,36             | -0,33             | -0,55             | -0,46             | -0,43             | -0,43 | -0,66 | -0,63 |
| 30         | 0                 | 30                | 45                | -0,23             | -0,21             | -0,40             | -0,29             | -0,07             | -0,05 | -0,10 | -0,07 |
| 30         | 0                 | 20                | 30                | -0,31             | -0,30             | -0,51             | -0,41             | -0,06             | -0,06 | -0,13 | -0,09 |
| 30         | 0                 | 10                | 10                | -0,44             | -0,45             | -0,75             | -0,70             | -0,21             | -0,22 | -0,46 | -0,40 |
| 30         | 15                | 30                | 0                 | -0,45             | -0,43             | -0,67             | -0,62             | -0,31             | -0,31 | -0,47 | -0,43 |
| 30         | 15                | 30                | 15                | -0,42             | -0,40             | -0,63             | -0,57             | -0,40             | -0,40 | -0,60 | -0,57 |
| 30         | 15                | 30                | 45                | -0,31             | -0,29             | -0,49             | -0,40             | -0,19             | -0,18 | -0,27 | -0,25 |
| 30         | 15                | 20                | 30                | -0,40             | -0,38             | -0,62             | -0,54             | -0,22             | -0,22 | -0,36 | -0,32 |
| 30         | 15                | 10                | 10                | -0,47             | -0,48             | -0,81             | -0,78             | -0,37             | -0,37 | -0,69 | -0,64 |
| 30         | 45                | 30                | 0                 | -0,43             | -0,43             | -0,69             | -0,67             | -0,06             | -0,04 | -0,13 | -0,06 |
| 30         | 45                | 30                | 15                | -0,47             | -0,46             | -0,73             | -0,69             | -0,21             | -0,21 | -0,34 | -0,30 |
| 30         | 45                | 30                | 45                | -0,42             | -0,40             | -0,64             | -0,57             | -0,39             | -0,40 | -0,59 | -0,57 |
| 30         | 45                | 20                | 30                | -0,48             | -0,48             | -0,76             | -0,72             | -0,46             | -0,48 | -0,74 | -0,72 |
| 30         | 45                | 10                | 10                | -0,40             | -0,42             | -0,77             | -0,74             | -0,37             | -0,37 | -0,66 | -0,65 |
| 5          | 0                 | 5                 | 0                 | -0,42             | -0,40             | -0,62             | -0,57             | -0,40             | -0,40 | -0,60 | -0,57 |
| 5          | 0                 | 5                 | 2,5               | -0,36             | -0,33             | -0,55             | -0,46             | -0,43             | -0,43 | -0,66 | -0,63 |
| 5          | 0                 | 5                 | 7,5               | -0,23             | -0,21             | -0,40             | -0,29             | -0,07             | -0,05 | -0,10 | -0,07 |
| 5          | 0                 | 20                | 30                | -0,08             | -0,06             | -0,20             | -0,08             | -0,05             | -0,02 | -0,02 | -0,03 |
| 5          | 0                 | 10                | 10                | -0,17             | -0,14             | -0,31             | -0,19             | -0,21             | -0,18 | -0,28 | -0,25 |
| 5,2,5      | 5                 | 0                 | -0,45             | -0,43             | -0,67             | -0,62             | -0,31             | -0,31             | -0,47 | -0,43 |       |
| 5,2,5      | 5                 | 2,5               | -0,42             | -0,40             | -0,63             | -0,57             | -0,40             | -0,40             | -0,60 | -0,57 |       |
| 5,2,5      | 5                 | 7,5               | -0,31             | -0,29             | -0,49             | -0,40             | -0,19             | -0,18             | -0,27 | -0,25 |       |
| 5,2,5      | 20                | 30                | -0,11             | -0,08             | -0,23             | -0,11             | -0,09             | -0,05             | -0,07 | -0,07 |       |
| 5,2,5      | 10                | 10                | -0,22             | -0,19             | -0,37             | -0,26             | -0,24             | -0,21             | -0,31 | -0,29 |       |
| 5,7,5      | 5                 | 0                 | -0,43             | -0,43             | -0,69             | -0,67             | -0,06             | -0,04             | -0,13 | -0,06 |       |
| 5,7,5      | 5                 | 2,5               | -0,47             | -0,46             | -0,73             | -0,69             | -0,21             | -0,21             | -0,34 | -0,30 |       |
| 5,7,5      | 5                 | 7,5               | -0,42             | -0,40             | -0,64             | -0,57             | -0,39             | -0,40             | -0,59 | -0,57 |       |
| 5,7,5      | 20                | 30                | -0,15             | -0,12             | -0,28             | -0,16             | -0,15             | -0,12             | -0,34 | -0,30 |       |
| 5,7,5      | 10                | 10                | -0,30             | -0,28             | -0,47             | -0,38             | -0,26             | -0,25             | -0,35 | -0,34 |       |
| 20         | 30                | 5                 | 0                 | -0,19             | -0,21             | -0,48             | -0,40             | -0,07             | -0,05 | -0,12 | -0,09 |
| 20         | 30                | 5                 | 2,5               | -0,27             | -0,29             | -0,60             | -0,55             | -0,19             | -0,18 | -0,33 | -0,33 |
| 20         | 30                | 5                 | 7,5               | -0,38             | -0,40             | -0,74             | -0,72             | -0,40             | -0,40 | -0,73 | -0,72 |
| 20         | 30                | 20                | 30                | -0,42             | -0,40             | -0,64             | -0,57             | -0,39             | -0,40 | -0,59 | -0,57 |
| 20         | 30                | 10                | 10                | -0,48             | -0,49             | -0,82             | -0,80             | -0,42             | -0,43 | -0,73 | -0,70 |
| 10         | 10                | 5                 | 0                 | -0,40             | -0,41             | -0,74             | -0,71             | -0,28             | -0,27 | -0,45 | -0,40 |
| 10         | 10                | 5                 | 2,5               | -0,48             | -0,48             | -0,81             | -0,78             | -0,42             | -0,42 | -0,69 | -0,64 |
| 10         | 10                | 5                 | 7,5               | -0,49             | -0,49             | -0,78             | -0,74             | -0,42             | -0,43 | -0,69 | -0,65 |
| 10         | 10                | 20                | 30                | -0,22             | -0,20             | -0,38             | -0,27             | -0,19             | -0,17 | -0,24 | -0,23 |
| 10         | 10                | 10                | 10                | -0,42             | -0,40             | -0,64             | -0,57             | -0,40             | -0,40 | -0,59 | -0,57 |

## Zusammenfassung

Ein häufig benutzter Parameter zur Untersuchung und quantitativen Einschätzung von Konkurrenzeffekten in Pflanzenbeständen besteht in der Messung der phänotypischen Korrelationen zwischen einer Pflanze und ihren konkurrierenden Nachbarn. Doch diese meßbaren phänotypischen Korrelationen sind stets ein Bruttoergebnis aus vielen wirkenden Korrelationsursachen. Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist eine Aufteilung dieser phänotypischen Korrelationen in ihre Komponenten, besonders in ihre genetischen Komponenten, und eine Untersuchung des Korrelationsmusters eines Bestandes, d. h. eine Untersuchung der durch Konkurrenz zwischen Nachbarn bedingten Korrelationen. Dazu wird wieder angenommen, daß zur Beschreibung der Konkurrenz-eigenschaften einer Population (ein Locus, zwei Allele) jeder Genotyp X zwei Merkmale besitzt: Konkurrenz-fähigkeit  $F_X$  und Konkurrenz-wirkung  $W_X$ , die beide wie normale quantitative Merkmale vererbt werden. Die Werte der drei Genotypen in den beiden Merkmalen seien  $(\gamma, \lambda, -\gamma)$  bzw.  $(\delta, \mu, -\delta)$ . Mit Hilfe des einfachen Konkurrenzmodells

$$P_X = F_X - \sum_{(X)} W_i(X)$$

(dabei ist  $P_X$  der phänotypische Wert der Pflanze X und die Summation  $i(X)$  läuft über die Nachbarn von X) wird das Korrelationsmuster des Bestandes bestimmt.

Alle interessierenden Größen und Korrelationskoeffizienten können als Funktionen von  $x = \lambda/\gamma$ ,  $y = \mu/\delta$ ,  $z = \gamma/\delta$  und der Genhäufigkeit p ausgedrückt werden. Im Spezialfall gleicher Dominanzgrade in den beiden Merkmalen (d. h.  $x = y$ ) — und daher trivialerweise auch in dem interessierenden Fall rein additiver Genwirkung — hängen alle diese Korrelationskoeffizienten nur noch von z ab und können in einfachen algebraischen Ausdrücken formuliert werden. Diese Ausdrücke werden abgeleitet und diskutiert.

Das Korrelationsmuster des Bestandes kann in diesem Fall also mit einem einzigen Parameter voll beschrieben werden. So erhält man z. B. (im Spezialfall  $x = y$ ) für einige der in der Konkurrenzliteratur benutzten Korrelationskoeffizienten

$$r = \frac{-2z}{z^2 + 4} =$$

Korrelation zwischen zwei direkten Nachbarn

$$r = \frac{1}{z^2 + 4} =$$

Korrelation zwischen Pflanzen, die einen gemeinsamen Konkurrenten haben

$$r \cong \frac{-4z}{z^2 + 6} =$$

Korrelation zwischen einer Pflanze und der Summe ihrer konkurrierenden Nachbarn

$$r = -\frac{1}{2} \cdot \frac{z^2 + 4z + 5}{z^2 + 2z + 4} =$$

Korrelation zwischen den Differenzen einer Pflanze zu ihren beiden Seitennachbarn usw.

In einigen Fällen können verschiedene — aus Simulationsuntersuchungen gezogene — Schlußfolgerungen und Vermutungen früherer Autoren korrigiert und durch theoretische Überlegungen präzisiert werden.

## Summary

Title of the paper: *Studies on competition between various genotypes in plant stands. III. The pattern of correlations in a plant stand.*

An often used parameter for studying the quantitative effects of competition in plant stands is the correlation coefficient between a plant and its competing neighbours. But these phenotypic correlations, which are experimentally measurable, however, are always an integrated result of many effective sources of correlation. The purpose of this paper is to divide this phenotypic correlation into its components, especially into its genetic components, and to investigate the pattern of competition effects on neigh-

bouring tree correlations. We assume that for the description of the competition properties of a population (one locus, two alleles) each genotype X has two characters: competitive ability  $F_X$  and competitive influence  $W_X$ ; both are inherited as quantitative characters. The values of the three genotypes in the two characters are respectively  $(\gamma, \lambda, -\gamma)$  and  $(\delta, \mu, -\delta)$ . Based on the simple model of competition

$$P_X = F_X - \sum_{(X)} W_i(X)$$

(with  $P_X$  = phenotypic value of plant X and the summation  $i(X)$  is over the neighbours of X) the pattern of competition effects on neighbouring tree correlations can be determined. All of the interesting quantities and correlation coefficients can be expressed as functions of  $x = \lambda/\gamma$ ,  $y = \mu/\delta$ ,  $z = \gamma/\delta$  and the gene frequency p. In the case of equal degrees of dominance in the two characters ( $x = y$ ) — and therefore trivially also in the interesting special case of only additive gene action — all of the correlation coefficients are dependent only on z and can be simply expressed algebraically. These algebraic terms will be deduced and discussed.

Thus the pattern of competition effects on neighbouring tree correlations can uniquely be described with only one parameter. In this case ( $x = y$ ) the formulae of some correlation-coefficients, which are used in the literature on competition, are:

$$r = \frac{-2z}{z^2 + 4} =$$

correlation coefficient between two competing neighbours.

$$r = \frac{1}{z^2 + 4} =$$

correlation coefficient between two plants, which have one competitor in common.

$$r \cong \frac{-4z}{z^2 + 6} =$$

correlation coefficient between a plant and the sum of its neighbours.

$$r = -\frac{1}{2} \cdot \frac{z^2 + 4z + 5}{z^2 + 2z + 4} =$$

correlation coefficient between the two differences of a plant to its direct neighbours on each side etc.

Some erroneous conjectures and conclusions of several former authors, drawn from simulation studies, could be clarified and rendered precise by our theoretical studies.

## Literaturverzeichnis

- 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. II. Darstellung des Untersuchungsmodells und Ableitung einiger Beziehungen über Konkurrenzvarianzen und Heritabilitäten. *Silvae Genetica* 19, 22—31 (1970).
- KENNEL, R.: Soziale Stellung, Nachbarschaft und Zuwachs. *Forstw. Centralbl.* 85, 241—250 (1966).
- LICHTER, R.: Konkurrenzbeziehungen zwischen eu- und aneuploiden Pflanzen in tetraploiden Zuckerrübenpopulationen. *Zucker* 20, 351—353 (1967).
- LICHTER, R.: Über das Ausmaß der Konkurrenz in diploiden und tetraploiden Zuckerrübenpopulationen. Arbeitsgemeinschaft für Biometrie in der Pflanzenzüchtung, Rundschreiben 1, 17—22, 1968.
- MEAD, R.: A mathematical model for estimation of interplant competition. *Biometrics* 23, 189—206 (1967).
- MUHS, H.-J.: Die Intraklasse-Korrelation in gleichaltrigen Kiefern- und Fichtenbeständen unter Berücksichtigung der Altersentwicklung. Dipl. Arbeit Lehrstuhl für Weltforstwirtschaft, Universität Hamburg, 1968.
- SAKAI, K. I., HAYASHI, S., und MUKAIDE, H.: Estimation of Genetic Parameters in Chamaecyparis Forests. Annual Report, Nat. Inst. of Genetics, Japan, No. 17, 27—28, 1966.
- SAKAI, K. I., und MUKAIDE, H.: Estimation of genetic, environmental and competitive variances in standing forests. *Silvae Genetica* 16, 149—152 (1967).
- SAKAI, K. I., MUKAIDE, H., und TOMITA, K.: Intraspecific Competition in Forest Trees. *Silvae Genetica* 17, 1—5 (1968).
- STERN, K.: Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen. II. Phänotypische Korrelationen zwischen Bäumen in gleichaltrigen Kiefern- und Fichtenbeständen und den sie umgebenden Gruppen von

Konkurrenten. *Silvae Genetica* 15, 1–11 (1966). — STERN, K.: Die Bedeutung der Konkurrenz in Pflanzenbeständen für die Pflanzenzüchtung. Arbeitsgemeinschaft für Biometrie in der Pflanzenzüchtung. Rundschreiben 1, 3–7, 1968. — STERN, K.: Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen. IV. Phänotypische Korrelationen zwischen Wachstumsleistungen in verschiedenen Altersstufen. *Theor. and Appl. Gen.* 38, 66–73 (1968). — STERN, K.: Überlegungen zur optimalen Teilstückgröße in Feldversuchen mit Waldbäumen. *Act. For. Fenn.*, Vol. 2, No. 4, 248–260 (1968).

## Dendrological and Anatomical Characteristics of a Dwarf Variety of Sweetgum

By KLAUS STEINBECK, MICHAEL A. TARAS, and PAUL P. KORMANIK<sup>1)</sup>

(Received for publication July 8, 1968)

A multi-stemmed, symmetrical dwarf sweetgum (*Liquidambar styraciflua* L.) growing in Oconee County Georgia, U.S.A. was reported by KORMANIK *et al.* (1966). Two specimens of this dwarf exist in one locality. One is growing on the terrace of an abandoned cotton field which now supports a stand of volunteer loblolly pine interspersed with normally growing sweetgum. That bush is about 11 feet tall (Figure 1) and about 25 years old. The second specimen (Figure 2), about 9 feet tall, was apparently propagated by a tenant farmer about 20 years ago and planted in the open near a house. Both are bushy and symmetrical.



Figure 1. — Ornet of the dwarf sweetgum clone (left). — Figure 2. — Open-grown ramet of the dwarf sweetgum clone (right).

Similar dwarfs are growing at the Forest Nursery Company near McMinnville, Tennessee. Its president reports that he observed four or five of them in nursery beds of normal sweetgum seedlings. Therefore this dwarf form does not seem to be as unique as had been assumed. Because we have been unable to distinguish among any of these dwarfs in the field, the nomenclature published by the Forest Nursery Company naming the dwarf *L. styraciflua* c. v. 'Gum Ball' (ARNOLDIA, 1969) will be followed in this paper.

Several of the dwarfs have been propagated vegetatively from root and stem cuttings. All propagules retained the bushy habit of the ornet (Fig. 3).

Scion material from the dwarf has been successfully grafted onto rootstock of normal sweetgum seedlings. These grafts are in their fourth growing season. They have retained their deliquescent habit after grafting (Figure 4) and seem to inhibit the buds of the rootstock.

<sup>1)</sup> Assistant Professor, School of Forest Resources, University of Georgia, Athens, Ga., Principal Wood Scientist and Silviculturist, respectively, U.S.D.A., Forest Service, S.E. Forest Experiment Station, Athens, Ga. The senior author was employed by the Forest Service in Athens when research was performed.

sche Korrelationen zwischen Wachstumsleistungen in verschiedenen Altersstufen. *Theor. and Appl. Gen.* 38, 66–73 (1968). — STERN, K.: Überlegungen zur optimalen Teilstückgröße in Feldversuchen mit Waldbäumen. *Act. For. Fenn.*, Vol. 2, No. 4, 248–260 (1968).



Figure 3. — Three-year-old ramet produced by a root cutting.

### Dendrological Characteristics

The two outstanding characteristics of this dwarf sweetgum are its symmetrical deliquescent growth and the absence of flower production. According to observations of BROWN *et al.* (1967), *L. styraciflua* L. possesses weak apical dominance but exhibits strong apical control, a combination which results in an excurrent habit of growth. The dwarf,



Figure 4. — Three-year-old graft of dwarf sweetgum on normal stock.